Zeitschrift: Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg

Herausgeber: Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles

Band: 86 (1997)

Artikel: Une collaboration entre les Instituts de mathématiques et de physiologie : un modèle mathématique de la contraction d'un muscle

Autor: Gabriel, Jean-Pierre

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308751

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Une collaboration entre les Instituts de mathématiques et de physiologie: un modèle mathématique de la contraction d'un muscle

Jean-Pierre GABRIEL

Le travail présenté ici est le fruit d'une collaboration entre un physiologiste (D. Rüegg) et deux mathématiciens (L. Studer et J.-P. Gabriel) qui s'est étendue sur plusieurs années. Cette recherche a permis d'élaborer un modèle mathématique de l'activation volontaire d'un muscle du squelette par le système nerveux central. Dans une telle entreprise, la première étape consiste à décrire le phénomène dans le langage naturel pour aboutir à un modèle verbal et nous procéderons ainsi. Le processus qui part du système nerveux central (SNC) pour aboutir à la contraction des fibres d'un muscle est très complexe et il est donc nécessaire de le fragmenter en éléments simples.

Un muscle peut être compris comme un ensemble d'unités motrices (UM) dont la taille peut varier d'une dizaine à plusieurs centaines. A son tour, une UM est composée d'une cellule nerveuse appelée motoneurone (MN) ainsi que des fibres du muscle commandées par ce dernier. Un MN contrôle plusieurs fibres, mais chaque fibre n'est rattachée qu'à un seul MN. Rappelons encore que les neurones qui constituent notre système nerveux communiquent entre eux à l'aide de signaux électriques appelés potentiels d'action (PA). Leur forme est fixe et l'information est contenue dans leur fréquence d'apparition. Ainsi, pour provoquer une contraction musculaire, le SNC envoie des « trains » de PA le long de fibres nerveuses qui sont reliées aux MN des UM constituant le muscle concerné. Chaque PA parvenant à la membrane d'un MN provoque l'ouverture de canaux perméables à différents ions spécifiques et induit une élévation du potentiel (électrique) de la membrane. Rien ne se produit tant que la valeur de ce dernier reste inférieure à une certaine valeur critique. Si par contre celle-ci est atteinte (puis dépassée), alors le MN commence à décharger et produit à son tour des PA qui seront propagés vers les fibres musculaires de l'UM pour produire leur contraction. Le moment où le MN décharge correspond au recrutement de l'UM associée. Une fois que celle-ci est recrutée, l'augmentation de sa force sera tributaire de l'augmentation de la fréquence des PA parvenant à son MN. Un muscle dispose ainsi de deux chemins pour augmenter sa force : soit par recrutement de nouvelles UM (à condition qu'elles ne soient pas toutes déjà recrutées), soit par modulation de fréquence, c'est-à-dire par augmentation de la fréquence des PA. Il faut encore signaler que les UM d'un muscle peuvent être classées par ordre croissant de leur force tétanique (i.e. force maximale), et que, selon le « size principle », un muscle

recrute ses UM en respectant cet ordre.

Toutes ces informations sont fournies par la littérature concernant ce sujet. On les trouve sous forme verbale et aussi certaines fois sous forme quantifiée (p. ex. de nuages de points observés). En les regardant de plus près, on constatera qu'un chaînon est manquant. Il s'agit du nombre de liaisons qu'une fibre nerveuse provenant du SNC réalise avec un MN. Cette grandeur, appelée poids synaptique, existe au niveau microscopique et un accès direct par l'observation reste quasi-impossible aujourd'hui encore. Il semble donc pertinent d'essayer de relier quantitativement cette fonction inconnue à d'autres grandeurs qui elles seront accessibles par des mesures. Cette problématique nous fait pénétrer de façon naturelle dans la modélisation mathématique qui permet justement d'établir ce genre de liens.

Un modèle mathématique est une traduction du modèle verbal dans l'univers conceptuel offert par les mathématiques. Il consiste en un ensemble de variables et de paramètres (grandeurs dont les valeurs peuvent être fixées) qui sont liés par des relations formant les hypothèses du modèle. Un des intérêts de cette démarche est la possibilité de déduire de nouvelles relations entre variables et paramètres à partir des hypothèses. Celles-ci formeront les conclusions du modèle. L'avantage du langage mathématique sur le langage naturel réside dans le fait que la correction du chemin déductif est indépendante de sa longueur. Cet aspect est très important car, si les conclusions du modèle supportent mal la comparaison avec les observations, alors nous sommes renvoyés directement aux hypothèses de départ et non pas au chemin intermédiaire.

Si le poids synaptique était connu, alors on pourrait déduire la force du muscle de la fréquence des PA provenant du SNC. Inversément, notre modèle montre qu'il est possible de reconstituer la fonction inconnue microscopique à partir du comportement global du muscle donnée par la propriété qui suit. Nous appellerons « input » la fréquence, notée I_n, des PA provenant du SNC. Les travaux de Rüegg et Bongioanni (1989) fournissent des évidences en faveur d'une relation linéaire entre la force du muscle $F(I_n)$ et l'input, c'est-à-dire :

$$F(I_n) = k(I_n - I_{n_0}), \tag{1}$$

où I_{n_0} désigne la plus petite valeur de I_n nécessaire au recrutement de l'UM la plus faible et k la pente de la relation. Il faut noter qu'une telle relation ne peut être valable que durant la phase de recrutement car au-delà de celui-ci, $F(I_n)$ est une fonction strictement concave.

En nous appuyant sur ces considérations nous avons construit un modèle mathématique formé de 17 variables, 11 paramètres et 15 hypothèses. On comprendra qu'il n'est pas possible d'entrer ici dans les détails de ce travail. Nous nous contenterons donc de dégager certains aspects généraux qui nous paraissent intéressants. Les UM sont représentées par leur force tétanique notée τ et $\tau_{\min} \leq \tau \leq \tau_{\max}$ où $\tau_{\min}$ et $\tau_{\max}$ sont respectivement les forces tétaniques de la plus faible et de la plus forte des UM. Le travail mathématique nous a conduits à considérer la fonction $F(\tau)$ qui est la force du muscle lorsque le SNC recrute ses UM exactement jusqu'au niveau τ. Notons que cette fonction (encore inconnue) est très complexe car elle rend compte des forces de

toutes les UM depuis leur recrutement en incluant l'augmentation par modulation de fréquence. On peut démontrer que $F(\tau)$ vérifie l'équation suivante :

$$F(\tau) = \int_{\tau_{\min}}^{\tau} s\rho(s) \left(1 - ce^{-\alpha \frac{F(\tau)-F(s)}{F(s)+kI_{n_0}}}\right) ds, \tag{2}$$

pour $\tau_{\min} \leq \tau \leq \tau_{\max}$. La fonction $\rho(s)$ est la densité d'UM du muscle et α, c, k, I_{n_0} sont des paramètres sur lesquels nous reviendrons. La présence du signe $\int$ dans (2) est la généralisation d'une sommation sur le continu, conséquence de la représentation des UM par une variable réelle.

L'importance de (2) vient du fait que toutes les grandeurs liées à l'activation d'un muscle peuvent être, dans ce modèle, déduites de la fonction $F(\tau)$. Il faut donc commencer par discuter les propriétés de l'équation (2). Tout d'abord, pour des raisons évidentes, (2) est appelée équation intégrale pour la fonction inconnue $F(\tau)$. Ce genre d'équations a attiré l'attention des mathématiciens depuis le 18$^{\text{e}}$ siècle et une théorie générale était déjà disponible au début du 20$^{\text{e}}$ siècle. Malheureusement, de par sa forme, (2) n'entre pas dans celle-ci. On constate ainsi qu'une question physiologique peut conduire à la formulation de problèmes mathématiques nouveaux !

La première question que le mathématicien se pose à propos d'une telle équation est celle de l'existence et de l'unicité d'une solution. Le contexte physiologique du problème pourrait nous faire penser qu'une telle propriété devrait être automatiquement vérifiée. Il n'en est rien car la formulation mathématique, à ce niveau, possède sa vie propre et peut conduire à des problèmes imprévus. Le premier résultat que nous avons obtenu à propos de (2) était pour le moins surprenant : si l'équation admet une solution, alors elle admet une infinité de solutions distinctes discontinues. Cette propriété suggère que notre problème est encore mal posé et que la physiologie n'a pas été suffisamment exploitée. En effet, l'interprétation de $F(\tau)$ conduit à postuler que cette fonction doit être monotone croissante. A l'aide de techniques topologiques, on peut alors montrer que (2) admet une solution monotone croissante. De plus, pour toute solution de (2), les propriétés de croissance monotone et de continuité se trouvent être équivalentes. Il suffit alors de démontrer l'unicité d'une solution continue de (2) pour conclure que notre équation admet une unique solution physiologique qui est nécessairement monotone croissante et continue.

Ce point étant réglé, il nous faut revenir sur les paramètres qui figurent dans (2). Dans ce modèle, α et c sont indépendants du muscle et peuvent donc être estimés expérimentalement une fois pour toute. En ce qui concerne k et I_{n_0}, nous ne savons pas à l'heure actuelle s'ils dépendent ou non du muscle considéré. Nous décidons donc de les laisser libres. Le dernier paramètre est la fonction $\rho(s)$. Celle-ci dépend fortement du muscle puisqu'elle représente sa population d'UM. Il se trouve qu'il est préférable de travailler avec la densité de force $h(s) := s\rho(s)$ plutôt que $\rho(s)$. La discussion ci-dessus montre que la solution physiologique de (2) dépend seulement de h et $\Delta = kI_{n_0}$. Il est donc logique d'introduire la notation $F_{h,\Delta}(\tau)$ pour souligner ce fait. On peut alors démontrer que la relation suivante est vraie :

$$F_{h,\Delta}(\tau) = \Delta F_{1,1}\left(\frac{H(\tau)}{\Delta}\right), \tag{3}$$

où $H(\tau) = \int_{\tau_{\min}}^{\tau} s\rho(s)\,ds$ est la force maximale que le muscle peut produire en recrutant ses UM jusqu'au niveau τ. La relation (3) est tout-à-fait remarquable car elle relie le muscle le plus général à un muscle très particulier, à savoir celui dont les paramètres sont $\rho(s) = \frac{1}{s}$ et $\Delta = kI_{n_0} = 1$. Pour des raisons évidentes, nous avons appelé hyperbolique ce muscle particulier. On peut donc commencer par calculer une fois pour toute la fonction $F_{1,1}$ et on déduira $F_{h,\Delta}$ de $F_{1,1}$ à l'aide de (3). Cette relation suggère aussi que, dans ce modèle, tous les muscles présentent d'importantes similitudes au niveau de leur activation. Plus précisément, l'analyse montre que dans la double échelle relative $\tilde{I}_n = \frac{I_n}{I_{n_0}}$ et $\tilde{F}(I_n) = \frac{F(I_n)}{F_{\max}}$ où $F_{\max}$ est la force maximale du muscle, la courbe d'activation $\tilde{F}(I_n)$ ne *dépend que* du paramètre

$$S = \frac{kI_{n_0}}{F_{\max}} \tag{4}$$

que nous avons appelé facteur d'activation. Ainsi, en double échelle relative, tous les muscles avec même facteur d'activation possèdent la même courbe d'activation.

La propriété ci-dessus est une première conclusion remarquable de ce modèle. Il y en a d'autres, et à titre indicatif, nous nous permettons d'en signaler quelques unes. Tout d'abord, le poids synaptique noté $g(\tau)$ est maintenant calculable à l'aide de :

$$g(\tau) = \frac{V_T}{\big(E_{\text{EPSP}} - V_T\big) I_{n_0} \Big(F_{1,1}\big(\frac{H(\tau)}{kI_{n_0}}\big) + 1\Big)}\,. \tag{5}$$

V_T désigne le potentiel critique de la membrane d'un MN et E_{EPSP} représente un potentiel d'inversion.

La longueur de l'intervalle de recrutement, notée R, n'est pas imposée dans ce modèle. La théorie montre que

$$R = F_{1,1}\left(\frac{1}{S}\right) \tag{6}$$

et ainsi R ne dépend que de S. Il en va de même du rapport Q de la force du muscle à la fin du recrutement et de $F_{\max}$, car

$$Q = SR \tag{7}$$

et on peut démontrer que $0.1 \leq Q \leq 0.66$ pour tous les muscles.

En conclusion, ce modèle permet de classer de façon très simple l'activation de nos muscles squelettiques et fournit des relations quantitatives entre des grandeurs observables. La prochaine étape dans cette recherche sera la confrontation de ces résultats avec l'observation.

Nous terminerons par quelques remarques générales sur la modélisation. Tout modèle s'inscrit nécessairement dans un schéma hypothético-déductif en ce sens que les conclusions sont du type : si les hypothèses suivantes sont vraies ..., alors il s'ensuit que .... Nous aimerions souligner que l'expérimentateur est aussi prisonnier de ce schéma car tout résultat d'une observation est conditionnel à une situation expérimentale fixée volontairement ou non. On reproche souvent aux modèles leurs

caractères simplificateurs et idéalisateurs. C'est un fait, mais il est inévitable, car nous ne pouvons comprendre de la nature que ses aspects simplifiés. Tout modèle est d'ailleurs une étape et non un aboutissement car il est appelé à être remplacé par un modèle plus complet et donc plus complexe. Finalement, toute affirmation est solidaire d'un modèle et toute propriété « démontrée » ne peut l'être qu'à l'intérieur d'un modèle. Nous sommes condamnés à procéder par modélisation mais il ne faut pas oublier qu'un modèle est toujours un point de vue cohérent sur un phénomène et donc une source d'enrichissement pour notre connaissance.

Bibliographie :

Rüegg D.G. and Bongioanni F. (1989) Superposition of ballistic on steady contractions in man. Exp. Brain Res. 77 : 412–420

Rüegg D.G., Studer L. and Gabriel J.-P. (1993 Activation and contraction of a muscle. In : Icann'93, edited by S. Gielen and B. Kappen. Berlin : Springer-Verlag, p. 120–123

Studer L. (1994) A model of the motoneuronal pool. Thèse de doctorat, Université de Fribourg

Studer L., Rüegg D.G. and Gabriel J.-P. (1996) Parametric model of a motoneuronal pool. In : Motor Control VII, edited by D.G. Stuart. New York : Plenum Press, p. 147–151

Studer L., Gabriel J.-P. and Rüegg D. (1997) Steady muscle activation, Report No 4/96, Institut de Mathématiques de l'Université de Fribourg