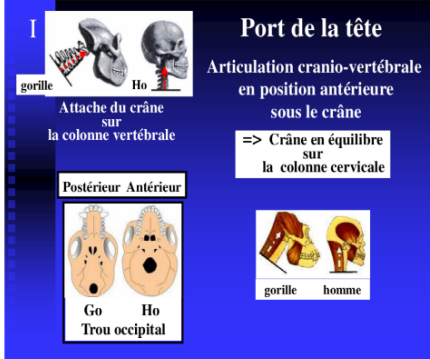


1. Le port de la tête

La tête est maintenant supportée, « à l'équilibre » sur la colonne cervicale quasi verticale. La réduction des moments du poids de la tête permet une réduction de la musculature du cou et aussi des zones d'insertion associées. Ceci est rendu possible grâce au maintien d'un caractère fœtal : le trou occipital est bien centré. Oui, il faut bien garder à l'esprit que le trou occipital est centré chez le fœtus humain ET chez le fœtus de nos cousins. C'est chez nos cousins qu'il migre durant la croissance, alors que nous conservons ce caractère en grandissant.



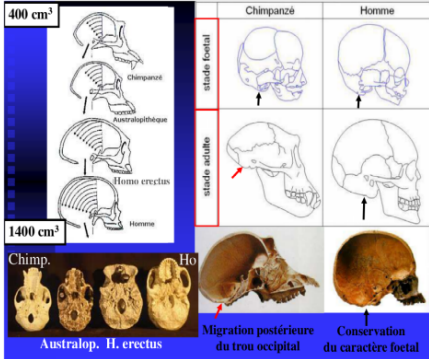
Port de la tête

Articulation crano-vertébrale en position antérieure sous le crâne
=> Crâne en équilibre sur la colonne cervicale

Postérieur Antérieur
Go Ho
Trou occipital

gorille gorille
Ho homme

C. Tardieu



400 cm³ 1400 cm³

Chimpanzé Homme

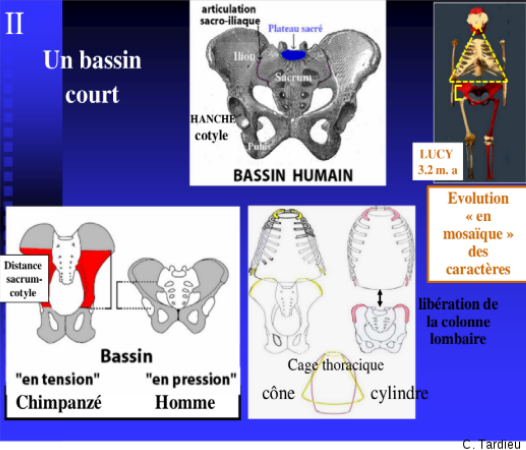
stade fœtal stade adulte

Chimp. Australop. H. erectus

Migration postérieure du trou occipital Conservation du caractère fœtal

C. Tardieu

2. Le bassin



III Un bassin court

articulation sacro-iliaque Plateau sacré Ilios Sacrum

HANCHE cotyle

BASSIN HUMAIN

LUCY 3.2 m. a

Evolution « en mosaïque » des caractères

libération de la colonne lombaire

Cage thoracique cône cylindre

Bassin "en tension" Chimpanzé "en pression" Homme

Distance sacrum-cotyle

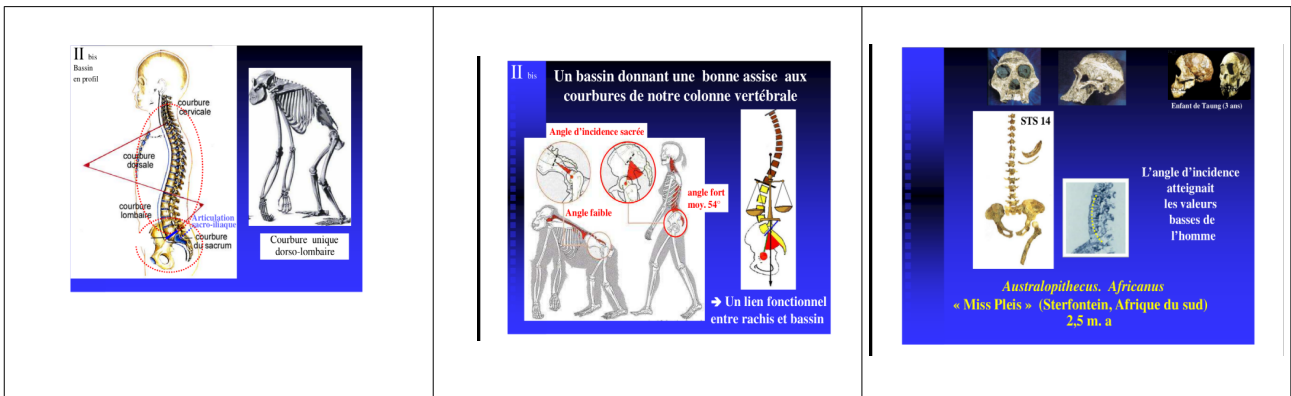
C. Tardieu

Le bassin humain devient plus court, les ailes iliaques plus ouvertes supportent mieux les masses viscérales. Les cotyles sont plus écartés.

Le thorax change de forme et libère un peu plus la colonne lombaire.

Mais c'est une évolution mosaïque comme en témoigne Lucie dont le bassin est « plus humain » mais le thorax encore comme celui des grands singes.

3. Courbures lombaires



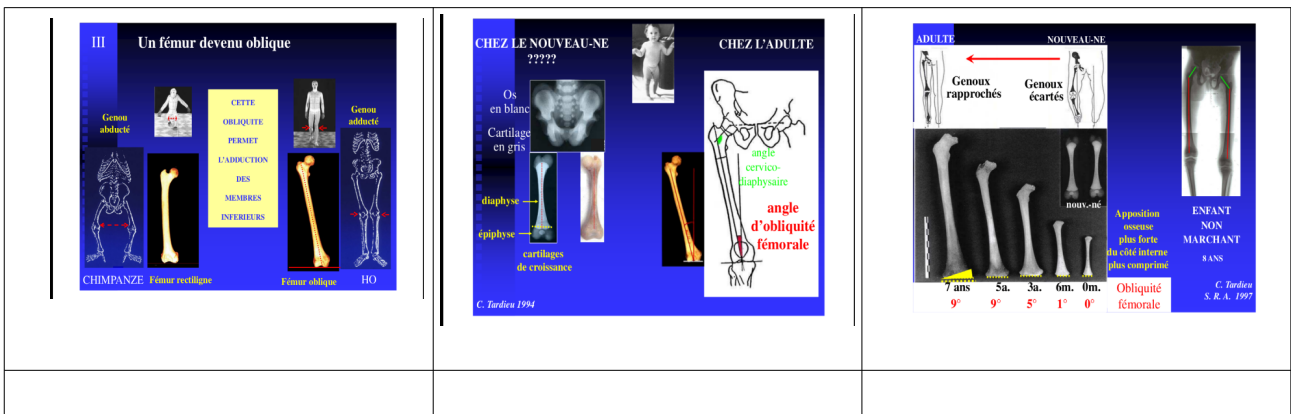
Avec la station érigée humaine, il y a introduction d'une triple courbure de la colonne lombaire, dorsale et cervicale, par opposition aux grands singes où la courbure dorso-lombaire est unique.

Ces courbures sont contrôlées par l'angle d'incidence du sacrum.

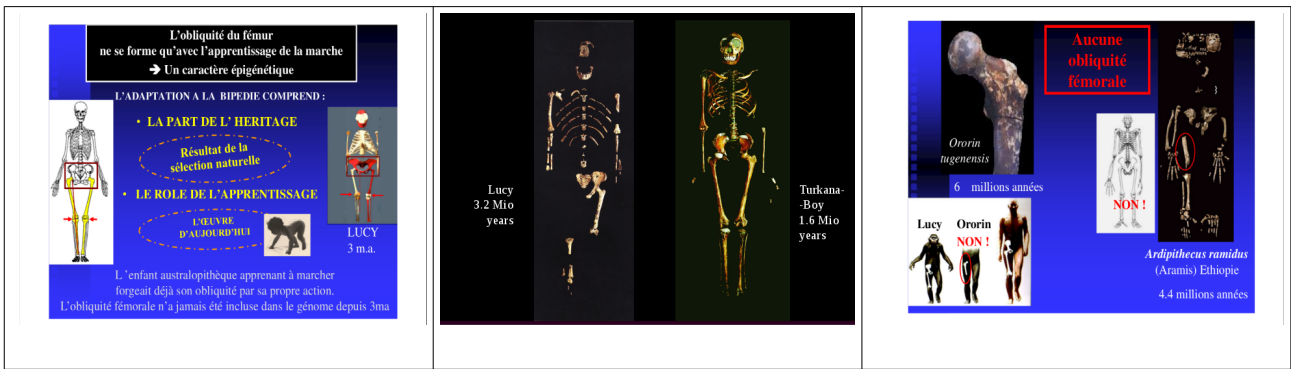
Ce dernier est défini comme l'angle que font le plan passant par le centre des cotyles et du plateau sacré et la perpendiculaire au plateau sacré.

L'angle d'incidence sacrée est très faible chez les grands singes et fort chez l'humain. Ce sont donc des caractères qui permettent de se faire une idée de la droiture de nos ancêtres. Chez les australopithèques les valeurs de l'incidence sacrée atteignent les valeurs basses de homo sapiens.

4. L'obliquité fémorale

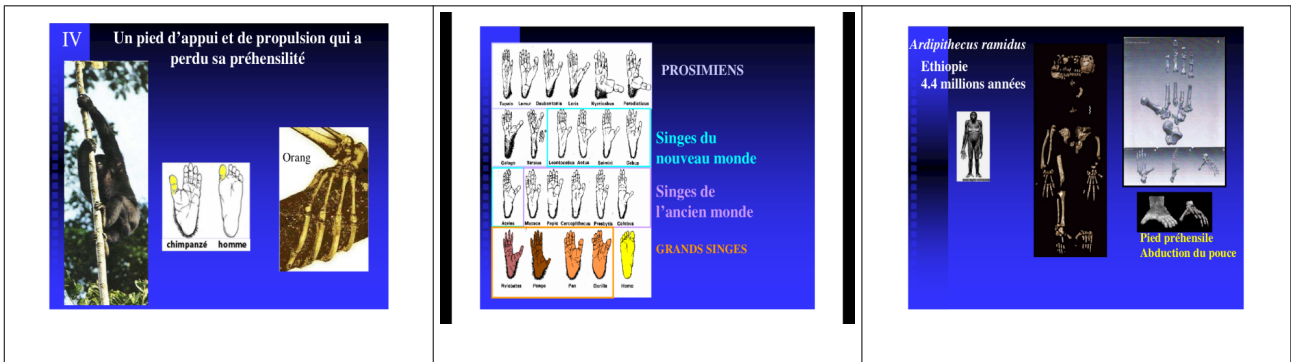


L'obliquité fémorale est propre à une bipédie efficace. Elle est faible chez le chimpanzé qui écarte les genoux lorsqu'il marche bipède. Absente chez les humains qui n'ont pas mis en charge leur squelette (exemple de famille en Turquie se déplaçant à « 4 pattes », à cause d'un problème congénital au cervelet - pas d'équilibre bipède possible).



L'obliquité fémorale est bien liée à la mise en charge du squelette. Elle est absente chez le nouveau né. Un enfant non marchant ne développe pas d'obliquité fémorale. L'obliquité fémorale est donc un caractère épigénétique et n'est pas inclus dans le génome. Là encore cela permet de dire que Lucy et le Turkana boy étaient déjà des bipèdes efficaces. Par contre Ororin tugenensis ne l'était vraisemblablement pas.

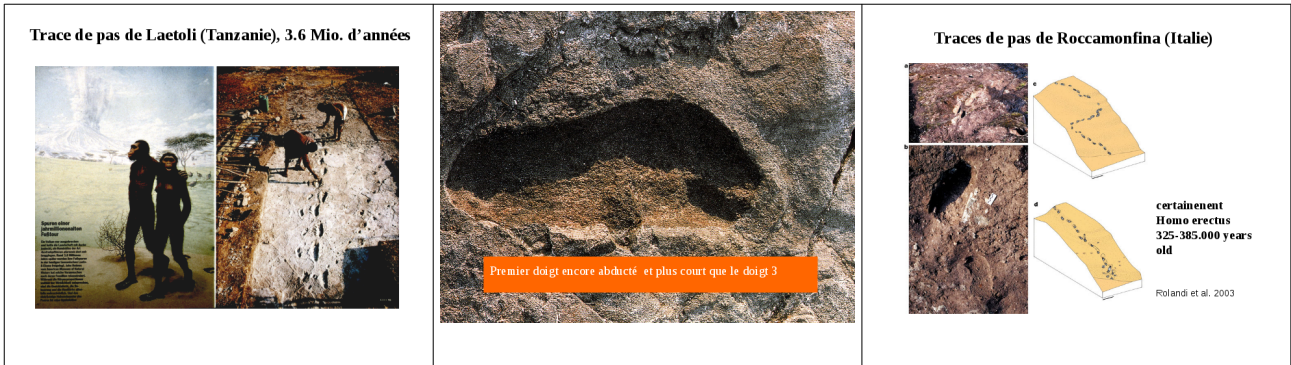
4. Modification du pied



La perte des qualités préhensiles du pied d'appui est un autre marqueur de la bipédie. Cette perte de mobilité du gros orteil s'accompagne d'une perte de courbure de l'articulation cuneo métatarsienne. Là encore les évolutions ne se réalisent pas toute d'un coup. Cet Australopithèque a encore l'orteil assez écarté.



Autres caractères humains : L'Allongement du tarse par rapport aux autres composantes du pied et un 1er orteil avec la même longueur que le second orteil. On peut confronter ces caractères aux empreintes fossiles retrouvées à Laetoli en Tanzanie et Roccamofina en Italie.



5. Notre morphologie est globalement optimisée pour la locomotion bipède et nos proportions sont adaptées à la marche et à la course.

Nous allons chercher à préciser ce point.

Cavanagh en 1977 disait en décrivant notre locomotion qu'elle avait une haute efficacité mécanique à une vitesse optimale sur le plan énergétique

Morphologie fonctionnelle : science qui étudie les relations forme-fonction

Notre forme : deux aspects : nos mensurations et la répartition des masses (que mesure le moment d'inertie).

La fonction : (les contraintes sur la structure) une locomotion cyclique.

Locomotion cyclique

La marche humaine : description événementielle

Locomotion cyclique

Vitesse v
=
Enjambée L * Fréquence f

Cycle (stride) : Ensemble des phénomènes compris entre deux contacts successifs du même membre inférieur au sol.

Un pas (step) : Ensemble des phénomènes compris entre l'appui d'un talon au sol et l'appui du talon controlatéral.

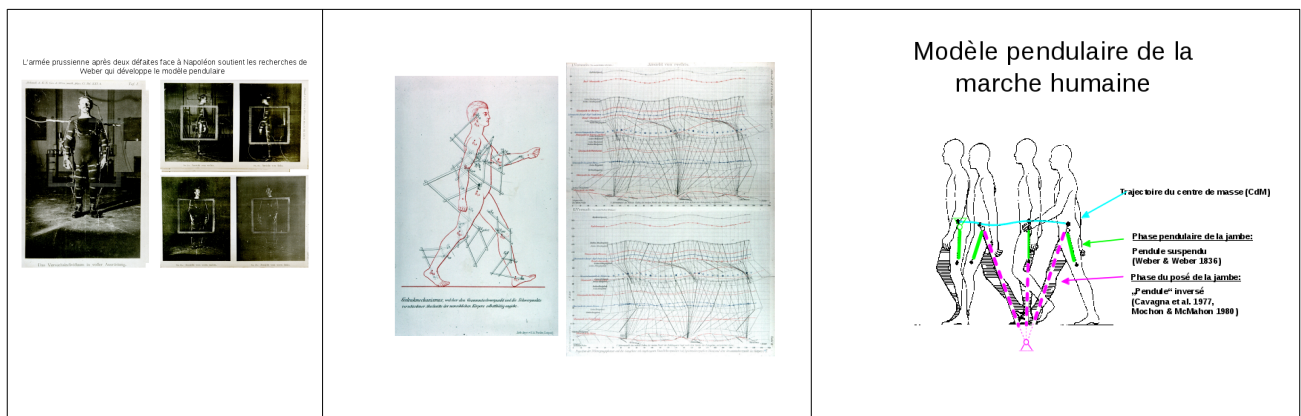
Longueur du cycle : distance parcourue entre un contact au sol avec un pied et le contact suivant du même pied au sol.

La vitesse de marche est égale à l'enjambée que multiplie la fréquence.

Nous avons vu en TD l'adéquation entre la vitesse de marche de confort et la fréquence propre d'oscillation du membre calculée sur la base de données morphologiques. Cette marche de confort tire profit de la dynamique passive du membre.

La locomotion cyclique repose sur des phénomènes résonnants : le pendule qui permet le stockage d'énergie potentielle gravitationnelle dans les masses en déplacement et l'élasticité des structures compliantes qui permet le stockage d'énergie potentielle élastiques pendant la course dans les structures élastiques du corps (tendons, mais aussi muscle / déformation de la macromolécule titine au sein des sarcomères)

Ce modèle pendulaire de la marche a largement profité des recherches financées par l'armée prussienne , à la recherche d'une façon d'optimiser le paquetage du soldat prussien. C'est Weber & Weber qui développent justement ce modèle de la marche pendulaire.

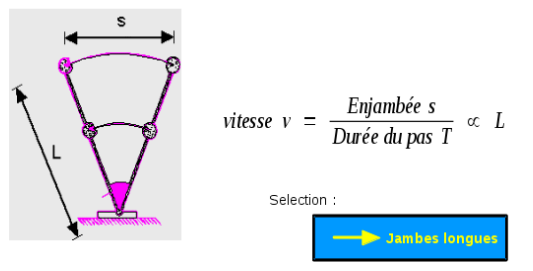
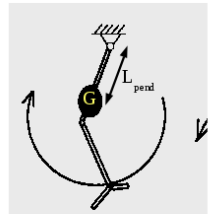


Ce modèle pendulaire intègre deux phases:

Le retour « pendule » de la jambe suspendue pendant le lever,

et

pendant le poser un pendule dit inversé basculant sur un pivot : le pied.

<p>Phase du posé : jambe tendue pendule inversé : longue jambe</p>  <p>vitesse $v = \frac{\text{Enjambée } s}{\text{Durée du pas } T} \propto L$</p> <p>Selection : → Jambes longues</p>	<p>Phase du levé : Pendule pesant</p>  <p>vitesse $v = \frac{\text{longueur du pas}}{\text{durée du pas } T}$</p> <p>$T_0 = 2\pi \cdot \sqrt{(L_{\text{pend}}/g)}$</p> <p>$L_{\text{pend}}$ longueur du pendule T_0 Durée (periode propre) d'oscillation du pendule pour de petit angle (aller-retour)</p>
--	---

Nous le savons: plus les jambes sont longues, plus - à fréquence égale - nous avancerons vite !

Pendant la phase du posé, jambe tendue, la vitesse de marche égale l'enjambée divisée par la durée du pas.

$$\text{vitesse } v = \frac{\text{Enjambée } s}{\text{Durée du pas } T} \propto L$$

La vitesse est donc proportionnelle à la longueur L de la jambe tendue. Et donc

pendant le posé :
marcher vite = avoir de longues jambes

Pendant la phase du lever nous avons un pendule pesant. La jambe est aussi légèrement fléchie. La période de pendulation passive (voir TD) est égale à

$$T_0 = 2\pi \cdot \sqrt{(L_{\text{pend}}/g)}$$

L_{pend} longueur du pendule = distance hanche-centre de masse de la jambe

T_0 Durée (periode propre) d'oscillation du pendule pour de petit angle (aller-retour)

Phase du levé : Pendule pesant

vitesse $v \downarrow = \frac{\text{enjambée}}{\text{demi période propre}}$ ↓
↑

$T_0 = 2\pi \cdot \sqrt{L_{\text{pend}} / g}$

L_{pend} longueur du pendule
 T_0 Durée (periode propre) d'oscillation du pendule pour de petit angle (aller-retour)

Phase du levé : Pendule pesant

Même longueur, même masse,
mais répartition différente ie moment d'inertie différent

La vitesse est alors égale à l'enjambée que divise la demi période d'oscillation, c'est à dire proportionnelle au rapport de la longueur du membre sur la racine de la longueur du pendule (distance entre la hanche et le centre de gravite de la jambe). Réduire L_{pend} va augmenter la vitesse de retour. Cela suppose d'avoir une concentration des masses de la jambe plutôt proximale. Et en même temps les jambes doivent rester longue car L grand favorise aussi la vitesse. C'est donc bien une forme conique qui convient.

Pouvons nous dire quelque chose au sujet des proportions relatives des segments de nos jambes ? Pourquoi les deux segments longs sont-ils plutôt identiques ?

<p>1:1- rapport des longueurs cuisse : tibia</p> <p>Un rapport des longueurs proche de 1:1 permet d'aplanir la trajectoire du Cdm c'est à dire minimiser les variations de h pendant le posé.</p> <p>Pour aplanir complètement la trajectoire, il y a nécessité de fléchir, mais fléchir pendant l'appui implique un travail musculaire qu'il convient de minimiser...en fléchissant le moins possible.</p> <p>Il y a un compromis à trouver.</p>	<p>Rappel : $a^2 = b^2 + c^2 - 2bc \cdot \cos(\hat{A})$</p> <p>Instant 1 poser $h = (l_1 + l_2) \cdot \sin(\alpha_p) \rightarrow h^2 = (l_1 + l_2)^2 \cdot \sin^2(\alpha_p)$ Instant 2 plus tard avec flexion on angle interne</p> <p>Pythagore généralisé au triangle quelconque (cf rappel)</p> <p>$h^2 = CH_2^2 \cdot \sin^2(\alpha)$ et $CH_2^2 = l_1^2 + l_2^2 - 2l_1 \cdot l_2 \cdot \cos(\theta) = (l_1 + l_2)^2 - 2l_1 \cdot l_2 \cdot (1 - \cos(\theta))$</p>	<p>On égalise les deux expressions de h^2.</p> <p>Il vient en introduisant $\tau_1 = l_1 / l_2$ et $\tau_2 = l_2 / l_1$</p> $\cos(\theta) = \frac{1 - \cos(\alpha_p) \sqrt{\cos(\alpha)}}{2 \cdot \tau_1 \cdot \tau_2} - 1$ <p>Si $\theta = 180^\circ$ on a $\cos(\theta) = -1$ et garder θ proche de 180° c'est donc avoir le 1^{er} terme à droite de l'égalité le plus petit possible, et donc avoir un dénominateur le plus grand possible.</p> <p>Or $0,1 \times 0,9 = 0,09$; $0,2 \times 0,8 = 0,16$... etc. $0,5 \times 0,5 = 0,25$</p> <p>Avoir des longueurs de segments proches réduit le besoin de flexion.</p>
---	---	--

Tentons une démonstration heuristiques : les variations verticales de la position du centre de masse ne nous font pas avancer. Moins il y en a, moins je consomme d'énergie inutilement. Réduire ces variations c'est chercher à minimiser les variations de h (la zone bleue). Nous partons de notre modèle de pendule inversé. A l'instant du poser la jambe est tendue et fait un angle α_p avec le sol, elle fléchit ensuite et l'angle au genou vaut θ . Fléchir représente aussi une consommation d'énergie par travail musculaire. Réduire cette flexion est donc aussi un facteur d'économie d'énergie. Quelle morphologie serait la plus adaptée pour minimiser h et minimiser la flexion du genou ?

Il faut donc trouver un compromis entre le nécessaire fléchissement pour aplanir la trajectoire et fléchir le moins possible par souci d'économie.

Exprimons h la hauteur de centre de gravité en fonction des paramètres (théorème de Pythagore généralisé) , avec les deux conformations, à l'instant du poser, jambe tendue, puis un instant plus tard fléchi au passage de la verticale de la cheville. Imposons de maintenir h constant entre ces deux instants, c'est à dire égalisons nos deux expressions de h et isolons $\cos(\Theta)$, Θ angle interne au niveau du genou. τ_1 et τ_2 représentent l_1/l et l_2/l (l =longueur de la jambe tendue, l_1 longueur du fémur, l_2 longueur du tibia, donc $l=l_1+l_2$)

$$\cos(\Theta) = \frac{1 - \cos^2(\alpha_p)}{2 \cdot \tau_1 \cdot \tau_2} - 1$$

pour que Θ soit le plus proche de 180° , il faut que $\cos(\Theta)$ soit le plus proche de -1 . Pour cela il faut à droite de l'égalité que le premier membre soit le plus petit possible et donc que son dénominateur soit le plus grand possible. Or le produit $\tau_1 \cdot \tau_2$ ne peut prendre que des valeurs du type

$0.1 \cdot 0.9 = 0,09$; $0.2 \cdot 0.8 = 0,16$; $0.3 \cdot 0.7 = 0,21$; $0.4 \cdot 0.6 = 0,24$; $0.5 \cdot 0.5 = 0,25$ etc...

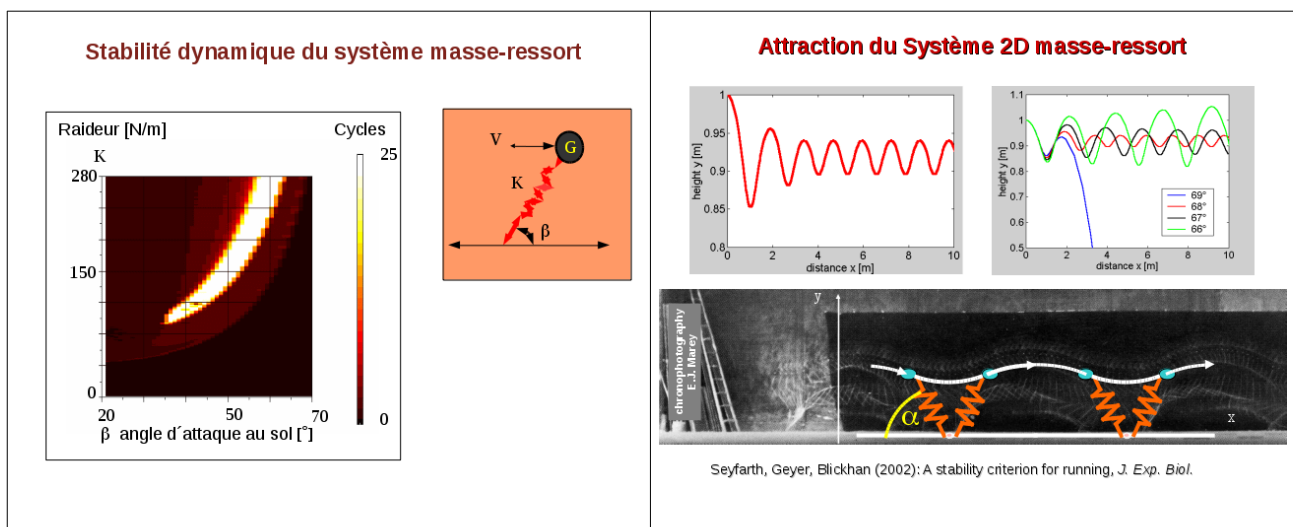
c'est donc à l'égalité des longueurs tibia et fémur que le dénominateur est le plus grand et que Θ reste le plus proche de 180° .

Quid de la longueur du pied par rapport aux autres segments ?

D'autres considérations sont nécessaires pour répondre à cette question.

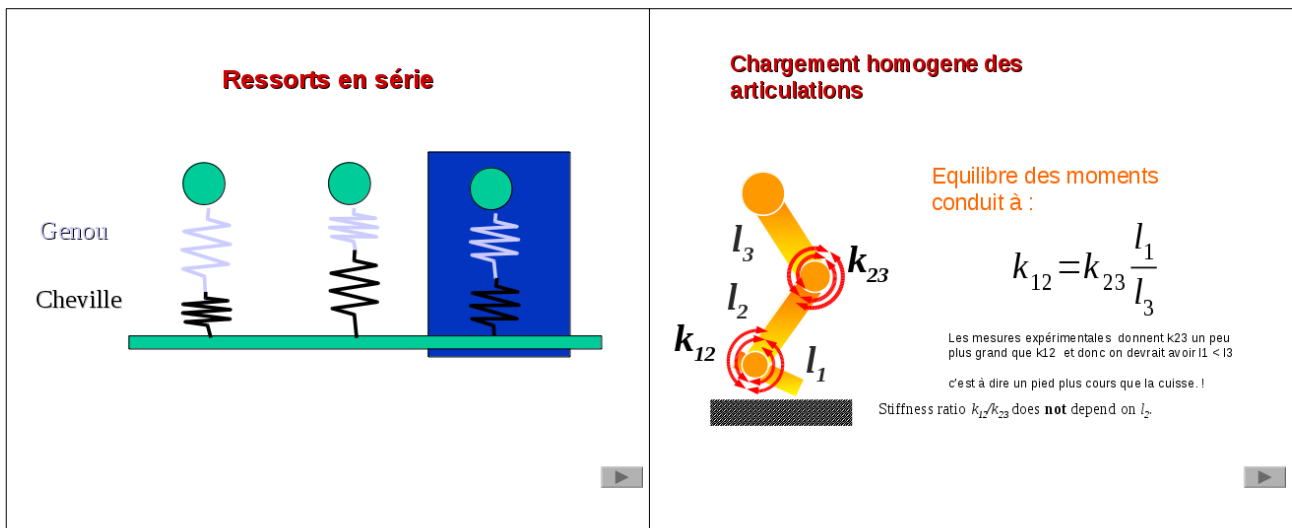
Nous définissons la notion de stabilité dynamique.

Le mouvement d'un système est dit dynamiquement stable si le mouvement retrouve sa trajectoire initiale après avoir subi une perturbation.



Nous avons eu l'occasion de présenter en TD le système masse ressort de la course humaine (Blickhan, 1988). La stabilité dynamique du système masse ressort a été étudiée

en 2002 via des simulation numérique. Pour cela on a appliqué la relation fondamentale de la dynamique à la masse et calculé sa trajectoire, ses rebonds. On peut alors explorer le comportement du système lorsqu'on fait varier les quelques paramètres : quels sont-ils: la vitesse horizontale , l'angle d'attaque au sol à l'instant du poser, la raideur du ressort. On observe alors que en général le système tombe, pique du nez. Mais pour certaine combinaison de valeurs, le système est capable de rebondir sans tomber. Il existe ainsi une zone (blanche sur le diagramme de gauche raideur VS angle d'attaque) pour laquelle le système est dynamiquement stable. Cette zone a une certaine étendue. Une légère variation de la raideur ou de l'angle d'attaque ou de la hauteur est possible et le système restera stable.



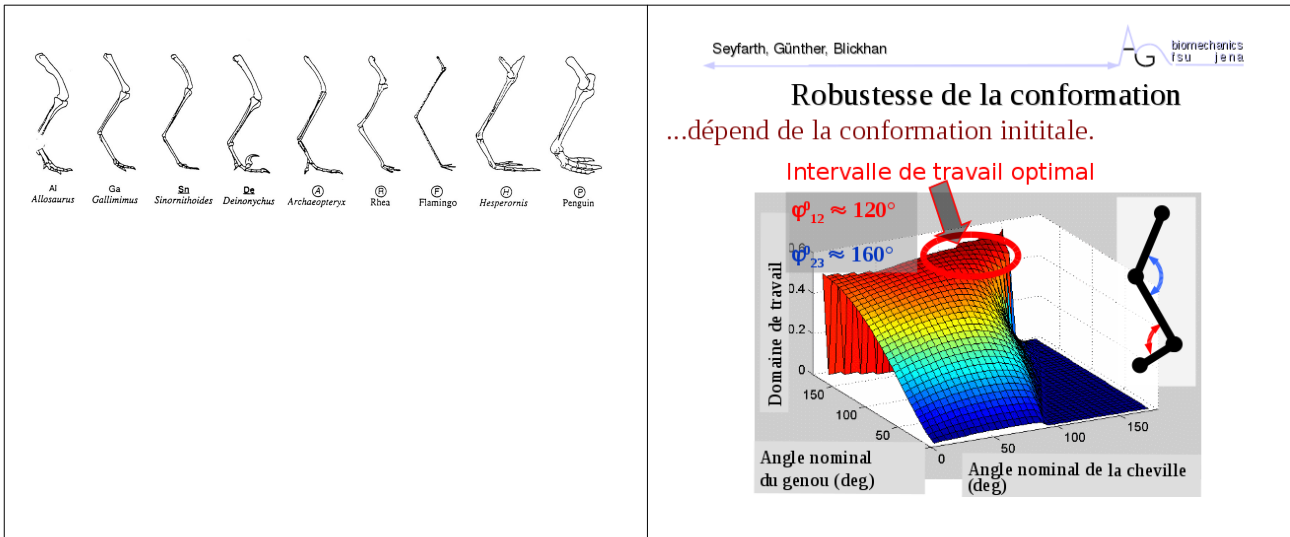
Ce faisant pour le cas d'un humain, on peut alors chercher à « distribuer » l'élasticité de la jambe-ressort sur les articulations de la jambe en la segmentant. Plusieurs comportement peuvent alors être envisagé. Le genou est raide et la cheville moins raide, l'inverse, ou alors genou et cheville ont des raideurs assez semblables. Dans ce dernier cas les deux articulations s'ouvrent et se ferment en même temps et c'est ce qu'on observe sur les courbes cinématiques.

En représentant les ressorts par des ressorts de torsion, on peut alors introduire les longueurs des segments dans le modèle. L'hypothèse d'un chargement homogène des deux articulations (c'est à dire de sorte que le moment de la force de réaction au sol soit identique au niveau du genou et de la cheville impose une relation entre les raideurs des ressorts au niveau du genou et de la cheville. Cette relation curieusement ne fait pas intervenir la longueur du second segment intermédiaire l_2 .

Expérimentalement on trouve que la raideur au niveau du genou est un peu plus grande que celle de la cheville, ce qui nous amène à avoir l_1 , le pied, plus petit que l_3 . Ce qui est bien vrai.

Si on réfléchit plus largement aux configurations observées dans le monde animal la relation précédente nous montre qu'en mode de fonctionnement élastique (sautillement ou course) et avec ce chargement homogène de la cheville et du genou, alors à un pied court correspond un fémur long ou l'inverse. Contempler à gauche ces pattes d'oiseaux vivants ou fossiles.

Dans la cas de l'homme, la longueur du pied trouvée correspond à la longueur qui permet dans le cadre d'un fonctionnement élastique du membre (pendant la course) d'avoir un chargement homogène.



La conformation observée du membre - c'est à dire la disposition relative des segments entre eux- avec des angle de l'ordre de 160° au genou et 120° à la cheville – correspond au valeur qui optimise

la robustesse de la stabilité de ce modèle tri-segmenté en fonction des paramètres.

Seyfarth et al. (2005) ont fait sautiller ce système tri-segmenté en faisant varier les valeurs des longueurs de segments et de la conformation au repos du membre. Il en ressort qu'un pied égalant 0,7 x la longueur des longs segments, un angle au genou de quelques 160° et à la cheville de 120° constitue une conformation de départ optimale maximisant la robustesse pour cet exercice de sautellement sur place.

Optimiser la robustesse signifie permettre au système d'affronter au mieux des perturbations (creux dans le sol par exemple)

A noter que l'un des risques d'une conformation trop étendue en mode de travail élastique (angles de travail très ouverts) serait que l'une des articulations plie mais du mauvais côté (genou retourné) lorsqu'on retombe sur le sol. Éviter de travailler trop près de ces zones limites est donc une sécurité. Si le genou ou la cheville « se retourne », on passerait alors d'une jambe conformée en « zig zag » à une jambe conformée en « arc ». (La nature a aussi exploré ces conformations notamment dans le cas de l'exosquelette des araignées!)

Il semble donc bien qu'on ait des longueurs de segments optimisées pour la marche et la course, avec des proportions fémur : tibia : pied d'environ 1 : 1 : 0,7.

Maintenant que nos jambes sont longues, fines, plutôt coniques et que les proportions sont comprises,

Que dire du reste de notre corps ?

Tentons une description de notre forme:

Jambe longue, fine, conique **c'est vu.**

Bras long, fin, cylindrique

Tronc long, droit, vertical avec une taille

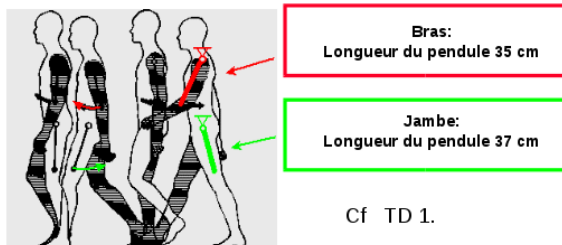
Section du corps elliptique

Largeur épaule = 2 x largeur bassin

Hauteur limitée

Bras long, fin, cylindrique

Pendules suspendus:
Longueurs des bras et jambes similaires



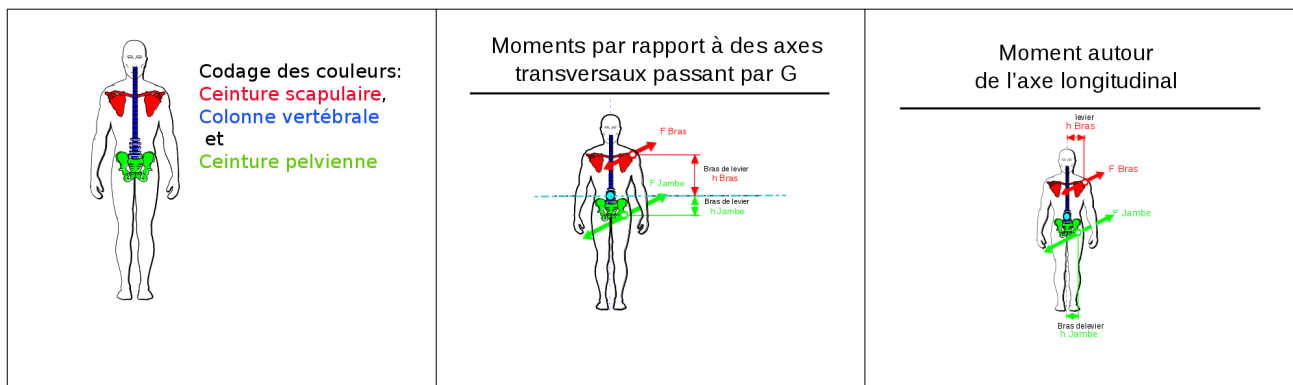
→ Bras longs et cylindriques

Le bras, autre pendule, doit avoir une fréquence propre identique à la jambe

inférieure à celle de la jambe, les bras doivent donc être fins. Les calculs conduisent à $L_{bras} = 35$ cm proche des 37cm trouvés en TD pour la jambe. Vous avez toutes les données sur la feuille de TD 1 pour retrouver ce résultat.

Nos bras sont assimilables à des pendules suspendus. Pour optimiser notre marche leur mouvement doit pouvoir s'intégrer au mouvement cyclique de marche. Si le bras doit penduler avec la même période que la jambe, alors il est nécessaire (voir définition de la période propre d'oscillation) d'avoir une longueur de pendule (distance entre le centre de masse du bras et son pivot, l'articulation de l'épaule) similaire à celle de la jambe. Puisque la masse du bras est bien

Tronc long, droit, vertical avec une taille



Quand le bras et la jambe contra-latérale oscillent vers l'avant autour de deux pivots. Les forces de réactions produites par le balancement du bras et de la jambe controlatérale au niveau des pivots regarde dans la même direction.

Elles induisent alors deux moments par rapport au centre de gravité du corps qui s'opposent mais devrait a priori être inégaux puisque le bras est deux fois plus léger que la jambe.

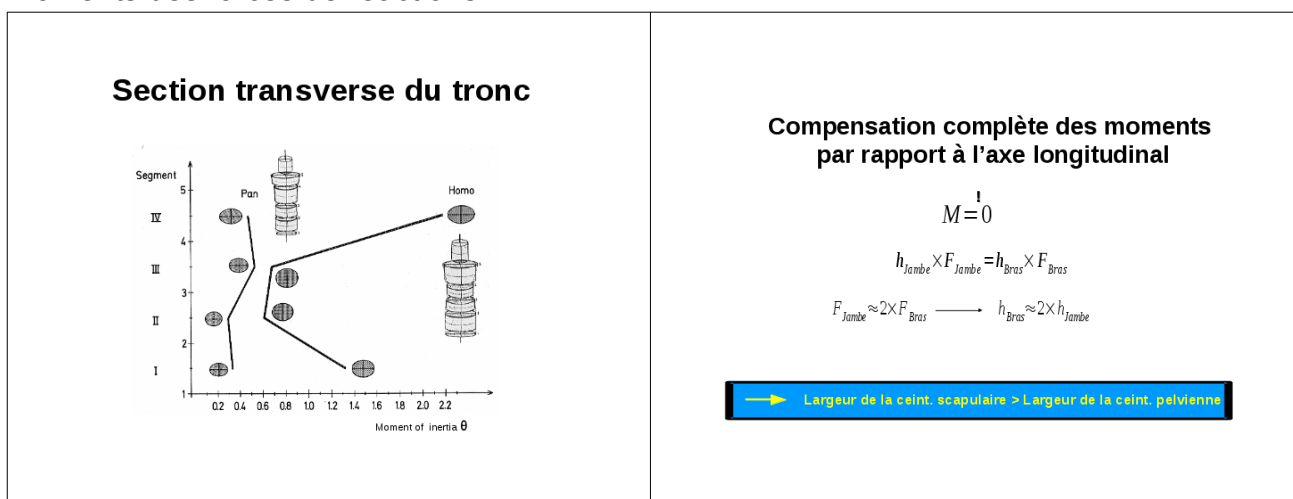
OR

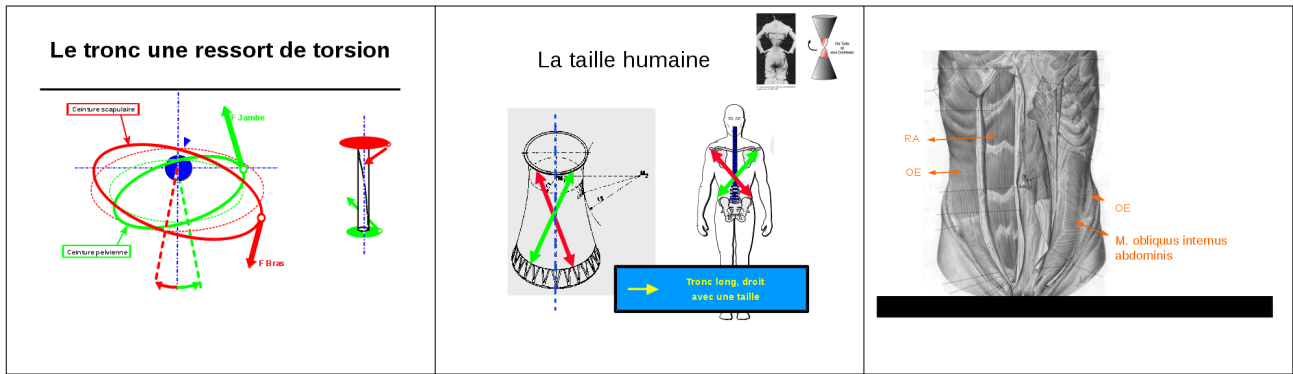
Dans le plan sagittal (voir schéma 2 où sont repérées les distances des pivots au centre de gravité.) le bras de levier des bras est grossièrement 2 fois plus grand que celui de la jambe. (Le Centre de masse est beaucoup plus proche des cotyles que des épaules). Ainsi les moments des deux forces de réactions se compensent en projection sur un plan sagittal.

Dans une vue du dessus, en projection dans un plan transversal qui sectionne le tronc: les choses sont semblables car la distance entre l'articulation de l'épaule jusqu'au plan sagittal (contenant le centre de masse) est environ deux fois celle de la hanche jusqu'au plan sagittal. [le distance entre les épaules = 2x distance entre les hanches] . Les projections des moments du bras et de la jambe controlatéral se compensent la aussi assez bien.

Les masses de la ceinture scapulaire et pelvienne tournent aussi **autour** de l'axe longitudinal. Ces masses sont concentrées aux extrémités du tronc, concentration qui induit l'existence d'une taille. Cette dernière est très « humaine ». Sur le graphique ci dessous sont comparés les moments d'inertie des portions de tronc d'un chimpanzé (pan) et de celui d'un humain (homo). Si le tronc du chimpanzé est droit, celui de l'humain a clairement des moments d'inertie plus petit au niveau de la taille. La section transverse du tronc n'est pas un cercle mais plutôt elliptique, avec une petit axe et un grand axe transverse.

Sur le plan locomoteur, et c'est certainement le plus important, avoir un grand axe permet de gagner un peu en longueur d'enjambée. Et sur le plan mécanique avoir un grand et un petit axe offre la encore des possibilités d'ajustement pour parfaire la compensation des moments des forces de réactions.

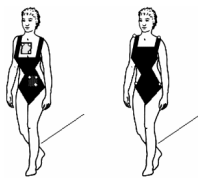




Le tronc se comporte comme un ressort de torsion. Les deux ceintures oscillent autour de l'axe longitudinal plus ou moins en opposition de phase suivant la vitesse de marche. La musculature oblique se comporte alors comme un ressort de rappel. De combien pivotent les deux ceintures ?

On peut mesurer la rotation axiale des ceintures en positionnant sur le thorax et sur le bassin/sacrum un repère ainsi que des marqueurs sur les hanches et les épaules.

Mesure de la torsion: methodologie

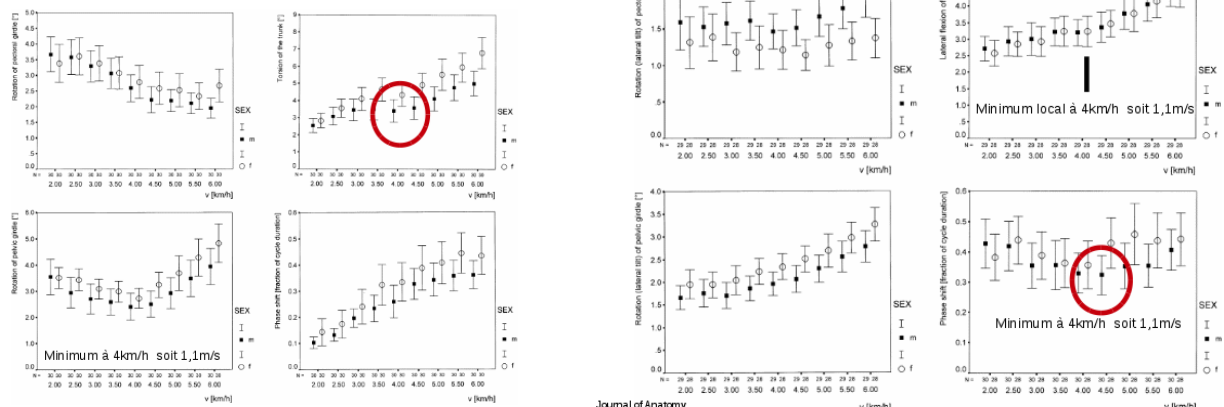


Journal of Anatomy pages 331-342, 21 MAY 2004 DOI: 10.1111/j.1469-7580.2004.00297.x

Ici on a travaillé avec une cohorte de 30 personnes et les valeurs présentées ci-après sont des moyennes. La colonne de gauche donne la rotation de la ceinture pectorale (en haut) et pelvienne (bas), en fonction de la vitesse de marche. Ces rotation sont relativement faible quelques degrés.

On voit que pour une vitesse de marche de 4 km/h environ 1.1 m/s, la rotation de la ceinture pelvienne (Graphique de gauche, en bas à gauche) atteint un minimum de sorte que l'addition des deux rotations qui donne la torsion du tronc atteint un minimum local pour cette valeur. Néanmoins la torsion n'est pas la somme des rotations de la ceinture scapulaire et de la rotation de la ceinture pelvienne car les deux ne tournent pas en phase mais avec un décalage variable avec la vitesse de marche. La torsion est représentée sur le graphique de gauche, en haut à droite. Sa valeur maximum est de 7°. Elle affiche néanmoins un minimum local pour une vitesse de 3.5-4 km/h. Tiens, Tiens, on retrouve notre vitesse de confort (voir TD). La flexion latérale du tronc (graphique de droite) peut aussi être mesurée cette fois grâce aux paires de marqueurs des épaules et des

Mesure de la torsion: résultats

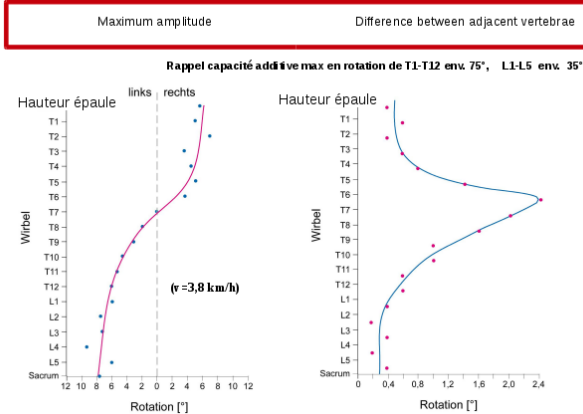


Journal of Anatomy, (Wiley 2014)

Journal of Anatomy
Volume 341, Issue 3, pages 331-342, 21 MAY 2004 DOI: 10.1111/j.1469-7580.2004.00297.x
<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-7580.2004.00297.x/full>

hanches. Elle montre aussi un minimum local de la flexion latérale pour environ 4km/h qui constitue une sorte de vitesse énergétiquement optimale.

Torsion de la colonne pendant une marche soutenue



Pendant une marche soutenue. L'amplitude maximum de torsion mesurée pendant la marche est de l'ordre de 14-15° (de -7° à +7°), avec des angles de **torsion plus faibles** entre vertèbres consécutives au niveau lombaire que sur la partie thoracique (wirbel= vertèbre en allemand) différent niveau de la colonne. On rappelle les capacités additives globale en torsion de l'ordre de -37° à +37° pour la partie thoracique et de -5 à +5 pour la partie lombaire soit des amplitudes de 75° pour la partie thoracique et 10° pour la partie lombaire !

La diapo de gauche synthétise les types de mouvements de la colonne observés pendant la locomotion chez les tétrapodes non mammalien (reptiles), chez les mammifères quadrupèdes et chez l'homme pendant la locomotion. L'homme a principalement un mouvement de torsion autour de l'axe longitudinal quand ces ancêtres lointains utilisaient, eux, les mouvements autour de tous les axes. Sur le plan musculaire, quels sont les implications pour les types de fibres qui composent la musculature para-vertébrale ?

Mouvements de la colonne pendant la locomotion				Types de fibre musculaire		Comparaison des fibres musculaires lentes et rapides	
	horizontal plane 'lateral bending'	transversal plane 'sitting'	sagittal plane 'sagittal bending'			Fibres lentes = type I Dimètre plus petit (20-50% of fast fibres) Bien vascularisé myoglobine abondante, rouge (I) mitochondrie abondante système enzymatique oxydant innervation parallèle des fibres long-lasting contractions prolongées résistant contre la fatigue	
			Fibres rapides = type II gros diamètre (jusqu'à 300µm) faiblement vascularisé pas de myoglobine, white (I) quelques petites mitochondries enzymes pour la glycolyse anaérobie innervation des fibres à angle droit contractions brèves fatiguables				
tétrapode non mammaliens	+	+	-			Fibres lentes = type I Dimètre plus petit (20-50% of fast fibres) Bien vascularisé myoglobine abondante, rouge (I) mitochondrie abondante système enzymatique oxydant innervation parallèle des fibres long-lasting contractions prolongées résistant contre la fatigue	
Mammifères quadrupèdes	+	+	+				
Mammifères bipèdes	(-)	+	-				

On sait encore peu de choses.

L'étude de la typologie des fibres musculaires dans la musculature para-vertébrale a été rendue possible par l'immuno-histochimie qui permet la coloration des fibres en fonction de la présence ou non de certaines protéines. On rappelle l'existence de deux grands types de fibres, lentes et rapides, les premières plus petites que les secondes mais travaillant en régime oxydatif, donc avec apport d'oxygène et donc via une vascularisation abondante, et un appareil mitochondrial abondant. Ces fibres sont capables d'un travail prolongé. Les secondes plus grosses moins vascularisées, pas de myoglobine (fibre blanche) mais munies d'enzyme pour la glycolyse anaérobie, et qui sont capables de contraction brèves, elles sont fatigables.

Muscle fibre types

Myxine, the most primitive living vertebrate

Flood & Mathiesen 1962

Labels: Myomere, Chorda dorsalis, 1mm, 0.1mm

Fiber types: Typ IIb FG, Typ IIa FOG, Typ I SO

Evolution of the Fiber Composition of Skeletal Muscles from Poikilotherms to Homoiotherms

Birds
In homoiotherms: predominantly small aerobic muscle fibers with numerous mitochondria and a rich capillarisation

Mammals
In poikilotherms: predominantly large anaerobic muscle fibers with few mitochondria and a sparse capillarisation

Reptiles

Sources d'énergie pour l'activité musculaire

Contraction forte et rapide (e.g. Komi 1992):

- ATP - reserve for the first 2-4s
- next 20-30s: ATP - synthesis from phosphocreatin
- starting at about 7s: ATP - production from anaerobic glycolysis (less efficient)

L'existence de plusieurs types de fibres est très anciennes ! La myxine qui est le vertébrés le plus primitif actuellement vivant, a déjà plusieurs types de fibres. Les animaux homéothermes (avec une température interne constante et dépendante de l'activité métabolique cellulaire) ont une vascularisation importante et ont donc un système musculaire travaillant largement en régime oxydatif, c-a-d aérobie. Les animaux poikilothermes (qui ont besoin de la chaleur du soleil pour se réchauffer) ont une musculature travaillant en régime anaérobie avec peu de mitochondries et principalement des fibres rapides travaillant en régime anaérobie.

Avec l'immuno-histochimie, on peut donc entreprendre de cartographier la distribution des types de fibres dans la musculature para vertébrales. Ici apparaissent en bleu les fibres oxydatives. Même dans les régions oxydatives, il reste toujours une part de fibres rapides (voir agrandissement), mais les zones proches des vertèbres (ici de l'ochotone afghan, un rongeur) montre un fonctionnement oxydatif majoritaire.

Au final chez l'ochotone, on peut classifier la musculature lombaire para-vertébrale des petits mammifères avec d'un coté des muscles stabilisateurs plutôt profonds, assurant la stabilité de vertèbres voisines, ils sont majoritairement de type 1, et de l'autre des muscles mobilisateurs, plus longs et superficiels, ils sont majoritairement de types 2.

Reconnaitre les fibres en utilisant des reactions enzymatiques

Legend:

- Rückenmark, Nerven
- Sehnen, Knoepel
- Knochen
- > 90% glykolytische Muskelfasern
- > 10% oxidative Muskelfasern
- > 60% oxidative Muskelfasern
- > 90% oxidative Muskelfasern



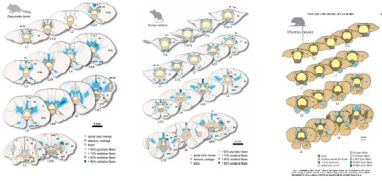
2mm

Caractérisation de la musculature paravertébrale

Ochotona rufescens pika

Legend:

- Rückenmark, Nerven
- Sehnen, Knoepel
- Knochen
- Muskelquerschnitt
- > 90% glykolytische Muskelfasern
- > 10% oxidative Muskelfasern
- > 60% oxidative Muskelfasern
- > 90% oxidative Muskelfasern

<p>Characterisation of paravertebral muscles</p>  <p>Homogeneous distribution of fibre types</p> <p>glycolytic fibres M. longissimus lumborum M. iliopsoas</p> <p>oxidative fibres M.m. rotatores M.m. multifidus M.m. interspinales</p> <p>Inhomogeneous distribution of fibre types</p> <p>M. semispinalis M. quadratus lumborum</p>	<p>Stabilité de la partie lombaire chez les petits mammifères</p>  <p>Local (stabilising)</p> <p>Stabilité entre les segments muscles courts et profonds fibres musculaires du type I Actions soutenues</p> <p>exemples: M. multifidus M. transversus abdominis</p> <p>Global (mobilising)</p> <p>Maintien de l'équilibre muscles longs et superficiels fibres musculaires principalement du type II action courte et puissante</p> <p>exemples: M. rectus abdominis M. longissimus thoracis pars thoracica</p>	<p>Distribution des fibres de type 1 et 2 dans la musculature paravertébrale lombaire des tout petits mammifères</p> <p>Pour les très petits : persistences de régions oxydatives spécialisées et profondes Mais globalement type IIa ultra-majitaire. → rôle dans la production de chaleur Or plus je suis petit plus j'ai besoin de produire de la chaleur.</p> 
--	---	--

C'est une distribution en fibres retrouvée chez plusieurs petits mammifères. Chez les très très petits néanmoins on remarque la persistance de la présence de fibre de type 2 même dans les régions profondes. On explique cette singularité par le besoin de production de chaleur dans laquelle les fibres de type 2a sont impliquées. Or plus je suis petit, plus je perd facilement ma chaleur et donc plus je dois en produire.

Chez l'homme la composition en fibres oxydative/glycolitique de la musculature lombaire, étudiée seulement récemment sur des cadavres (encore peu nombreux) est environ 50-50, plus homogène (très mixée) dorsalement, un peu plus répartie ventralement mais globalement toujours 50-50. Une petite accumulation de fibres lentes dans la musculature dorso latérale aussi présente chez les petits mammifères et qui croit dans un gradient caudo-cranial. Pas de changement dans la composition en fonction de la distance à la vertèbre.

On peut donc dire que le rôle fonctionnel n'est pas inscrit dans la composition en fibre. Comparer à ses cousins proches, les grands singes, on retrouve chez l'homme une distribution en fibre à l'identique (!), alors que les modes de déplacements sont assez différents. Depuis 6 millions d'années que l'homme marche debout, l'évolution n'a rien sectionné de particulier pour l'homme.

On dira donc que les demandes antérieures (temps de l'évolution) ont permis d'arriver à un mix de fibre qui permet de répondre à la très grande versatilité des demandes fonctionnelles (grimper marcher...).

<p>Distribution des fibres de type 1 et 2 dans la musculature paravertébrale lombaire des petits mammifères</p> <p>N. Schilling (2009)</p> <p>Deep and short, mono- or multi-segmental muscles (i.e., mm. interspinales, intertransversarii, rotatores et intertransversarii) consistently showed the highest percentage of slow, oxidative fibers implying a function as local stabilizers of the vertebral column. Superficial and large, polymymeral muscles (i.e., mm. multifidus, iliopsoas et psoas minor) were predominantly composed of fast, glycolytic fibers suggesting they function to both globally stabilize and mobilize the spine during rapid non-locomotor activities. Some muscles contained strong accumulations of oxidative fibers in specific regions (mm. longissimus et quadratus lumborum). These regions are hypothesized to function independently from the rest of the muscle belly and may be comparable in their functionality to regionalized limb muscles. The deep, central oxidative region in the m. longissimus lumborum appears to be a general feature of mammals and likely serves a proprioceptive function to control the postural equilibrium of the pelvic girdle and lumbar spine.</p> <p>Because this novel muscle mass is mainly composed of fast, glycolytic fibers in extant species, it is plausible that these changes were associated with the evolution of increased sagittal mobility in the posterior trunk region in the therapsid ancestors of mammals. The caudally increasing role of sagittal bending in body propulsion is consistent with the overall increase in the percentage of glycolytic fibers in the cranio-caudal direction.</p> <p>The evolution of mammals was also associated with a loss of ribs in the posterior region of the trunk. The loss of ribs is thought to have decreased the stability of the posterior trunk, which may explain the observed greater oxidative capacity of the caudal local stabilizers. The increased need for postural feedback in the more mobile lumbar region may also explain the evolution of the proprioceptive system in the m. longissimus lumborum.</p>	<p>Distribution des fibres de type 1 et 2 dans la musculature paravertébrale lombaire de l'homme</p> <p>Hesse and Schilling (2013) Première étude complète toute la section dorsale et pas seulement des sports Étude sur 2 cadavres.</p> <ul style="list-style-type: none"> - composition en fibre : fifty-fifty, distribution plus centrée sur 50-50 dorsalement que ventralement ou elle est un peu plus répartie - distribution des fibres : section homogène à l'échelle macro, quasi aucune différence de début à la fin de la zone lombaire. Petite zone d'accumulation de fibres lentes dans la musculature dorso latérale présente aussi chez les petits mammifères mais qui croit en dimension dans un gradient caudo-cranial. Grande inhomogénéité locale de la distribution. Pas de variation en fonction de la distance à la vertèbre. <p>Cl : le rôle fonctionnel n'est pas inscrit dans la composition en fibre. Sur le plan évolutif les demandes antérieures (grimper, etc.) ont du conduire à ce mix qui permet donc une grande versatilité fonctionnelle</p>	<p>Distribution des fibres de type 1 et 2 dans la musculature paravertébrale lombaire des grands singes</p> <p>Distribution en fibre lente et rapide mixte</p> <p>Cela peut paraître surprenant mais la musculature para-vertébrale de l'homme et des grands singes est identique jusque dans la répartition des types de fibres musculaires</p> <p>Il n'y donc pas eu d'adaptation de ce côté ces 6 derniers millions d'années alors même qu'on pourrait penser que sur le plan de la demande fonctionnelle il y a eu de fortes évolutions</p> <p>Cl : le rôle fonctionnel n'est pas inscrit dans la composition en fibre. Sur le plan évolutif les demandes antérieures (grimper, etc.) ont du conduire à ce mix qui permet donc une grande versatilité fonctionnelle</p>
--	--	--

Voilà pour ce tour d'horizon autour de la bipédie humaine.