



HAL
open science

Papier 6. Modèle mécanique de la contraction musculaire. 6. Calculs de la tension exercée par une fibre squelettique durant un raccourcissement en escalier

Sylvain Louvet

► To cite this version:

Sylvain Louvet. Papier 6. Modèle mécanique de la contraction musculaire. 6. Calculs de la tension exercée par une fibre squelettique durant un raccourcissement en escalier. 2019. hal-02133529v4

HAL Id: hal-02133529

<https://hal.science/hal-02133529v4>

Preprint submitted on 17 Nov 2019

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.

Papier 6

Modèle mécanique de la contraction musculaire. 6. Calculs de la tension exercée par une fibre squelettique durant un raccourcissement en escalier

Sylvain LOUVET

17/11/2019

Résumé

Le Papier compagnon 1 teste une relation théorique entre la force et la vitesse de raccourcissement d'une fibre musculaire sans en justifier le bienfondé. Le Papier 2 détermine la cinématique et la dynamique d'une tête de myosine II au cours du *Working Stroke* (WS). Le Papier 3 impose la loi uniforme comme densité représentative de l'orientation des leviers appartenant aux têtes en WS. A l'appui de ces travaux, les Papiers 4 et 5 mettent en équations l'évolution de la tension lors des quatre phases d'un échelon de longueur. Le Papier présent clôt l'ensemble des six articles en s'imposant deux tâches. La première mission est d'appliquer les éléments théoriques élaborés pour un échelon de longueur à une succession d'échelons de longueur identiques, autrement nommée « raccourcissement en escalier ». Avec les valeurs des paramètres géométriques et temporels assignés à une tête de myosine dans les Papiers 1 à 5, un ajustement correct est établi entre la tension théorique déduite de notre modèle et la tension expérimentale publiée en 1997 par une équipe de chercheurs italiens relative à 9 raccourcissements en escalier réalisés sur une même fibre. Nous obtenons notamment l'équation de la tension atteinte en fin d'échelon (T^*) qui demeure constante marche après marche dès lors que le raccourcissement d'un demi-sarcomère dépasse 17 nm. Le second objectif est de trouver et d'expliquer l'équation de la courbe Force-Vitesse introduite *ex abrupto* dans le Papier 1. En diminuant la taille et la durée des marches, l'escalier tend vers une droite de pente constante correspondant à un raccourcissement à vitesse continue. En appliquant les règles du calcul infinitésimal aux différentes formulations qui mènent à T^* , on déduit la relation Force-Vitesse (voir Supplément S6.L). Et la boucle est bouclée.

Institut P'. Physique et Mécanique des Matériaux. Université de Poitiers,
Futuroscope Chasseneuil, France

sylvain.louvet@univ-nantes.fr

Paper 6

Mechanical model of muscle contraction. 6. Calculations of the tension exerted by a skeletal fiber during a shortening staircase

Abstract

Accompanying Paper 1 tests a theoretical relationship between force and velocity of shortening of a muscle fiber without justifying its validity. Paper 2 determines the kinematics and dynamics of a myosin II head during the Working Stroke (WS). Paper 3 imposes the uniform law as a density representative of the orientation of the levers belonging to the WS heads. By support of these works, Papers 4 and 5 put into equation the evolution of the tension during the four phases of a length step. The present paper closes all six articles by imposing two tasks on itself. The first purpose is to apply the theoretical elements developed for a length step to a succession of identical length steps, otherwise known as shortening staircase. With the values of the geometric and temporal parameters assigned to a myosin head in Papers 1 to 5, a correct adjustment is established between the theoretical tension deduced from our model and the experimental tension published in 1997 by a team of Italian researchers relating to nine shortening staircases performed on the same fiber. In particular, we obtain the equation of the tension reached at the time end of the step (T^*) which remains constant step by step as soon as the shortening of a half-sarcomere exceeds 17 nm. The second objective is to find and explain the equation of the Force-Velocity curve introduced *ex abrupto* into Paper 1: by decreasing the size and duration of the steps, the staircase tends towards a constant slope line corresponding to a continuous speed shortening. By applying the methods of infinitesimal calculus to the different formulations leading to T^* , we deduce the Force-Velocity relationship (see Supplement S6.L). And the circle is complete.

Introduction

Une fibre musculaire isolée est téтанisée en conditions d'isométrie jusqu'à ce que la tension atteigne un plateau maximal (T_0). Puis, la fibre est raccourcie selon une suite d'échelons de longueur (δX_{stair}) et de durée (τ_{stair}) identiques. La cinétique temporelle de cette série de raccourcissements s'apparente à une succession de marches et conséquemment à un escalier. La tension (T_i) est mesurée à la fin de la marche n° i avec i entier. Il est observé que T_i décroît régulièrement pour les premières marches puis demeure constante [1,2,3,4] à partir d'une marche numérotée n^* . Pour toute marche d'indice supérieur à n^* , la cinétique de la tension est l'exacte copie de celle de la marche n^* , évolution temporelle qui sera qualifiée de « régime répétitif » : la fibre se trouve dans un état thermodynamique hors d'équilibre mais reproductible d'une marche à l'autre.

La figure 1 dans [4] présente 9 tracés de la tension relative (pT) en fonction du temps (t) pour 9 escaliers singularisés par différentes valeurs de δX_{stair} et τ_{stair} . Notre premier objectif est d'approcher de manière optimale ces 9 cinétiques en se basant sur les équations temporelles développées dans le Papier compagnon 5. Le second dessein est de retrouver les équations de la relation Force-Vitesse livrées au Papier 1 en utilisant les résultats établis pour le régime répétitif.

Méthodes

Pour les marches qui ont un indice i égal ou supérieur à n^* , la tension T_i est une constante qui est nommée T^* .

Durant τ_{stair} , chaque demi-sarcomère (hs) de la fibre est en raccourcissement à vitesse constante durant la phase 1 de la marche puis est maintenu en conditions isométriques. Les évènements advenant au cours de chaque marche sont décrits et mis en équation dans les Papiers compagnons 4 et 5. Le domaine linéaire d'étendue δX_{Max} est découpé en intervalles par les marches successives de longueur δX_{stair} (Fig L1 du Supplément S6.L). Dans chaque intervalle, les contributions au calcul de la tension se rapportant aux évènements précités sont déterminées en temps et en nombre de têtes de myosine concernées. Une description marche après marche à partir du plateau tétanique isométrique jusqu'au régime répétitif est apportée au paragraphe L.3 du Supplément S6.L.

A la marche i de l'escalier k , les contributions respectives au calcul de la tension s'exerçant des deux côtés d'un hs sont sommées à l'aide de l'équation maitresse présentée dans le Papier 5, soit :

$$\mathbf{pT}_{k,i}(t, \Delta X) = \mathbf{pT}_{1,k,i}(\Delta X) + \Delta \mathbf{pT}_{\text{Relax}_k,i}(t, \Delta X) + \Delta \mathbf{pT}_{\text{WSstart}_k,i}(t, \Delta X) - \Delta \mathbf{pT}_{\text{FDE}_k,i}(t, \Delta X) - \Delta \mathbf{pT}_{\text{SDE}_k,i}(t, \Delta X) \quad (1)$$

où k est le n° indiciel de l'escalier, entier variant de 1 à 9

i est le n° indiciel de la marche, entier variant de 1 à 15, au maximum

t est le temps tel que :

$$t = (i - 1) \cdot \tau_{\text{stair},k} + \tau$$

où $\tau_{\text{stair},k}$ est la durée commune à toutes les marches de l'escalier k ; τ est la durée instantanée interne à la marche i

ΔX est le raccourcissement total d'un hs tel que :

$$\Delta X = -i \cdot \delta X_{\text{stair},k}$$

où $\delta X_{\text{stair},k}$ est la longueur commune des marches de l'escalier k

$\mathbf{pT}_{1,k,i}$ est la valeur de la tension relative à la fin de la phase 1 relativement à la marche i avec présence de la viscosité

$\Delta \mathbf{pT}_{\text{Relax}_k,i}$ est la contribution positive provenant de la relaxation provoquée par la disparition des forces visqueuses au cours de la phase 2 pour la marche i

$\Delta \mathbf{pT}_{\text{WSstart}_k,i}$ est la contribution positive d'origine élastique provenant des têtes qui initient un WS selon un des 3 modes, rapide, lent ou très lent

$\Delta \mathbf{pT}_{\text{FDE}_k,i}$ est la contribution négative engendrée par le détachement rapide, évènement se rapportant aux têtes en WS dont le levier présente un angle θ inférieur ou égal à θ_{down}

$\Delta \mathbf{pT}_{\text{SDE}_k,i}$ est la contribution négative provoquée par le détachement lent, évènement ne concernant que les têtes en WS dont le levier présente un angle θ compris entre θ_{down} et θ_T

Calcul de la tension à la fin de la phase 1 pour la marche i de l'escalier k

La tension relative à la fin de la phase 1 ($pT_{1,k,i}$) rapportée à la tension de référence du plateau tétanique isométrique (T_{0c}), valeur commune au démarrage des 9 escaliers, est formulée selon l'équation (J64) donnée au sous-paragraphe J.11.2 du Supplément S4.J du Papier 4 :

$$pT_{1,k,i} = \frac{T_{1,k,i}}{T_{0c}} = (1 - \chi_{z1} \cdot K_{k,i} \cdot \delta X_{\text{stair},k}) \quad (2)$$

où k et i sont les numéros indiciels de l'escalier et de la marche concernés

χ_{z1} est la pente d'origine élastique dans la Zone 1 Élargie, pente que nous supposons constante ;

$K_{k,i}$ est le coefficient multiplicateur d'origine visqueuse formulée selon l'égalité (J66), soit :

$$K_{k,i} = N_{hs}^{1-q_{k,i}/2} \cdot \coth\left(N_{hs}^{1-q_{k,i}/2}\right) + N_{hs}^{1-q_{k,i}}$$

où $q_{k,i}$ est le paramètre référent de la présence de la viscosité durant la phase 1 de la marche i de l'escalier k , dont l'équation est proposée en (J68) :

$$q_{k,i} = q_c + \frac{1}{\text{Ln} N_{hs}} \cdot \text{Ln}\left(\frac{\tau_{p1,k}}{\tau_{p1,c}}\right) + \frac{1}{\text{Ln} N_{hs}} \cdot \text{Ln}\left[\frac{T_{k,(i-1)}^\circ}{T_{0c}}\right] \quad (3)$$

où q_c et $\tau_{p1,c}$ sont le paramètre visqueux et la durée relativement à la phase 1 de la première marche de l'un des 9 escaliers qui sert de référence ; $\tau_{p1,k}$ est la durée moyenne de la phase 1 relativement à la phase 1 de l'ensemble des marches de l'escalier k ; N_{hs} est le nombre de hs par myofibrille ; $T_{k,(i-1)}^\circ$ est la tension atteinte à la fin de la marche précédente avec $T_{k,0}^\circ = T_{0c}$

Pour une application correcte des formules (2) et (3), il est nécessaire que la longueur de la marche soit en Zone 1 Élargie. D'après l'équation (22) du Papier 4, la condition suivante est requise :

$$\delta X_{\text{stair},k} \leq \delta X_{z1}$$

Soit avec la valeur de δX_{z1} (Table 2) :

$$\delta X_{\text{stair},k} \leq 4.2 \text{ nm}$$

Pour les escaliers 7, 8 et 9, on admettra que la condition ci-dessus est étendue à « $\delta X_{\text{stair},k} \leq 4.3 \text{ nm}$ ».

Algorithmique

Les programmes informatiques sont rédigés en Visual Basic 6. Les calculs sont développée sous forme d'algorithmes en vue d'obtenir les tracés de la tension relative (pT) en fonction du temps (t) pour un escalier, quelque soit la durée et la longueur de la marche si $\delta X_{\text{stair},k} \leq 4.3 \text{ nm}$.

Adéquation entre cinétiques théoriques et expérimentales

En allouant aux données du modèle des valeurs compatibles avec celles de la littérature et avec celles présidant aux calculs des Papiers 1 à 5, neuf cinétiques de pT sont déterminées pour neuf paires

différentes de valeurs de δX_{stair} et τ_{stair} , paires identiques à celles définissant les neuf escaliers de la Fig 1 dans [4].

L'ajustement entre les 9 cinétiques théoriques issue des équations du modèle et les 9 cinétiques expérimentales de la Fig 1 dans [4] se fait visuellement par la méthode essai-erreur.

Résultats

Application des résultats des Papiers 1 à 5 à un raccourcissement en escalier

L'équation temporelle (1) est représentée par un trait continu vert sur les 9 graphiques de la Fig 1, chaque tracé de la tension relative étant la réponse asservie à un raccourcissement en escalier. Les valeurs de la durée et de la longueur d'une marche standard, données propres à chaque escalier, sont affichées à la Table 1 et sont rapportées en titre de chaque graphique correspondant. La durée moyenne de référence pour la phase 1 d'une marche ($\tau_{p1,c}$) est fixée relativement à l'escalier 6 (Table 1 ; colonne en jaune clair). Les valeurs des paramètres utiles à la construction de ces tracés sont présentées à la Table 2. Elles sont identiques pour toutes les marches des 9 escaliers. On observe un accord acceptable entre calculs théoriques (trait vert) et mesures expérimentales (points noirs) prélevés sur les 9 courbes de la Fig 1 dans [4].

Les tensions relatives à la fin de la phase 1 de chacune des marches ($pT1_{k,i}$) sont déterminées à l'aide des égalités (2) et (3) et apparaissent avec une croix verte (Fig 1) ; ces valeurs théoriques s'ajustent aux points expérimentaux représentés par un point rouge. Un correctif à la valeur de q_c est apporté relativement aux 3 escaliers dont l'échelon est égal à 1.5 nm : la valeur de q_c est conservée pour la première marche mais diminue graduellement jusqu'à la valeur de 1.81 qui devient constante à partir de la 5^{ème} marche. Une possible explication à ce correctif empirique est un temps de relaxation plus important pour les petits échelons renforçant la présence de la viscosité. Ce phénomène est aussi observé aux Fig 1 et 3 du Papier 5 où la constante de temps (τ_{Relax}) est égale à 0.5 ms pour les échelons égaux ou inférieurs à 1.5 nm et diminue à 0.3 ms pour les échelons supérieurs à 1.5 nm.

Régime répétitif

Le régime répétitif advient à la marche n^* lorsque tous les têtes « préparées » en état de liaison forte et toutes les têtes en état WS initialement à $t=0$ se sont détachées, soit approximativement d'après l'égalité (L4) du Supplément S6.L transformée linéairement selon (L1) :

$$n^* \cdot \delta X_{\text{stair}} \approx \delta X_{\text{pre}} + \delta X_{\text{Max}} \quad (4)$$

Les données de la Table 2 donnent :

$$\delta X_{\text{pre}} + \delta X_{\text{Max}} = 6 \text{ nm} + 11.7 \text{ nm} = 17.7 \text{ nm}$$

Sur chacun des 9 graphiques, cette valeur est figurée par un trait fin vertical au temps du raccourcissement correspondant.

Table 1. Données spécifiques à chacun des 9 escaliers.

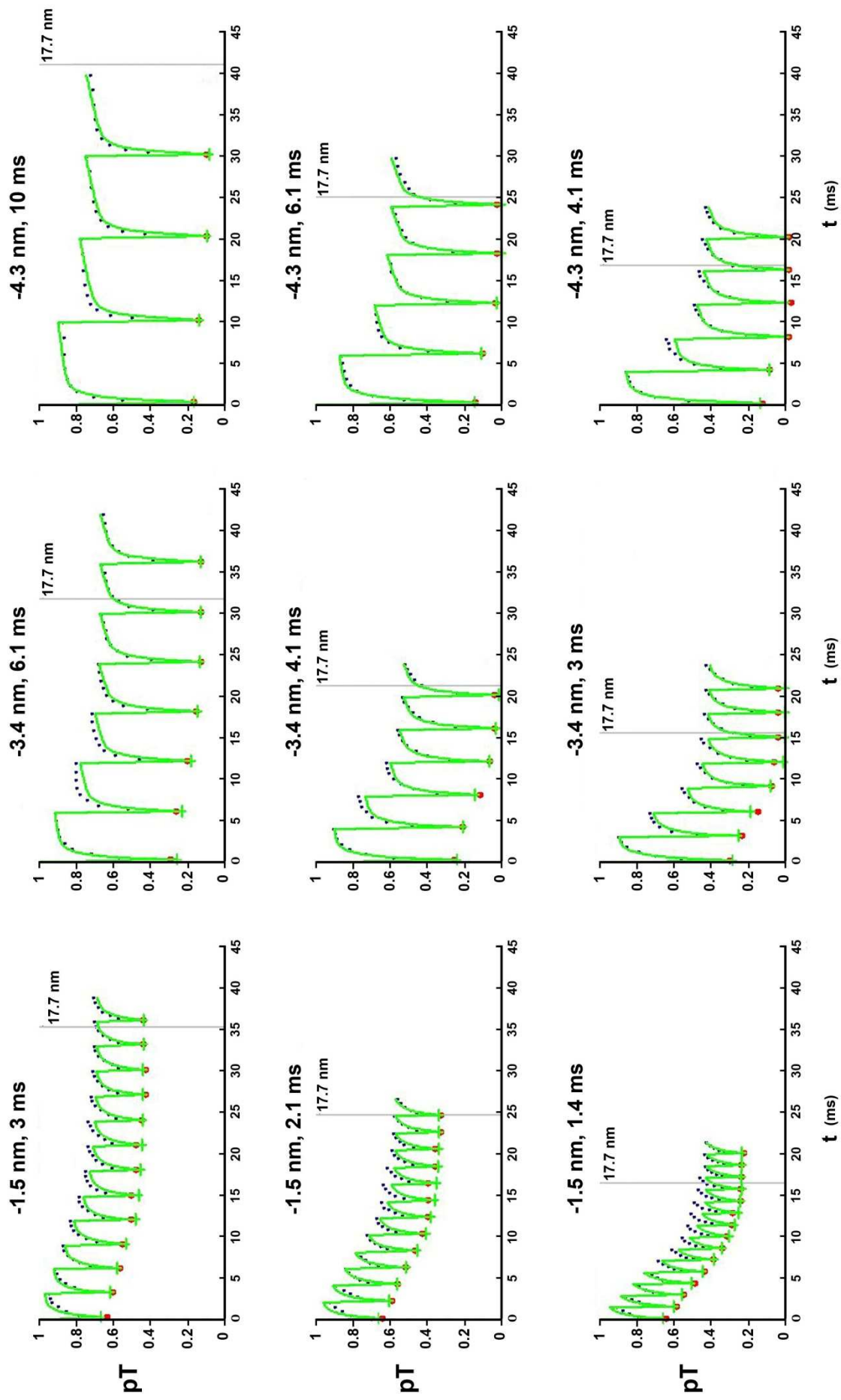
k	1	2	3	4	5	6	7	8	9
δX_{stair}	1.5 nm	1.5 nm	1.5 nm	3.4 nm	3.4 nm	3.4 nm	4.3 nm	4.3 nm	4.3 nm
τ_{stair}	3 ms	2.1 ms	1.4 ms	6.1 ms	4.1 ms	3 ms	10 ms	6.1 ms	4.1 ms
$\tau_{p1,k}$	0.16 ms	0.15 ms	0.15 ms	0.18 ms	0.17 ms	0.2 ms	0.26 ms	0.24 ms	0.23 ms

Table 2. Données se rapportant à une fibre extraite du muscle *tibialis anterior* de *Rana Esculenta*. Les valeurs sont identiques pour toutes les marches des 9 escaliers de la Fig 1.

Γ	4 °C
$T0_c$	200 kPa
$L0$	4.58 mm
N_{hs}	4400
$L0_s$	2.1 μm
P_{startF}	0.6
P_{startS}	0.3
δX_{Max}	11.7 nm
δX_T	8 nm
δX_{pre}	6 nm
δX_{z1}	4.2 nm
q_c	1.91
$\tau_{p1,c}$	0.2 ms
τ_{preSB}	1.5 ms
τ_{SB}	4 ms
τ_{Relax}	0.5 ms
τ_{startF}	0.7 ms
τ_{preS}	3 ms
τ_{startS}	30 ms
τ_{preVS}	80 ms
τ_{startVS}	90 ms
τ_{preFDE}	1 ms
τ_{FDE}	5 ms
τ_{preSDE}	5 ms
τ_{SDE}	18 ms

Fig 1 (page suivante). Evolution de la tension théorique (**trait vert continu**) en réponse à un raccourcissement en escalier ; la taille et la durée de la marche sont indiquées au dessus de chacun des 9 graphiques. Les croix **vertes** représentent les tensions calculées à la fin de la phase 1 des échelons (voir explications dans le texte).

Les points noirs et **rouges** proviennent de la Fig 1 dans [4]. Les points **rouges** matérialisent les tensions mesurées à la fin de la phase 1 de chaque marche.



Etablissement de l'équation Force-Vitesse

On rappelle que la vitesse (V) de raccourcissement de la fibre et de ses myofibrilles est reliée à la vitesse (u) de raccourcissement du hs, soit :

$$V = N_{hs} \cdot u$$

1/ Evènement {WSstart}

Une tête de myosine initie un WS avec l'évènement global {WSstart} qui se décompose en 3 évènements disjoints, {startF}, {startS} ou {startVS}, lorsque l'initiation s'avère rapide, lente ou très lente, respectivement. Le paragraphe L.4 du Supplément S6.L est consacré au calcul de la tension générée par les têtes en WS en régime répétitif. Le résultat est formulé en (L15) et détaillé avec les équations (L16a), (L16b) et (L16c) se rapportant à l'initiation vers l'état WS selon les 3 modes.

Au paragraphe L.5, les 2 variables caractérisant une marche, la longueur (δX_{stair}) et la durée (τ_{stair}), sont diminuées petit à petit jusqu'à tendre vers des valeurs infinitésimales. Ainsi on se rapproche d'un raccourcissement réalisé à vitesse constante (u) pour chaque hs. Les principes du calcul différentiel et du calcul intégral sont appliqués aux 3 expressions (L16a), (L16b) et (L16c) et fournissent les 3 composantes de la tension générée par les têtes en WS lorsqu'un hs se raccourcit à vitesse continue. Les 3 contributions positives sont formulées en (L24), (L26) et (L28) selon les 3 modes, rapide, lent et très lent, respectivement.

2/ Evènement {SlowDE}

Une tête de myosine se détache lentement selon l'évènement {SlowDE}. Le paragraphe L.6 est consacré au calcul de la tension générée par les têtes se détachant lentement en régime répétitif. Le résultat est formulé en (L39) et détaillé avec les 6 équations (L40a) à (L40f).

Au paragraphe L.7, les principes du calcul infinitésimal sont appliqués aux expressions (L40a) à (L40f) et fournissent la tension générée par les têtes se détachant lentement lorsqu'un hs se raccourcit à vitesse constante (u). Les 6 contributions négatives sont formulées de (L44a) à (L44f). Comme les 3 composantes relatives au détachement lent de Type 2 exprimées en (L44d), (L44e) et (L44f) sont négligeables, celles-ci ne figurent pas dans les équations finales énoncées au paragraphe L.8 et dans le Papier 1 par souci de simplification.

3/ Bilan comptable

Au paragraphe L.8, la tension exercée à l'extrémité d'une myofibrille se raccourcissant à vitesse (V) constante est calculée en sommant les 3 contributions relatives aux évènements {startF}, {startS} et {startVS}, et en soustrayant la contribution se rapportant à l'évènement {SlowDE}. Le résultat est finalisé avec l'équation (L47) où la vitesse de raccourcissement d'un hs est exprimée algébriquement ($u < 0$). L'équation (L47) est scindée en 4 équations dans le Papier compagnon 1, notées (7a), (8a), (9a) et (10a) où u est exprimée en module.

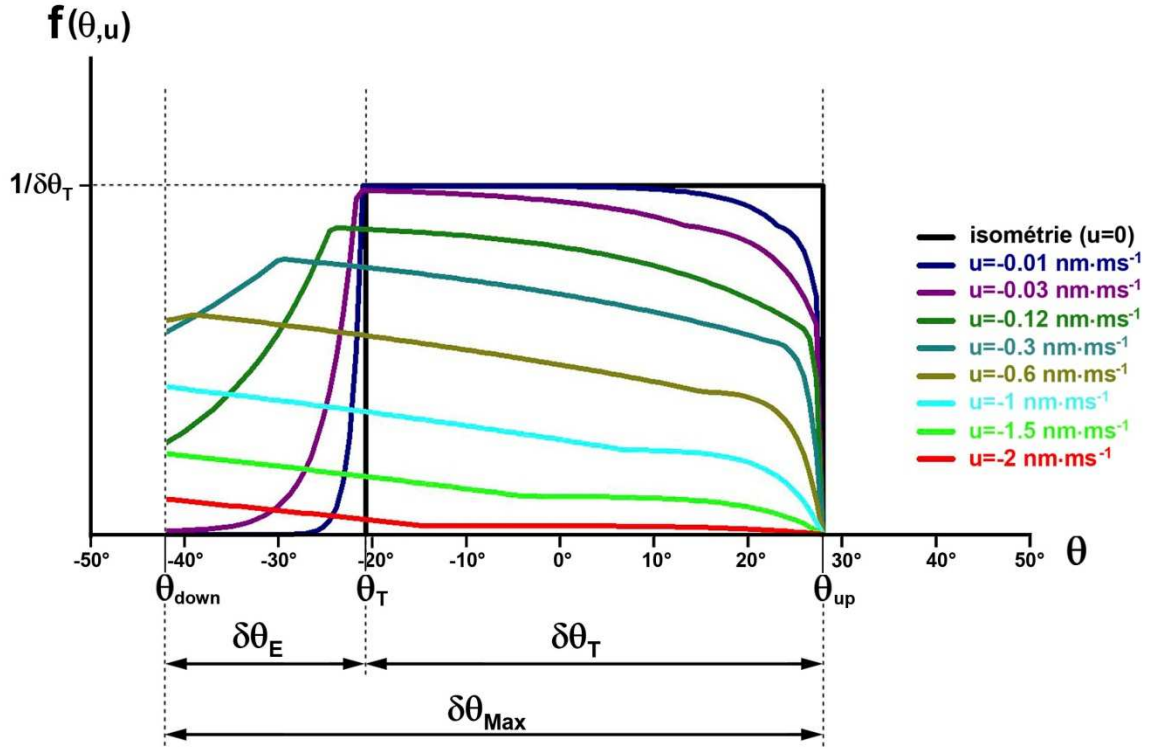


Fig 2. Densité de l'angle θ entre θ_{up} et θ_{down} pour 9 valeurs de la vitesse de raccourcissement (u) d'un demi-sarcomère droit d'après l'équation (5).

La densité (f) de l'angle θ des leviers appartenant aux têtes en WS durant le raccourcissement à vitesse constante est la somme algébrique de 4 densités, soit :

$$f(\theta, u) = f_F(\theta, u) + f_S(\theta, u) + f_{VS}(\theta, u) - f_{SDE}(\theta, u) \quad (5)$$

où f_F , f_S et f_{VS} sont les densités formulées en (L52a), (L52b) et (L52c), relativement à une initiation d'un WS, rapide, lente ou très lente, respectivement ; f_{SDE} est la densité formulée en (L53) concernant le détachement lent.

La densité établie en (5) est représentée en fonction de l'angle θ par 9 courbes selon 9 valeurs de u (Fig 2). Les données sont celles de la colonne « REF » de la Table 1 du Papier 1 où $\tau_{preSB} = 2.6$ ms et $\tau_{SB} = 6$ ms. Les tracés satisfont aux critères géométriques d'un demi-sarcomère droit. Dans un demi-sarcomère gauche, les signes de θ et u étant opposés, les tracés des densités sont symétriques par rapport à l'axe des ordonnées.

On vérifie que si u tend vers 0, alors $f(\theta, 0)$ converge vers la loi uniforme d'étendue $\delta\theta_T$, densité de probabilité caractéristique du plateau tétanique isométrique (voir Papiers 3 et 4) représentée par un trait horizontal noir entre θ_{up} et θ_T (Fig 2).

Discussion

Validation des équations du modèle

Les cinétiques théoriques et expérimentales de la tension pour les 9 cas d'exemples de la Fig 1 s'accordent lors d'un raccourcissement en escalier. La présence de la viscosité durant la phase 1 et la relaxation induite lors de la phase 2 expliquent la cinétique des 3 premières millisecondes de chaque marche d'escalier. Le régime répétitif advient lorsque les têtes de myosine en état « préparé » de *Strong Binding* et en état de *Working Stroke* avant le début du raccourcissement en escalier se sont toutes détachées, c'est-à-dire à l'avènement de la marche n^* lorsque le raccourcissement d'un hs dépasse la longueur $(\delta X_{\text{Max}} + \delta X_{\text{pre}})$, égale à 17.7 nm selon nos calculs appliqués aux 9 escaliers de la Fig 1. En examinant les Fig L1f et L1g du Supplément S6.L, on note que les densités $f(\theta)$ sont proches et que conséquemment la tension (T_{n^*-1}) à la fin de la marche précédant n^* est presque égale à T^* ; ceci explique pourquoi le régime répétitif peut être repéré empiriquement dès la marche d'indice (n^*-1) et pourquoi la valeur de 15 nm, inférieure à 17.7 nm, est donnée en [4] comme longueur de référence de la mise en place du régime répétitif. Dans tous les cas portés à notre connaissance [2,3,4], la valeur de T_i devient constante après un nombre entier de marches dont la somme des longueurs est supérieure à 17 nm.

Relation entre Force et Vitesse de raccourcissement

A partir de la géométrie classique d'une tête de myosine et de critères probabilistes tirés des quatre événements préparant et clôturant l'état de *working stroke* durant le *cross-bridge cycle*, les développements du Supplément S6.L mènent à la relation Force-Vitesse exploitée dans le Papier 1. Nous rappelons que pour les vitesses moyennes et élevées, un facteur correcteur induit par la présence de la viscosité doit être pris en compte dans les calculs, diminuant la valeur de la tension fournie en (L47).

Densité de l'angle θ fonction de la vitesse de raccourcissement u

Parmi les lois classiques, celle qui approche au mieux chacune des 9 distributions de l'angle θ tracées sur la Fig 2 est la loi uniforme. Ce constat corrobore les conclusions de H.E. Huxley et ses coauteurs ; voir Table 1 et Fig 14 dans [5]. Ce résultat valide aussi l'équation (J80) du Supplément S4.J du Papier 4 où l'étendue angulaire instantanée $\delta\theta_{T,i}$, conjecturée comme uniforme, augmente de $\delta\theta_T$ à $\delta\theta_{\text{Max}}$ au fur et à mesure de la diminution de l'échelon de force ; voir Fig 6a du Papier 4 et les encarts des Fig J14a et J14b du Supplément S4.J.

L'accroissement de l'étendue angulaire intermédiaire $\delta\theta_{T,i}$ variant de $\delta\theta_T$ à $\delta\theta_{\text{Max}}$ explique l'augmentation apparente du pas maximal d'une tête de myosine en WS de δX_T à δX_{Max} lorsque la tension diminue (et la vitesse augmente), ceci a déjà été mentionné dans la section Discussion des Papiers 1 et 4.

Homogénéité des données

Les valeurs des paramètres affichées dans les tables des Papiers 1 à 6 sont similaires. Ce commentaire est valable, d'une part, pour les données géométriques propres à une tête de myosine et à un hs de vertébré et, d'autre part, pour les variables temporelles se rapportant aux réactions du cross-bridge cycle, à l'exception des constantes de temps τ_{preSB} et τ_{SB} , dont l'étude fait l'objet de la sous-section suivante. On note en particulier la quasi-constance des valeurs des proportions standard d'initiation d'un WS en mode rapide ($p_{startF} \approx 60\% \pm 5\%$) et lent ($p_{startS} \approx 30\% \pm 5\%$). Ces valeurs sont retrouvées de façon indépendante pour la phase 4 d'un échelon de force (Papier 1), pour les phases 2, 3 ou 4 d'un échelon de longueur (Papier 5) et pour un raccourcissement en escalier (Papier 6). Une explication d'ordre géométrique a été suggérée à la sous-section « Évènement Strong Binding » de la section Discussion du Papier 5.

Etat de liaison forte

Cet état caractérise la mise en place d'une liaison forte (SB pour *Strong Binding*) entre la tête de myosine et la molécule d'actine, avant l'éventualité d'une transition rapide vers l'état WS par le truchement de l'évènement {startF}. La réalisation de l'évènement {SB} rappelée au paragraphe L.2 du Supplément S6.L est tributaire de 2 paramètres temporels τ_{preSB} et τ_{SB} . L'augmentation de l'un ou des 2 paramètres a pour conséquence la baisse en proportion du nombre de têtes susceptibles d'initier rapidement un WS et pour incidence une réduction de la tension. Cette diminution est constatée expérimentalement. Une vitesse moyenne du raccourcissement en escalier (u^*) est interprétée comme le rapport de la longueur de l'échelon sur sa durée :

$$u^* = \frac{\delta X_{stair}}{\tau_{stair}}$$

La tension (T^*) à la fin d'une marche en régime répétitif, est toujours supérieure à la tension correspondant à l'échelon de force où chaque hs se raccourcit à une vitesse constante (u) égale à u^* ; voir Fig 7 dans [3] et Fig 3 dans [4]. Ainsi, à conditions expérimentales identiques, les valeurs des paramètres τ_{preSB} et τ_{SB} déterminées pour un raccourcissement accompli à vitesse constante lors de la phase 4 d'un échelon de force (Papier 1 ; Table 1) sont amplifiées de 60% environ par rapport à celles associées à un raccourcissement en escalier (Papier 6 ; Table 1). Une explication théorique possible est le passage au continu.

Cette baisse de la tension associée à l'augmentation de τ_{preSB} et τ_{SB} est constatée dans le Papier 1 pour des facteurs exogènes comme la température (Tables 2 et Fig 4) et la tonicité de la solution Ringer (Table 3 et Fig 5).

Il reste à comprendre comment l'état SB préalable à la transition rapide vers l'état WS opère. Faut-il envisager une ou plusieurs étapes intermédiaires et donc un ou plusieurs états supplémentaires au sein de l'état SB à l'instar des phases transitoires du *recovery stroke* [6, 7] ?

Conclusion

Partant de la géométrie classique d'une tête de myosine, utilisant des critères probabilistes tirés des évènements du *cross-bridge cycle*, et assumant la présence de la viscosité, le modèle explique et prédit l'évolution de la tension exercée aux 2 extrémités d'une fibre perturbée par un échelon de longueur ($\Delta L < 0$) ou par un échelon de force ($\Delta T < 0$).

Le modèle interprète également le *stretching* d'une fibre et l'influence de la température, sujets de deux futurs articles. Concernant les allongements ($\Delta L > 0$), les prémisses sont posées avec la définition de la Zone O au paragraphe J.5 du Supplément S4.J du Papier 4. Une première esquisse relative au rôle de la température expérimentale est délivrée dans le Supplément S3.H du Papier 3 associé au sous-paragraphe J.16.4 du supplément S4.J du Papier 4.

Informations supplémentaires

Supplément S6.L

- L.1 Marche n° i appartenant au domaine linéaire
- L.2 Proportion instantanée de têtes pouvant initier rapidement un WS (rappel)
- L.3 Description marche par marche du raccourcissement en escalier
- L.4 Calcul de la tension générée par les têtes en WS en régime répétitif
- L.5 Calcul de la tension générée par les têtes en WS lorsqu'un hs se raccourcit à vitesse continue u
- L.6 Calcul de la tension générée par les têtes se détachant lentement en régime répétitif
- L.7 Calcul de la tension générée par les têtes se détachant lentement lorsqu'un hs se raccourcit à vitesse constante
- L.8 Total avec les 4 évènements {startF}, {startS}, {startVS} et {SlowDE}
- L.9 Densités de l'angle θ en fonction de la vitesse de raccourcissement (u) relative à un hs

Références

1. **Irving M, Lombardi V, Piazzesi G, Ferenczi MA (1992)** Myosin head movements are synchronous with the elementary force-generating process in muscle. *Nature* 357: 156-158.
2. **Lombardi V, Piazzesi G, Linari M (1992)** Rapid regeneration of the actin-myosin power stroke in contracting muscle. *Nature* 355: 638-641.
3. **Piazzesi G, Lombardi V (1995)** A cross-bridge model that is able to explain mechanical and energetic properties of shortening muscle. *Biophys J* 68: 1966-1979.
4. **Linari M, Lombardi V, Piazzesi G (1997)** Cross-bridge kinetics studied with staircase shortening in single fibres from frog skeletal muscle. *J Muscle Res Cell Motil* 18: 91-101.
5. **Huxley H, Reconditi M, Stewart A, Irving T (2006)** X-ray interference studies of crossbridge action in muscle contraction: evidence from muscles during steady shortening. *J Mol Biol* 363: 762-772.
6. **Baumketner A (2012)** The mechanism of the converter domain rotation in the recovery stroke of myosin motor protein. *Proteins* 80: 2701-2710.
7. **Elber R, West A (2010)** Atomically detailed simulation of the recovery stroke in myosin by Milestoning. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107: 5001-5005.

Supplément S6.L du Papier 6 : étude théorique d'un raccourcissement en escalier

L.1 Marche n° i incluse dans le domaine linéaire

L'angle θ définit la position du levier (S1b) appartenant à une tête de myosine II en *working stroke* (WS). Pour caractériser le déplacement linéaire d'un demi-sarcomère (hs) selon l'axe longitudinal de la myofibrille, on recourt à l'abscisse X du point d'encastrement du domaine moteur (S1a) sur le filament d'actine relativement au point représentant la liaison rotule entre la tige (S2) et le filament de myosine. Les 2 paramètres, θ et X , sont reliés par une fonction affine formulée en (I21a) dans le supplément S4.I du Papier compagnon 4, reproduite ci-dessous :

$$X = L_{S1b} \cdot R_{WS} \cdot (\theta - \theta_0) \quad (L1)$$

où L_{S1b} est la longueur du levier S1b ; R_{WS} est une constante géométrique du modèle égale à environ 0.95 déterminé aux égalités (13) et (14) du Papier 2 ; θ_0 est le milieu de l'étendue angulaire $\delta\theta_T$ calculé en (4) dans le Papier 4

L'équation (L1) détermine un domaine linéaire borné par les angles θ_{down} et θ_{up} (Fig L1a) et par les abscisses correspondantes X_{down} et X_{up} (Fig I1 du Supplément S4.I). Relativement à la marche n° i d'un raccourcissement en escalier, le déplacement itératif « $\Delta X_i = -\delta X_{stair}$ » entraîne la rotation itérative « $\Delta\theta_i = -\delta\theta_{stair}$ » dans le domaine linéaire. L'étendue angulaire $\delta\theta_{stair}$ est associée à l'étendue linéaire δX_{stair} selon (L1):

$$\delta\theta_{stair} = \frac{\delta X_{stair}}{L_{S1b} \cdot R_{WS}} \quad (L2)$$

L.2 Proportion instantanée de têtes pouvant initier rapidement un WS (rappel)

L'évènement {startF} se réfère à l'initiation rapide (F pour *Fast*) d'un WS et requiert l'état SB (SB pour *Strong Binding*) où la tête de myosine est liée fortement. La probabilité de réalisation de l'évènement {SB} est donnée en (B11) au paragraphe B.4 du Supplément S1.B du Papier 1 et reproduite ci-dessous :

$$P_{SB}(t) = p_{startF} \cdot \left(1 - e^{-\frac{t - \tau_{preSB}}{\tau_{SB}}} \right) \quad (L3)$$

où p_{startF} est la proportion maximale de têtes susceptibles d'initier rapidement un WS après un raccourcissement qui suit le plateau tétanique isométrique ; p_{startF} est représentée par un rectangle bleu foncé avec quadrillage de points noirs disposés en diagonale dans la Fig L1a.

Remarque : l'évènement isolé {SB} ne concerne que l'évènement {startF} car l'état SB et ses transitions afférentes sont intégrés dans les évènements {startS} et {startVS}, évènements globaux relatifs à l'initiation lente (S pour *Slow*) et à l'initiation très lente (VS pour *Very Slow*) d'un WS ; voir Supplément S1.B du Papier 1.

L.3 Description marche par marche d'un raccourcissement en escalier

Le déroulement d'un raccourcissement en escalier du plateau tétanique jusqu'au régime répétitif est décrit ci-après et est illustré avec les graphiques des Fig L1a à L1g.

Plateau tétanique isométrique (Fig L1a)

La tension du plateau tétanique (T_0) est l'objet du paragraphe L.3 du Supplément S4.I du Papier 4. Résultant de l'action globale des Λ_0 têtes en WS dans chaque hs, T_0 est la somme des efforts de liaison induits par les Λ_0 moments-moteurs appliqués sur les Λ_0 leviers S1b dont les positions angulaires θ sont uniformément réparties entre les angles θ_T et θ_{up} ; voir rectangle vert dans Fig L1a, le quadrillage à points noirs alignés à l'horizontale signalant la présence de têtes en état WS lors du plateau tétanique précédant la 1^{ère} marche.

A droite de la borne θ_{up} apparaît un rectangle bleu foncé dont la largeur est égale à $\delta\theta_{pre}$. Ce rectangle cité dans le paragraphe précédent représente la répartition uniforme des têtes en SB lors du plateau tétanique, correspondant à p_{startF} , la proportion maximale de têtes susceptibles d'être en SB. Cet affichage est pédagogique car dans la réalité nous ignorons si le levier appartenant à une tête en SB se situe dans le plan fixe contenant l'axe longitudinal du hs, plan défini avec l'hypothèse 4 caractérisant l'état WS (voir Papier compagnon 2). Le modèle simule une répartition uniforme de l'angle θ car après un raccourcissement du hs égal à $-\delta X_{stair}$, une tête est à même d'initier rapidement un WS si son levier présente une position angulaire θ correspondant à la rotation $-\delta\theta_{stair}$ dans le domaine linéaire. Ainsi toutes les distributions à droite de θ_{up} représentées par des rectangles en bleu clair ou foncé dans les différents schémas de la Fig L1 sont, à ce jour, fictives et ne sont que les images translatées des distributions uniformes situées, dans le domaine linéaire, à gauche de θ_{up} dans un demi-sarcomère droit (à droite de θ_{up} dans un demi-sarcomère gauche).

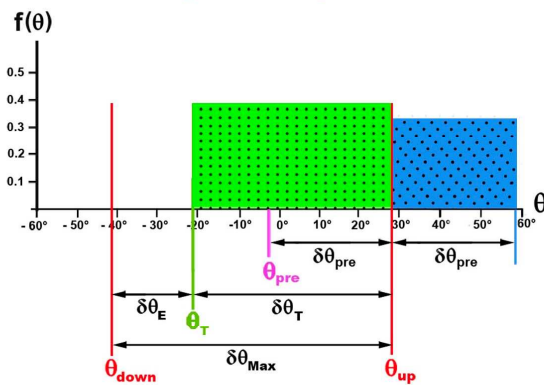
Marche 1 (Fig L1b) : le hs se raccourcit de « $\Delta X_1 = -\delta X_{stair}$ »

A $t=\tau_{p1}$, i.e. à la fin de la phase 1 de la première marche, les leviers des têtes préalablement en WS ont subi une rotation égale à « $\Delta\theta_1 = -\delta\theta_{stair}$ » conformément à l'égalité (L2) et leurs angles se répartissent uniformément entre $(\theta_T - \delta\theta_{stair})$ et $(\theta_{up} - \delta\theta_{stair})$; la densité de l'angle θ est figurée par un rectangle vert avec quadrillage horizontal de points. Aucune initiation de WS n'est possible dans cette zone.

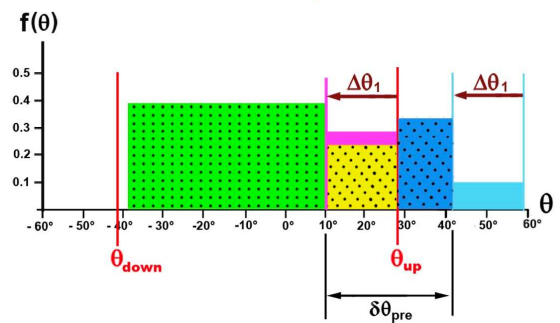
Dans l'étendue angulaire $\delta\theta_{stair}$ libérée entre les 2 bornes $(\theta_{up} - \delta\theta_{stair})$ et θ_{up} , des têtes liées fortement à $t=0$ initient rapidement un WS avec l'événement {startF} (rectangle jaune) et des têtes non en SB à $t=0$ initient lentement un WS avec l'événement {startS} si $\tau_{stair} \leq t < \tau_{pres}$ (rectangle rose). Le quadrillage à points noirs alignés en diagonale dans le rectangle jaune indique la présence de têtes en état SB lors du plateau tétanique, i.e. avant la 1^{ère} marche.

A gauche de θ_{up} dans la zone libérée par la rotation $\Delta\theta_1$, des têtes amorcent selon (L3) une liaison forte (rectangle bleu clair sans quadrillage de points).

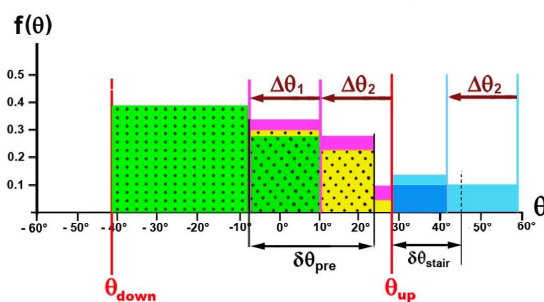
a Plateau tétanique isométrique : $\Delta X = 0$



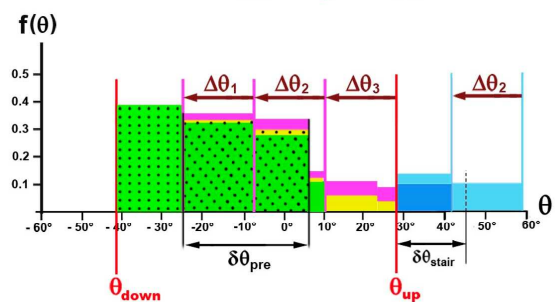
b MARCHÉ 1 à $t = \tau_{\text{stair}} : \Delta\theta_1 = -\delta\theta_{\text{stair}}$



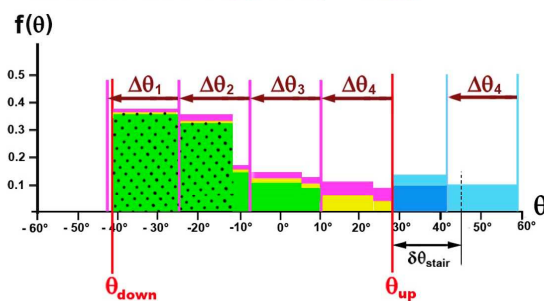
c MARCHÉ 2 à $t = 2\tau_{\text{stair}} : \Delta\theta_2 = -\delta\theta_{\text{stair}}$



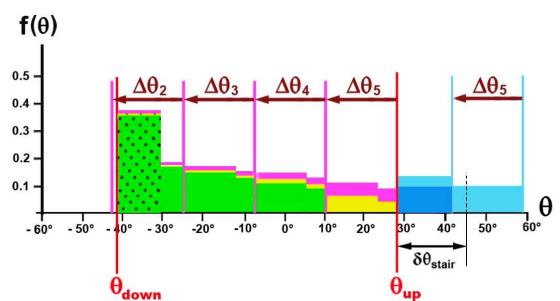
d MARCHÉ 3 à $t = 3\tau_{\text{stair}} : \Delta\theta_3 = -\delta\theta_{\text{stair}}$



e MARCHÉ 4 à $t = 4\tau_{\text{stair}} : \Delta\theta_4 = -\delta\theta_{\text{stair}}$



f MARCHÉ 5 à $t = 5\tau_{\text{stair}} : \Delta\theta_5 = -\delta\theta_{\text{stair}}$



g MARCHÉ 6 à $t = 6\tau_{\text{stair}} : \Delta\theta_6 = -\delta\theta_{\text{stair}}$

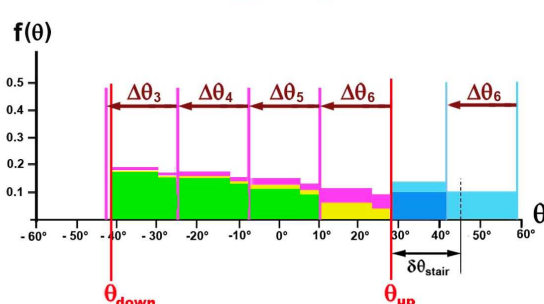


Fig L1. Distributions uniformes de l'angle θ dans un demi-sarcomère droit lors d'un raccourcissement en escalier. (a) Plateau tétanique isométrique. (b) à (g) De la 1^{ère} marche jusqu'au régime répétitif.

A $t=\tau_{\text{stair}}$, i.e. à la fin de la marche 1, la tension est calculée en faisant le bilan de chacune des contributions, zone par zone dans le domaine linéaire, en prenant en compte les têtes se détachant lentement dont les leviers présentent une orientation θ comprise entre θ_{down} et θ_{T} . Les têtes se détachant rapidement avec l'évènement {FastDE} sont exclues car leur nombre s'avère négligeable. De plus nous omettons l'initiation très lente du WS car la durée d'une marche est en pratique très inférieure à la durée de survenue de l'évènement {startVS}, i.e. $\tau_{\text{stair}} \ll \tau_{\text{preVS}}$.

Marche 2 (Fig L1c) : le hs est raccourci de « $\Delta X_2 = -\delta X_{\text{stair}}$ »

A $t=(\tau_{\text{stair}}+\tau_{p1})$, i.e. à la fin de la phase 1 de la deuxième marche, tous les leviers des têtes préalablement en WS à $t=\tau_{\text{stair}}$ ont subi une rotation « $\Delta\theta_2 = -\delta\theta_{\text{stair}}$ » conformément à l'égalité (L2).

L'étendue angulaire libérée entre $(\theta_{\text{up}} - \delta\theta_{\text{stair}})$ et θ_{up} se décompose en 2 parties :

1/ entre $(\theta_{\text{up}} - \delta\theta_{\text{stair}})$ et $(\theta_{\text{up}} - [2\cdot\delta\theta_{\text{stair}} - \delta\theta_{\text{pre}}])$: des têtes en SB à $t=0$ initient rapidement (rectangle jaune avec quadrillage diagonal de points) et des têtes non en SB à $t=0$ initient lentement un WS (rectangle rose).

2/ entre $(\theta_{\text{up}} - [2\cdot\delta\theta_{\text{stair}} - \delta\theta_{\text{pre}}])$ et θ_{up} : des têtes qui ont eu le temps de se lier fortement selon {SB} durant τ_{stair} , i.e. la durée de la marche 1, initient rapidement un WS (rectangle jaune sans quadrillage de points) avec une proportion plus faible par rapport à celle de la 1^{ère} partie puisque la proportion de têtes préalablement en SB est inférieure à p_{startF} d'après (L3). Des têtes non en SB initient lentement un WS (rectangle rose).

Dans l'étendue comprise entre les 2 bornes $(\theta_{\text{up}} - 2\cdot\delta\theta_{\text{stair}})$ et $(\theta_{\text{up}} - \delta\theta_{\text{stair}})$, on retrouve la portion de têtes qui ont initié un WS (rectangle vert avec quadrillage diagonal de points). Des têtes continuent d'initier un WS rapidement (rectangle jaune avec quadrillage diagonal de points) et lentement (rectangle rose).

Dans l'étendue comprise entre les 2 bornes θ_{down} et bornes $(\theta_{\text{up}} - 2\cdot\delta\theta_{\text{stair}})$, il reste la portion de têtes en WS à $t=0$ (rectangle vert avec quadrillage horizontal de points). Aucune initiation de WS n'est possible dans cette zone.

A gauche de θ_{up} dans la zone libérée par la rotation $\Delta\theta_2$, des têtes initient selon (L3) une liaison forte (rectangle bleu clair sans quadrillage de points) et dans la seconde zone d'étendue $(\theta_{\text{pre}} - \delta\theta_{\text{stair}})$, on retrouve les têtes en SB à la marche 1 (rectangle bleu foncé) et de nouvelles têtes amorcent selon (L3) une liaison forte (rectangle bleu clair). On note que plus aucun quadrillage de points n'est présent et que le motif global s'étalant sur $\delta\theta_{\text{pre}}$ se retrouve à l'identique dans les graphiques suivants : le régime répétitif relativement à l'évènement {SB} est en place.

A $t = 2\cdot\tau_{\text{stair}}$, i.e. à la fin de la marche 2, la tension est calculée en faisant le bilan de chacune des contributions, zone par zone dans le domaine linéaire.

Marche 3 (Fig L1d) : le hs est raccourci de « $\Delta X_3 = -\delta X_{\text{stair}}$ »

A $t=(2\cdot\tau_{\text{stair}}+\tau_{p1})$, i.e. à la fin de la phase 1 de la 3^{ème} marche, tous les leviers des têtes en WS à « $t = 2\cdot\tau_{\text{stair}}$ » ont subi une rotation « $\Delta\theta_3 = -\delta\theta_{\text{stair}}$ ».

Dans l'espace libéré entre les 2 bornes $(\theta_{\text{up}} - \delta\theta_{\text{stair}})$ et θ_{up} , des têtes préalablement en SB initient rapidement un WS (rectangles jaunes) et des têtes non en SB initient lentement un WS (rectangles roses) : le régime de reproductibilité est opérationnel pour cette étendue qu'on retrouve inchangée dans toutes les figures qui suivent.

Dans l'étendue comprise entre les 2 bornes $(\theta_{\text{up}} - 2\cdot\delta\theta_{\text{stair}})$ et $(\theta_{\text{up}} - \delta\theta_{\text{stair}})$ on reconnaît la portion de têtes qui ont initié un WS à la marche précédente dans la zone voisine (rectangles verts avec et sans quadrillage diagonal de points). Des têtes continuent d'initier un WS rapidement (rectangles jaunes avec et sans quadrillage diagonal de points) et lentement (rectangles roses).

Dans l'étendue comprise entre les 2 bornes $(\theta_{\text{up}} - 3\cdot\delta\theta_{\text{stair}})$ et $(\theta_{\text{up}} - 2\cdot\delta\theta_{\text{stair}})$, on distingue la portion de têtes qui ont initié un WS à la marche précédente dans la zone voisine (rectangle vert avec quadrillage diagonal de points). Des têtes continuent d'initier un WS rapidement (rectangles jaune avec quadrillage diagonal de points) et lentement (rectangle rose).

Dans l'étendue comprise entre les 2 bornes θ_{down} et $(\theta_{\text{up}} - 3\cdot\delta\theta_{\text{stair}})$, il reste la portion de têtes en WS à $t=0$ (rectangle vert avec quadrillage horizontal de points). Aucune initiation de WS n'est possible dans cette zone.

A $t=3\cdot\tau_{\text{stair}}$, i.e. à la fin de la marche 3, la tension est calculée en faisant le bilan de chacune des contributions, zone par zone dans le domaine linéaire.

Marches 4, 5 et 6 (Fig L1e, L1f et L1g)

Les différents processus décrits pour les marches précédentes sont mis en œuvre à chaque raccourcissement « $\Delta X_i = -\delta X_{\text{stair}}$ », et ceci jusqu'à la marche 6 où tous les quadrillages de points ont disparu (Fig L1g). La reproductibilité à l'identique opère pour les marches suivantes : le régime des têtes en WS ou se détachant lentement est répétitif.

A la fin de la marche 6, la tension est calculée en faisant le bilan de chacune des contributions, zone par zone. Cette tension est la tension constante et répétitive nommée T^* .

L.4 Calcul de la tension générée par les têtes en WS en régime répétitif

L.4.1 Nombre de marches nécessaires pour atteindre le régime répétitif (n^*)

On caractérise l'évènement E :

$$E \equiv \left\{ \left(\frac{\delta\theta_{\text{pre}} + \delta\theta_{\text{Max}}}{\delta\theta_{\text{stair}}} \right) > \text{int} \left(\frac{\delta\theta_{\text{pre}} + \delta\theta_{\text{Max}}}{\delta\theta_{\text{stair}}} \right) \right\}$$

où int est le symbole de partie entière.

Le régime répétitif advient à la marche n^* , lorsque tous les têtes « préparées » en état SB et toutes les têtes initialement en état WS à $t=0$ ont disparu, soit :

$$n^* = \left[\text{int} \left(\frac{\delta\theta_{\text{pre}} + \delta\theta_{\text{Max}}}{\delta\theta_{\text{stair}}} \right) + \mathbf{1}_E \right] \quad (\text{L4})$$

où $\mathbf{1}$ est la fonction indicatrice définie en (A2a) dans le supplément S1.A du Papier 1.

L.4.2 Segmentations d'étendues linéaires en fonction de δX_{stair}

Les 2 étendues linéaires δX_E et δX_{Max} sont introduites en (I23) et (I24) dans le Supplément S4.I du Papier compagnon 4 ; voir Fig II. L'étendue linéaire δX_{pre} qui correspond selon (L1) à l'étendue angulaire $\delta\theta_{\text{pre}}$ (Fig L1a) est présentée dans la section Méthodes du Papier 1.

Une valeur de δX_{stair} est choisie suffisamment petite pour que chacune de ces trois étendues soit un multiple de δX_{stair} telle que :

$$\delta X_{\text{Max}} = n_M \cdot \delta X_{\text{stair}} \quad (\text{L5a})$$

$$\delta X_E = n_E \cdot \delta X_{\text{stair}} \quad (\text{L5b})$$

$$\delta X_{\text{pre}} = n_{\text{pre}} \cdot \delta X_{\text{stair}} \quad (\text{L5c})$$

où n_M , n_E et n_{pre} sont 3 entiers supérieurs à 1.

Ces 3 relations se traduisent en étendues angulaires avec (L1) :

$$\delta\theta_{\text{Max}} = n_M \cdot \delta\theta_{\text{stair}} \quad (\text{L6a})$$

$$\delta\theta_E = n_E \cdot \delta\theta_{\text{stair}} \quad (\text{L6b})$$

$$\delta\theta_{\text{pre}} = n_{\text{pre}} \cdot \delta\theta_{\text{stair}} \quad (\text{L6c})$$

Remarque : dans l'exemple de la Fig L1, et dans les cas d'étude de la littérature physiologique, les découpages de δX_E , δX_{Max} et δX_{pre} par δX_{stair} ne sont pas exacts ; nos algorithmes de calcul prennent en compte les restes des divisions.

L.4.3 Segmentations de durées en fonction de τ_{stair}

L'évènement {startVS} concernant l'initiation très lente d'un WS a été délaissé dans la description donnée au paragraphe L.3 ; nous réintroduisons l'évènement pour les développements des paragraphes L.5 et L.7 consacrés au passage au continu.

Les délais (τ_{preS} et τ_{preVS}) relatifs à la mise en place de {startS} et {startVS} sont apportés dans les expressions (B5b) et (B5c) du Supplément S1.B du Papier 1. Le délai de survenue τ_{preSDE} du détachement lent d'une tête en WS, i.e. l'évènement {SlowDE}, apparaît en (B13). On choisit une valeur de τ_{stair} suffisamment brève pour que τ_{preS} , τ_{preVS} et τ_{preSDE} soient chacun un multiple de τ_{stair} :

$$\tau_{preS} = n_{preS} \cdot \tau_{stair} \quad (L7a)$$

$$\tau_{preVS} = n_{preVS} \cdot \tau_{stair} \quad (L7b)$$

$$\tau_{preSDE} = n_{preSDE} \cdot \tau_{stair} \quad (L7c)$$

où n_{preS} , n_{preVS} et n_{preSDE} sont 3 entiers supérieurs à 1.

L.4.4 Proportions maximales de têtes pouvant initier un WS en régime répétitif

Initiation rapide avec {startF} : en régime répétitif à la fin de la durée de la marche, la proportion maximale de têtes pouvant initier un WS en mode rapide (P_{SB}^*) se calcule avec (L3) et (L5c) selon :

$$P_{SB}^* = P_{SB}(n_{pre} \cdot \tau_{stair}) = P_{startF} \cdot \left(1 - e^{-\frac{(n_{pre} \cdot \tau_{stair} - \tau_{preSB})}{\tau_{SB}}} \right) \quad (L8a)$$

La proportion de têtes susceptibles de transiter en état SB et qui n'ont pas eu le temps d'accomplir l'évènement {SB} à la fin de la marche vaut :

$$P_{SB}^{-*} = P_{startF} - P_{SB}^*$$

Initiation lente avec {startS} : la proportion maximale de têtes initiant lentement un WS en régime répétitif (P_{Slow}^*) est égale à la proportion maximale de têtes à même d'initier un WS en mode lent après un raccourcissement qui suit le plateau tétanique isométrique, proportion nommée « p_{startS} » et définie en (B4b) dans le Supplément S1.B du Papier 1, à laquelle il faut ajouter la proportion des têtes susceptibles de transiter en état SB sans le réaliser :

$$P_{Slow}^* = (p_{startS} + P_{SB}^{-*}) \cdot \mathbf{1}_{[\tau_{preS}; +\infty)}(t)$$

Soit :

$$P_{Slow}^* = \left(P_{startF} + p_{startS} - P_{SB}^* \right) \cdot \mathbf{1}_{[\tau_{preS}; +\infty)}(t) \quad (L8b)$$

Initiation très lente avec {startVS} : la proportion maximale de têtes initiant très lentement un WS en régime répétitif (P_{VSlow}^*) est égale à la proportion maximale de têtes à même d'initier un WS en mode très lent après un échelon de longueur qui suit le plateau téanique isométrique, proportion nommée « $p_{startVS}$ » définie en (B4c) et égale à $(1 - p_{startF} - p_{startS})$ d'après (B4d), soit :

$$P_{VSlow}^* = (1 - p_{startF} - p_{startS}) \cdot \mathbf{1}_{[\tau_{preVS}; +\infty[}(t) \quad (L8c)$$

L.4.5 Proportions et nombres instantanés de têtes initiant un WS en régime répétitif

Au paragraphe B.3 du supplément S1.B du Papier 1, l'évènement global {WSstart} menant à l'état WS est décliné en 3 modes disjoints, rapide avec {startF}, lent avec {startS} ou très lent avec {startVS}, évènements dont les équations temporelles sont explicitées en (B5a), (B5b) et (B5c), respectivement.

Les deux évènements {SB} et {startF} sont indépendants puisqu'un déplacement mécanique est nécessaire afin que {startF} advienne. La proportion instantanée de têtes initiant un WS rapidement en régime répétitif (P_F^*) est égale au produit de leurs 2 probabilités, soit :

$$P_F^*(t) = P_{SB}^* \cdot \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau_{startF}}} \right) \quad (L9a)$$

où P_{SB}^* est donné en (L8a).

La proportion instantanée de têtes initiant lentement un WS en régime répétitif (P_S^*) se formule avec (L7a) :

$$P_S^*(t) = P_{Slow}^* \cdot \left(1 - e^{-\frac{t - n_{preS} \cdot \tau_{stair}}{\tau_{startS}}} \right) \quad (L9b)$$

où P_{Slow}^* est donné en (L8b).

La proportion instantanée de têtes initiant très lentement un WS en régime répétitif (P_{VS}^*) s'écrit avec (L7b) :

$$P_{VS}^*(t) = P_{VSlow}^* \cdot \left(1 - e^{-\frac{t - n_{preVS} \cdot \tau_{stair}}{\tau_{startVS}}} \right) \quad (L9c)$$

où P_{VSlow}^* est donné en (L8c).

Soit au total :

$$P_{WS}^*(t) = P_F^*(t) + P_S^*(t) + P_{VS}^*(t) \quad (L10)$$

Soit la marche d'escalier n° i avec $i \geq n^*$. Puisque la réalisation d'un WS advient uniquement sur l'étendue $\delta\theta_{\text{Max}}$ entre θ_{down} et θ_{up} , le nombre de marches impliquées dans le calcul de la tension est égal à n_M d'après (L5a) et (L6a).

Le nombre total de têtes en WS par hs (Λ^*_{WS}) à la fin de la durée de la marche n° i en régime répétitif se calcule en sommant l'expression (L10) pour chacune des n_M marches indicées de i à $[i - (n_M - 1)]$, et en recourant à l'égalité (I11) du supplément S4.I du Papier 4, soit après transformation affine avec (L1) :

$$\Lambda^*_{\text{WS}}(i \cdot \tau_{\text{sair}}) = \left(\Lambda_0 \cdot \frac{\delta X_{\text{stair}}}{\delta X_T} \right) \cdot \left[\sum_{k=1}^{n_M} P^*_{\text{WS}}(k \cdot \tau_{\text{sair}}) \right] \quad (\text{L11})$$

où la marche n° i correspond à $k=1$, la marche n° (i-1) à $k=2$, la marche n° (i-2) à $k=3$, ..., jusqu'à la marche n° $[i - (n_M - 1)]$ qui correspond à $k=n_M$; Λ_0 est le nombre de têtes en WS par hs lors du plateau tétanique isométrique.

En régime répétitif, le nombre de têtes en WS dépend de δX_{stair} et de τ_{sair} mais est indépendant de l'indice i.

L'expression (L11) se réécrit avec (L10), et plus spécifiquement avec les égalités (L7a) et (L7b) relatives aux 2 événements {startS} et {startVS} :

$$\Lambda^*_{\text{WS}}(i \cdot \tau_{\text{sair}}) = \Lambda^*_{\text{F}}(i \cdot \tau_{\text{sair}}) + \Lambda^*_{\text{S}}(i \cdot \tau_{\text{sair}}) + \Lambda^*_{\text{VS}}(i \cdot \tau_{\text{sair}}) \quad (\text{L12})$$

avec

$$\Lambda^*_{\text{F}}(i \cdot \tau_{\text{sair}}) = \left(\Lambda_0 \cdot \frac{\delta X_{\text{stair}}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=1}^{n_M} P^*_{\text{F}}(k \cdot \tau_{\text{sair}}) \quad (\text{L13a})$$

$$\Lambda^*_{\text{S}}(i \cdot \tau_{\text{sair}}) = \left(\Lambda_0 \cdot \frac{\delta X_{\text{stair}}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_{\text{preS}}+1)}^{n_M} \left[P^*_{\text{S}}(k \cdot \tau_{\text{sair}}) \right] \quad (\text{L13b})$$

$$\Lambda^*_{\text{VS}}(i \cdot \tau_{\text{sair}}) = \left(\Lambda_0 \cdot \frac{\delta X_{\text{stair}}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_{\text{preVS}}+1)}^{n_M} \left[P^*_{\text{VS}}(k \cdot \tau_{\text{sair}}) \right] \quad (\text{L13c})$$

L.4.6 Tension générée par les têtes en WS en régime répétitif

Le calcul pour un seul échelon est effectué à la fin de la durée de la marche n° [i-(k-1)] correspondant à la valeur k.

Conditions avec (L10) :

$$\left. \begin{array}{l} p = P_{WS}^*(k \cdot \tau_{stair}) \\ X_1 = X_{up} - (k-1) \cdot \delta X_{stair} \\ X_2 = X_{up} - k \cdot \delta X_{stair} \end{array} \right\} \Rightarrow \begin{array}{l} \delta X_L = X_1 - X_2 = \delta X_{stair} \\ X_1 + X_2 = 2 \cdot X_{up} - (2k-1) \cdot \delta X_{stair} \end{array}$$

Application avec l'équation (I31b) explicitée dans le Supplément S4.I du Papier 4 :

$$pT_{stair} = P_{WS}^*(k \cdot \tau_{stair}) \cdot \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \frac{(\delta X_{Max} - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|}$$

En sommant les tensions relatives à chacune des n_M marches, la tension relative totale engendrée par les $\Lambda_{WS}^*(i \cdot \tau_{stair})$ têtes en WS à la fin de la marche n° i (avec $i \geq n^*$) en régime répétitif vaut :

$$pT_{WS}^*(i \cdot \tau_{stair}) = \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=1}^{n_M} \left[P_{WS}^*(k \cdot \tau_{stair}) \cdot \frac{(\delta X_{Max} - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|} \right] \quad (L14)$$

En régime répétitif, la tension dépend de δX_{stair} et de τ_{stair} mais est indépendante de l'indice i conformément aux observations.

L'égalité (L14) se réécrit avec (L10) :

$$pT_{WS}^*(i \cdot \tau_{stair}) = pT_F^*(i \cdot \tau_{stair}) + pT_S^*(i \cdot \tau_{stair}) + pT_{VS}^*(i \cdot \tau_{stair}) \quad (L15)$$

$$\text{avec } pT_F^*(i \cdot \tau_{stair}) = \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=1}^{n_M} \left[P_F^*(k \cdot \tau_{stair}) \cdot \frac{(\delta X_{Max} - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|} \right] \quad (L16a)$$

$$pT_S^*(i \cdot \tau_{stair}) = \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_{preS}+1)}^{n_M} \left[P_S^*(k \cdot \tau_{stair}) \cdot \frac{(\delta X_{Max} - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|} \right] \quad (L16b)$$

$$pT_{VS}^*(i \cdot \tau_{stair}) = \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_{preVS}+1)}^{n_M} \left[P_{VS}^*(k \cdot \tau_{stair}) \cdot \frac{(\delta X_{Max} - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|} \right] \quad (L16c)$$

L.5 Calcul de la tension générée par les têtes en WS lorsqu'un hs se raccourcit à vitesse constante

L.5.1 Vitesse constante (u) de raccourcissement d'un hs

Les 2 paramètres caractérisant une marche, la longueur (δX_{stair}) et la durée (τ_{stair}), sont diminués petit à petit jusqu'à tendre vers des valeurs infinitésimales, soit :

$$\Delta X = -\delta X_{\text{stair}} \rightarrow dX \quad (\text{L17a})$$

$$\tau_{\text{stair}} \rightarrow dt \quad (\text{L17b})$$

Ainsi on se rapproche d'un raccourcissement réalisé à vitesse constante (u) pour chaque hs tel que :

$$u = -\frac{\delta X_{\text{stair}}}{\tau_{\text{stair}}} = \frac{dX}{dt} \quad (\text{L18})$$

Remarque : u est exprimée en valeur algébrique donc négative pour un raccourcissement ($dX < 0$).

Par intégration de (L18) dans le domaine linéaire, on obtient avec $X(t=0)=X_{\text{up}}$:

$$\int_{X_{\text{up}}}^X dX = u \cdot \int_0^t dt$$

Soit :

$$(X - X_{\text{up}}) = u \cdot t \quad (\text{L19})$$

Les abscisses X_S et X_{VS} relatives aux temps de survenue des 2 évènements {startS} and {startVS} sont définies à l'aide de (L7a), (L7b) et (L19):

$$X_S = X_{\text{up}} + u \cdot \tau_{\text{preS}} \quad (\text{L20a})$$

$$X_{VS} = X_{\text{up}} + u \cdot \tau_{\text{preVS}} \quad (\text{L20b})$$

L.5.2 Proportions maximales de têtes pouvant initier un WS lorsque le hs se raccourcit à vitesse constante u

Avec (L5c) et (L19), on vérifie dans le domaine linéaire l'égalité suivante :

$$n_{\text{pre}} \cdot \tau_{\text{stair}} = -\frac{\delta X_{\text{pre}}}{u} \quad (\text{L21})$$

Lors d'un raccourcissement à vitesse constante, la proportion maximale de têtes pouvant initier un WS rapidement en régime répétitif (P_{SB}^*) tend vers une proportion (P_F) fonction de u qui se calcule d'après (L8a) avec (L21) selon :

$$P_{\text{SB}}^* \rightarrow P_F(u) = P_{\text{startF}} \cdot \left(1 - e^{-\frac{\delta X_{\text{pre}} + u \cdot \tau_{\text{preSB}}}{u \cdot \tau_{\text{SB}}}} \right) \quad (\text{L22a})$$

La proportion maximale de têtes pouvant initier un WS lentement en régime répétitif (P_{Slow}^*) tend vers une proportion (P_S) fonction de u qui se calcule d'après (L8b), (L20a) et (L22a) :

$$P_{Slow}^* \rightarrow P_S(u) = [P_{startS} + P_{startF} - P_F(u)] \cdot \mathbf{1}_{\{|u| \cdot \tau_{preS} \leq \delta X_{Max}\}}(u) \quad (L22b)$$

La proportion maximale de têtes pouvant initier un WS très lentement en régime répétitif (P_{VSlow}^*) tend vers une proportion (P_{VS}) fonction de u qui se calcule d'après (L8c) et (L20b) selon :

$$P_{VSlow}^* \rightarrow P_{VS}(u) = [1 - P_{startF} - P_{startS}] \cdot \mathbf{1}_{\{|u| \cdot \tau_{preVS} \leq \delta X_{Max}\}}(u) \quad (L22c)$$

L.5.3 Nombres et tensions générées par les têtes en WS ayant initié selon {startF} lorsque le hs se raccourcit à vitesse constante u

Nombre de têtes en WS ayant initié selon {startF}

Avec (L9a), l'expression (L13a) se reformule :

$$\Lambda_F^*(i \cdot \tau_{stair}) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{SB}^*}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=1}^{n_M} \left[\left(1 - e^{-\frac{k \cdot \tau_{stair}}{\tau_{startF}}} \right) \cdot \delta X_{stair} \right]$$

On applique (L17a) et (L17b) pour se rapprocher d'un raccourcissement à vitesse constante : le facteur ($k \cdot \tau_{stair}$) tend vers t et le nombre de têtes (Λ_F^*) initiant rapidement un WS sur δX_{Max} , i.e. entre X_{up} et X_{down} , tend vers un nombre (Λ_F), fonction de u , qui se calcule avec (L22a) selon :

$$\Lambda_F^* \rightarrow \Lambda_F(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_F(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \int_{X_{down}}^{X_{up}} \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau_{startF}}} \right) \cdot dX$$

Remarque : les bornes de l'intégrale sont inversées pour tenir compte du signe « - » présent dans la formulation de (L17a).

Avec (L19), on obtient :

$$\Lambda_F(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_F(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \int_{X_{down}}^{X_{up}} \left(1 - e^{-\frac{(X - X_{up})}{u \cdot \tau_{startF}}} \right) \cdot dX$$

L'intégration donne :

$$\Lambda_F(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_F(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[\delta X_{Max} + u \cdot \tau_{startF} \cdot \left(1 - e^{-\frac{\delta X_{Max}}{u \cdot \tau_{startF}}} \right) \right] \quad (L23)$$

Tension générée par les $\Lambda_F(u)$ têtes en WS selon {startF}

Avec (L9a) l'équation (L16a) se reformule :

$$pT_F^* (i \cdot \tau_{\text{stair}}) = \left(\frac{P_{SB}^*}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=1}^{n_M} \left[\left(1 - e^{-\frac{k \cdot \tau_{\text{stair}}}{\tau_{\text{startF}}}} \right) \cdot \frac{(\delta X_{\text{Max}} - (k-1/2) \cdot \delta X_{\text{stair}})}{|X_{\text{down}}|} \cdot \delta X_{\text{stair}} \right]$$

Pour le raccourcissement d'un hs à vitesse constante (u), on utilise (L17a) et (L17b) : le facteur $(k \cdot \tau_{\text{stair}})$ tend vers t ; l'expression $[(k-1/2) \cdot \delta X_{\text{stair}}]$ converge vers $(X_{\text{up}} - X)$ d'après (L19) ; le produit $(\delta X_{\text{stair}}^2)$ tend vers dX^2 , terme négligeable car du 2^{ème} ordre.

La tension relative générée par les têtes ayant initié un WS rapidement (pT_F^*) en régime répétitif tend vers une tension relative (pT_F), fonction de u, qui se calcule à l'aide de (L22a) selon :

$$pT_F^* \rightarrow pT_F(u) = \left(\frac{P_F(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \int_{X_{\text{down}}}^{X_{\text{up}}} \left[\left(1 - e^{-\frac{(X - X_{\text{up}})}{u \cdot \tau_{\text{startF}}}} \right) \cdot \left(\frac{\delta X_{\text{Max}} - (X_{\text{up}} - X)}{|X_{\text{down}}|} \right) \right] \cdot dX$$

Soit après intégration :

$$pT_F(u) = \left[\frac{P_F(u) \cdot \delta X_{\text{Max}}}{\delta X_T \cdot |X_{\text{down}}|} \right] \cdot \left[\frac{\delta X_{\text{Max}}}{2} + u \cdot \tau_{\text{startF}} + u^2 \cdot \frac{\tau_{\text{startF}}^2}{\delta X_{\text{Max}}} \cdot \left(1 - e^{-\frac{\delta X_{\text{Max}}}{u \cdot \tau_{\text{startF}}}} \right) \right] \quad (L24)$$

L.5.4 Nombres et tensions générées par les têtes en WS ayant initié selon {startS} lorsque le hs se raccourcit à vitesse constante u

Nombre de têtes en WS ayant initié selon {startS}

Avec (L9b), l'expression (L13b) se reformule :

$$\Lambda_S^* (i \cdot \tau_{\text{stair}}) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{S\text{Slow}}^*}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_{\text{preS}}+1)}^{n_M} \left[\left(1 - e^{-\frac{k \cdot \tau_{\text{stair}} - \tau_{\text{preS}}}{\tau_{\text{startS}}}} \right) \cdot \delta X_{\text{stair}} \right]$$

Pour un raccourcissement à vitesse constante on impute (L17a) et (L17b) et le nombre de têtes (Λ_S^*) initiant lentement un WS sur δX_{Max} converge vers un nombre (Λ_S), fonction de u, qui se calcule à l'aide de (L20) et (L22b) selon :

$$\Lambda_S^* \rightarrow \Lambda_S(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_S(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \int_{X_{\text{down}}}^{X_S} \left(1 - e^{-\frac{t - \tau_{\text{preS}}}{\tau_{\text{startS}}}} \right) \cdot dX$$

Avec (L19) et (L20a), on obtient :

$$\Lambda_S(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_S(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \int_{X_{\text{down}}}^{X_S} \left(1 - e^{-\frac{(X - X_S)}{u \cdot \tau_{\text{startS}}}} \right) \cdot dX$$

Soit après intégration :

$$\Lambda_S(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_S(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[(X_S + |X_{down}|) + u \cdot \tau_{startS} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_S + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{startS}}} \right) \right] \quad (L25)$$

Tension générée par les $\Lambda_S(u)$ têtes en WS selon {startS}

La tension relative générée par les têtes ayant initié un WS lentement en régime répétitif (pT^*_S) formulée en (L16b) tend vers une tension relative (pT_S), fonction de u , qui se calcule en appliquant (L22b) selon :

$$pT_S(u) = \left(\frac{P_S(u)}{|X_{down}| \cdot \delta X_T} \right) \cdot \int_{X_{down}}^{X_S} \left[1 - e^{-\frac{(X - X_S)}{u \cdot \tau_{startS}}} \right] \cdot (|X_{down}| + X) \cdot dX$$

Après intégration, on obtient :

$$pT_S(u) = \left[\frac{P_S(u) \cdot (X_S + |X_{down}|)}{|X_{down}| \cdot \delta X_T} \right] \cdot \left[\frac{(X_S + |X_{down}|)}{2} + u \cdot \tau_{startS} + \frac{u^2 \cdot \tau_{startS}^2}{(X_S + |X_{down}|)} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_S + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{startS}}} \right) \right] \quad (L26)$$

L.5.5 Nombres et tensions générées par les têtes en WS ayant initié selon {startVS} lorsque le hs se raccourcit à vitesse constante u

Nombre de têtes en WS ayant initié selon {startVS}

En procédant selon la même méthode, le nombre de têtes (Λ^*_{VS}) initiant très lentement un WS sur δX_{Max} converge vers un nombre (Λ_{VS}) fonction de u qui se calcule à l'aide de (L20) et (L22c) selon :

$$\Lambda^*_{VS} \rightarrow \Lambda_{VS}(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{VS}(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \int_{X_{down}}^{X_{VS}} \left[1 - e^{-\frac{t - \tau_{preVS}}{\tau_{startVS}}} \right] \cdot dX$$

Avec (L19) et (L20b), on obtient :

$$\Lambda_{VS}(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{VS}(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \int_{X_{down}}^{X_{VS}} \left[1 - e^{-\frac{(X - X_{VS})}{u \cdot \tau_{startVS}}} \right] \cdot dX$$

Soit après intégration :

$$\Lambda_{VS}(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{VS}(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[(X_{VS} + |X_{down}|) + u \cdot \tau_{startVS} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{VS} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{startVS}}} \right) \right] \quad (L27)$$

Tension générée par les $\Lambda_{VS}(u)$ têtes en WS selon {startVS}

La tension relative générée par les têtes ayant initié un WS très lentement en régime répétitif (pT^*_{VS}) formulée en (16c) tend vers une tension relative (pT_{VS}), fonction de u , qui se calcule en appliquant (L22c) selon :

$$pT_{VS}(u) = \left(\frac{P_{VS}(u)}{|X_{down}| \cdot \delta X_T} \right) \cdot \int_{X_{down}}^{X_{VS}} \left[1 - e^{-\frac{(X - X_{VS})}{u \cdot \tau_{startVS}}} \right] \cdot (|X_{down}| + X) \cdot dX$$

Après intégration, on obtient :

$$pT_{VS}(u) = \left[\frac{P_{VS}(u) \cdot (X_{VS} + |X_{down}|)}{|X_{down}| \cdot \delta X_T} \right] \cdot \left[\frac{(X_{VS} + |X_{down}|)}{2} + u \cdot \tau_{startVS} + \frac{u^2 \cdot \tau_{startVS}^2}{(X_{VS} + |X_{down}|)} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{VS} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{startVS}}} \right) \right] \quad (L28)$$

L.6 Calcul de la tension générée par les têtes se détachant lentement en régime répétitif

L.6.1 Proportions instantanée de têtes se détachant lentement lors du régime répétitif

Le détachement lent est réalisé avec l'évènement {SlowDE} étudié au paragraphe B.7 du Supplément S1.B du Papier 1. L'évènement {SlowDE} n'advient que pour les têtes dont le levier présente un angle θ compris entre θ_{up} et θ_T (voir zone vide de la Fig L1a). Ainsi parmi les n_M marches du régime répétitif, seules n_E marches sont concernées. On pose :

$$n_T = n_M - n_E \quad (L29a)$$

$$n_{SDE} = n_T + n_{preSDE} \quad (L29b)$$

où n_M , n_E et n_{preSDE} sont définis en (L5a), (L5b) et (L7c).

Les têtes susceptibles de se détacher lentement se divisent en 2 types selon que leur initiation vers l'état WS est réalisée avant ou après la borne θ_T .

Type 1 : les têtes en WS qui ont initié rapidement, lentement et très lentement entre θ_{up} et θ_T

En régime répétitif, les proportions maximales de têtes en WS du Type 1 sont obtenues à la marche précédant la borne θ_T , i.e. la marche $n^\circ n_T$ d'après (L29a). Selon (B13), les probabilités instantanées de détachement lent de Type 1 en régime répétitif ($P^*_{F_SDE1}$, $P^*_{S_SDE1}$ et $P^*_{VS_SDE1}$) pour les têtes ayant initié un WS rapidement, lentement et très lentement entre θ_{up} et θ_T sont déterminées à l'aide de (L9a), (L9b) et (L9c), soit respectivement :

$$P^*_{F_SDE1}(t) = P^*_{SB} \cdot \left(1 - e^{-\frac{n_T \cdot \tau_{stair}}{\tau_{startF}}} \right) \cdot \left(1 - e^{-\frac{t - \tau_{preSDE}}{\tau_{SDE}}} \right) \quad (L30a)$$

$$P_{S_SDE1}^*(t) = P_{S_{low}}^* \cdot \left(1 - e^{-\frac{(n_T - n_{preS}) \cdot \tau_{stair}}{\tau_{startS}}} \right) \cdot \left(1 - e^{-\frac{t - \tau_{preSDE}}{\tau_{SDE}}} \right) \quad (L30b)$$

$$P_{VS_SDE1}^*(t) = P_{VS_{low}}^* \cdot \left(1 - e^{-\frac{(n_T - n_{preVS}) \cdot \tau_{stair}}{\tau_{startVS}}} \right) \cdot \left(1 - e^{-\frac{t - \tau_{preSDE}}{\tau_{SDE}}} \right) \quad (L30c)$$

La probabilité instantanée de détachement lent en régime répétitif pour les têtes de Type 1 (P_{SDE1}^*) ayant initié un WS selon les 3 modes entre θ_{up} et θ_T est la somme des 3 probabilités précédentes :

$$P_{SDE1}^*(t) = P_{F_SDE1}^*(t) + P_{S_SDE1}^*(t) + P_{VS_SDE1}^*(t) \quad (L31)$$

Type 2 : les têtes qui initient rapidement, lentement et très lentement entre θ_T et θ_{down}

Les probabilités instantanées de détachement lent succédant aux 3 types d'initiation ont été étudiées au paragraphe B.7 du Supplément S1.B du Papier 1. Les proportions maximales de têtes en WS du Type 2 se calculent par différence entre les proportions maximales (P_{SB}^* , P_{slow}^* et $P_{VS_{low}}^*$) et les proportions maximales calculées pour les têtes de Type 1.

Selon (L9a) et (B15a), la probabilité instantanée de détachement lent en régime répétitif pour les têtes de Type 2 ($P_{F_SDE2}^*$) ayant initié un WS rapidement entre θ_T et θ_{down} est égale à :

$$P_{F_SDE2}^*(t) = \left(P_{SB}^* \cdot e^{-\frac{n_T \cdot \tau_{stair}}{\tau_{startF}}} \right) \cdot \left(1 - e^{-\frac{t - \tau_{preSDE}}{\tau_{SDE}}} \right) \quad (L32a)$$

Selon (L9b) et (B15b), la probabilité instantanée de détachement lent en régime répétitif pour les têtes de Type 2 ($P_{S_SDE2}^*$) ayant initié un WS lentement entre θ_T et θ_{down} est égale à :

$$P_{S_SDE2}^*(t) = \left(P_{S_{low}}^* \cdot e^{-\frac{(n_T - n_{preS}) \cdot \tau_{stair}}{\tau_{startS}}} \right) \cdot \left(1 - \frac{\tau_{startVS} \cdot e^{-\frac{t - (\tau_{preS} + \tau_{preSDE})}{\tau_{startVS}}}}{(\tau_{startVS} - \tau_{SDE})} - \frac{\tau_{SDE} \cdot e^{-\frac{t - (\tau_{preS} + \tau_{preSDE})}{\tau_{SDE}}}}{(\tau_{SDE} - \tau_{startVS})} \right) \quad (L32b)$$

Selon (L9c) et (B15c), la probabilité instantanée de détachement lent en régime répétitif pour les têtes de Type 2 ($P_{VS_SDE2}^*$) ayant initié un WS très lentement entre θ_T et θ_{down} est égale à :

$$P_{VS_SDE2}^*(t) = \left(P_{VS_{low}}^* \cdot e^{-\frac{(n_T - n_{preVS}) \cdot \tau_{stair}}{\tau_{startVS}}} \right) \cdot \left(1 - \frac{\tau_{startVS} \cdot e^{-\frac{t - (\tau_{preVS} + \tau_{preSDE})}{\tau_{startVS}}}}{(\tau_{startVS} - \tau_{SDE})} - \frac{\tau_{SDE} \cdot e^{-\frac{t - (\tau_{preVS} + \tau_{preSDE})}{\tau_{SDE}}}}{(\tau_{SDE} - \tau_{startVS})} \right) \quad (L32c)$$

La probabilité instantanée de détachement lent en régime répétitif pour les têtes de Type 2 (P_{SDE2}^*) ayant initié un WS selon les 3 modes entre θ_T et θ_{down} est la somme des 3 probabilités précédentes :

$$P_{SDE2}^*(t) = P_{F_SDE2}^*(t) + P_{S_SDE2}^*(t) + P_{VS_SDE2}^*(t) \quad (L33)$$

Soit au total en sommant pour les deux types avec (L31) et (L33) :

$$P_{SDE}^*(t) = P_{SDEI}^*(t) + P_{SDE2}^*(t) \quad (L34)$$

L.6.2 Nombre de têtes se détachant lentement lors du régime répétitif

Le nombre total de têtes se détachant lentement par hs (Λ_{SDE}^*) à la fin de la durée de la marche n° i en régime répétitif se calcule en sommant l'expression (L34) pour chacune des ($n_M - n_{SDE}$) marches et en recourant à l'égalité (I11) du supplément S4.I du Papier 4, soit :

$$\Lambda_{SDE}^*(i \cdot \tau_{sair}) = \left(\Lambda_0 \cdot \frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{SDE}^*(k \cdot \tau_{stair}) \right] \quad (L35)$$

L'égalité (L35) se réécrit :

$$\begin{aligned} \Lambda_{SDE}^*(i \cdot \tau_{sair}) &= \Lambda_{F_SDEI}^*(i \cdot \tau_{sair}) + \Lambda_{S_SDEI}^*(i \cdot \tau_{sair}) + \Lambda_{VS_SDEI}^*(i \cdot \tau_{sair}) \\ &\quad + \Lambda_{F_SDE2}^*(i \cdot \tau_{sair}) + \Lambda_{S_SDE2}^*(i \cdot \tau_{sair}) + \Lambda_{VS_SDE2}^*(i \cdot \tau_{sair}) \end{aligned} \quad (L36)$$

où les 6 expressions du membre de droite se formulent d'après (L35) selon (L30a), (L30b), (L30c), (L32a), (L32b) et (L32c), respectivement :

$$\Lambda_{F_SDEI}^*(i \cdot \tau_{sair}) = \left(\Lambda_0 \cdot \frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{F_SDEI}^*(k \cdot \tau_{stair}) \right] \quad (L37a)$$

$$\Lambda_{S_SDEI}^*(i \cdot \tau_{sair}) = \left(\Lambda_0 \cdot \frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{S_SDEI}^*(k \cdot \tau_{stair}) \right] \quad (L37b)$$

$$\Lambda_{VS_SDEI}^*(i \cdot \tau_{sair}) = \left(\Lambda_0 \cdot \frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{VS_SDEI}^*(k \cdot \tau_{stair}) \right] \quad (L37c)$$

$$\Lambda_{F_SDE2}^*(i \cdot \tau_{sair}) = \left(\Lambda_0 \cdot \frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{F_SDE2}^*(k \cdot \tau_{stair}) \right] \quad (L37d)$$

$$\Lambda_{S_SDE2}^*(i \cdot \tau_{sair}) = \left(\Lambda_0 \cdot \frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_S+n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{S_SDE2}^*(k \cdot \tau_{stair}) \right] \quad (L37e)$$

$$\Lambda_{VS_SDE2}^*(i \cdot \tau_{sair}) = \left(\Lambda_0 \cdot \frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_{VS}+n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{VS_SDE2}^*(k \cdot \tau_{stair}) \right] \quad (L37f)$$

L.6.3 Tension créée par les têtes se détachant lentement lors du régime répétitif

Le calcul pour un seul échelon est effectué à la fin de la durée de la marche n° [i-(k-1)] correspondant à la valeur k.

Conditions avec (L34) :

$$\left. \begin{array}{l} p = P_{SDE}^* (k \cdot \tau_{stair}) \\ X_1 = X_T - (k-1) \cdot \delta X_{stair} \\ X_2 = X_T - k \cdot \delta X_{stair} \end{array} \right\} \Rightarrow \begin{array}{l} \delta X_L = X_1 - X_2 = \delta X_{stair} \\ X_1 + X_2 = 2 \cdot X_T - (2k-1) \cdot \delta X_{stair} \end{array}$$

Application avec (I31b) du supplément S4.I du Papier 4 :

$$pT_{SDE}^* (k \cdot \tau_{stair}) = P_{SDE}^* (k \cdot \tau_{stair}) \cdot \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \frac{(\delta X_E - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|}$$

En sommant les tensions relatives à chacune des (n_M-n_{SDE}) marches, la tension relative totale (pT_{SDE}^{*}) engendrée par les Λ_{SDE}^{*} têtes se détachant lentement à la fin de la marche n° i (avec i ≥ n*) en régime répétitif vaut :

$$pT_{SDE}^* (i \cdot \tau_{stair}) = \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \sum_{k=(n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{SDE}^* (k \cdot \tau_{stair}) \cdot \frac{(\delta X_E - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|} \right] \quad (L38)$$

L'égalité (L38) se réécrit :

$$\begin{aligned} pT_{SDE_{stair}}^* (i \cdot \tau_{stair}) = & pT_{F_SDE1}^* (i \cdot \tau_{stair}) + pT_{S_SDE1}^* (i \cdot \tau_{stair}) + pT_{VS_SDE1}^* (i \cdot \tau_{stair}) \\ & + pT_{F_SDE2}^* (i \cdot \tau_{stair}) + pT_{S_SDE2}^* (i \cdot \tau_{stair}) + pT_{VS_SDE2}^* (i \cdot \tau_{stair}) \end{aligned} \quad (L39)$$

où les 6 expressions du membre de droite se formulent d'après (L38) selon (L30a), (L30b), (L30c), (L32a), (L32b) et (L32c), respectivement :

$$pT_{F_SDE1}^* (i \cdot \tau_{stair}) = \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \left(\sum_{k=(n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{F_SDE1}^* (k \cdot \tau_{stair}) \cdot \frac{(\delta X_E - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|} \right] \right) \quad (L40a)$$

$$pT_{S_SDE1}^* (i \cdot \tau_{stair}) = \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \left(\sum_{k=(n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{S_SDE1}^* (k \cdot \tau_{stair}) \cdot \frac{(\delta X_E - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|} \right] \right) \quad (L40b)$$

$$pT_{VS_SDE1}^* (i \cdot \tau_{stair}) = \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \left(\sum_{k=(n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{VS_SDE1}^* (k \cdot \tau_{stair}) \cdot \frac{(\delta X_E - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|} \right] \right) \quad (L40c)$$

$$pT_{F_SDE2}^* (i \cdot \tau_{stair}) = \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \left(\sum_{k=(n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{F_SDE2}^* (k \cdot \tau_{stair}) \cdot \frac{(\delta X_E - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|} \right] \right) \quad (L40d)$$

$$pT_{S_SDE2}^* (i \cdot \tau_{stair}) = \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \left(\sum_{k=(n_S+n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{S_SDE2}^* (k \cdot \tau_{stair}) \cdot \frac{(\delta X_E - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|} \right] \right) \quad (L40e)$$

$$pT_{VS_SDE2}^* (i \cdot \tau_{stair}) = \left(\frac{\delta X_{stair}}{\delta X_T} \right) \cdot \left(\sum_{k=(n_{VS}+n_{preSDE}+1)}^{n_E} \left[P_{VS_SDE2}^* (k \cdot \tau_{stair}) \cdot \frac{(\delta X_E - (k-1/2) \cdot \delta X_{stair})}{|X_{down}|} \right] \right) \quad (L40f)$$

L.7 Calcul de la tension générée par les têtes se détachant lentement lorsqu'un hs se raccourcit à vitesse constante

On reprend le même raisonnement développé au paragraphe L.5 où les deux paramètres caractérisant une marche d'escalier, la longueur (δX_{stair}) et la durée (τ_{stair}), sont diminués petit à petit jusqu'à tendre vers des valeurs infinitésimales selon (L17a) et (L17b), i.e. le raccourcissement en escalier s'assimile pour chaque hs à un raccourcissement réalisé à une vitesse constante (u) déterminée en (L18).

A partir de l'abscisse X_T qui correspond à $X(t=0)$ pour l'évènement {SlowDE}, l'abscisse (X_{SDE}) est définie en fonction de u relativement à la survenue de l'évènement {SlowDE} :

$$X_{\text{SDE}} = X_T + u \cdot \tau_{\text{preSDE}} \quad (\text{L41})$$

On pose relativement aux têtes se détachant lentement de Type 1 :

$$P_{\text{F_SDE1}}(u) = P_{\text{F}}(u) \cdot \left(1 - e^{-\frac{\delta X_T}{u \cdot \tau_{\text{startF}}}} \right) \cdot \mathbf{1}_{\left[|u| \cdot \tau_{\text{preSDE}} \leq \delta X_E\right]}(u) \quad (\text{L42a})$$

$$P_{\text{S_SDE1}}(u) = P_{\text{S}}(u) \cdot \left(1 - e^{-\frac{\delta X_T + u \cdot \tau_{\text{preS}}}{u \cdot \tau_{\text{startS}}}} \right) \cdot \mathbf{1}_{\left[|u| \cdot \tau_{\text{preS}} \leq \delta X_T\right]}(u) \cdot \mathbf{1}_{\left[|u| \cdot \tau_{\text{preSDE}} \leq \delta X_E\right]}(u) \quad (\text{L42b})$$

$$P_{\text{VS_SDE1}}(u) = (1 - p_{\text{startS}} - p_{\text{startF}}) \cdot \left(1 - e^{-\frac{\delta X_T + u \cdot \tau_{\text{preVS}}}{u \cdot \tau_{\text{startVS}}}} \right) \cdot \mathbf{1}_{\left[|u| \cdot \tau_{\text{preVS}} \leq \delta X_T\right]}(u) \cdot \mathbf{1}_{\left[|u| \cdot \tau_{\text{preSDE}} \leq \delta X_E\right]}(u) \quad (\text{L42c})$$

On pose relativement aux têtes se détachant lentement de Type 2 :

$$P_{\text{F_SDE2}}(u) = P_{\text{F}}(u) \cdot \left(e^{\frac{\delta X_T}{u \cdot \tau_{\text{startF}}}} \right) \cdot \mathbf{1}_{\left[|u| \cdot \tau_{\text{preSDE}} \leq \delta X_E\right]}(u) \quad (\text{L42d})$$

$$P_{\text{S_SDE2}}(u) = P_{\text{S}}(u) \cdot \left(e^{\frac{\delta X_T + u \cdot \tau_{\text{preS}}}{u \cdot \tau_{\text{startS}}}} \right) \cdot \mathbf{1}_{\left[\delta X_T < |u| \cdot \tau_{\text{preS}} \leq \delta X_{\text{Max}}\right]}(u) \cdot \mathbf{1}_{\left[|u| \cdot \tau_{\text{preSDE}} \leq \delta X_E\right]}(u) \quad (\text{L42e})$$

$$P_{\text{VS_SDE2}}(u) = (1 - p_{\text{startS}} - p_{\text{startF}}) \cdot \left(e^{\frac{\delta X_T + u \cdot \tau_{\text{preVS}}}{u \cdot \tau_{\text{startVS}}}} \right) \cdot \mathbf{1}_{\left[\delta X_T < |u| \cdot \tau_{\text{preVS}} \leq \delta X_{\text{Max}}\right]}(u) \cdot \mathbf{1}_{\left[|u| \cdot \tau_{\text{preSDE}} \leq \delta X_E\right]}(u) \quad (\text{L42f})$$

L.7.1 Nombres de têtes se détachant lentement lorsque le hs se raccourcit à vitesse constante u

Avec (L30a), l'expression (L37a) se reformule :

$$\Lambda_{F_SDEI}^*(i \cdot \tau_{\text{stair}}) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{SB}^*}{\delta X_T} \right) \cdot \left(1 - e^{-\frac{n_T \cdot \tau_{\text{stair}}}{\tau_{\text{startF}}}} \right) \cdot \left(\sum_{k=(n_{\text{preSDEI}}+1)}^{n_E} \left[\left(1 - e^{-\frac{k \cdot \tau_{\text{stair}} - \tau_{\text{preSDEI}}}{\tau_{\text{SDEI}}}} \right) \cdot \delta X_{\text{stair}} \right] \right)$$

A raccourcissement à vitesse constante en appliquant (L17a) et (L17b), le facteur $(k \cdot \tau_{\text{stair}})$ tend vers t , et le nombre de têtes de Type 1 se détachant lentement après avoir initié rapidement un WS entre θ_{up} et θ_T en mode répétitif ($\Lambda_{F_SDEI}^*$) tend vers un nombre (Λ_{F_SDEI}), fonction de u , qui est déterminé en appliquant (L22a), (L41) et (L42a) :

$$\Lambda_{F_SDEI}^* \rightarrow \Lambda_{F_SDEI}(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{F_SDEI}(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \int_{X_{\text{down}}}^{X_{\text{SDEI}}} \left(1 - e^{-\frac{(X - X_{\text{SDEI}})}{u \cdot \tau_{\text{SDEI}}}} \right) \cdot dX$$

Soit après intégration :

$$\Lambda_{F_SDEI}(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{F_SDEI}(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[(X_{\text{SDEI}} + |X_{\text{down}}|) + u \cdot \tau_{\text{SDEI}} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{\text{SDEI}} + |X_{\text{down}}|}{u \cdot \tau_{\text{SDEI}}}} \right) \right] \quad (\text{L43a})$$

En suivant le même cheminement, les deux nombres de têtes de Type 1 se détachant lentement après avoir initié un WS lentement et très lentement entre θ_{up} et θ_T en mode répétitif ($\Lambda_{S_SDEI}^*$ et $\Lambda_{VS_SDEI}^*$) tendent vers deux nombres (Λ_{S_SDEI} et Λ_{VS_SDEI}), fonctions de u , qui se calculent en appliquant (L22b), (L22c), (L41), (L42b) et (L42c) :

$$\Lambda_{S_SDEI}(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{S_SDEI}(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[(X_{\text{SDEI}} + |X_{\text{down}}|) + u \cdot \tau_{\text{SDEI}} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{\text{SDEI}} + |X_{\text{down}}|}{u \cdot \tau_{\text{SDEI}}}} \right) \right] \quad (\text{L43b})$$

$$\Lambda_{VS_SDEI}(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{VS_SDEI}(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[(X_{\text{SDEI}} + |X_{\text{down}}|) + u \cdot \tau_{\text{SDEI}} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{\text{SDEI}} + |X_{\text{down}}|}{u \cdot \tau_{\text{SDEI}}}} \right) \right] \quad (\text{L43c})$$

Les 3 nombres de têtes de Type 2 se détachant lentement après avoir initié un WS rapidement, lentement et très lentement entre θ_T et θ_{down} en mode répétitif ($\Lambda_{F_SDE2}^*$, $\Lambda_{S_SDE2}^*$ et $\Lambda_{VS_SDE2}^*$) tendent vers 3 nombres (Λ_{F_SDE2} , Λ_{S_SDE2} et Λ_{VS_SDE2}), fonctions de u , qui se calculent en appliquant (L22a), (L22b), (L22c), (L41), (L42d), (L42e) et (L42f) :

$$\Lambda_{F_SDE2}(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{F_SDE2}(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[(X_{SDE} + |X_{down}|) + u \cdot \tau_{SDE} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{SDE}}} \right) \right] \quad (L43d)$$

$$\Lambda_{S_SDE2}(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{S_SDE2}(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[(X_{SDE} + |X_{down}|) + \frac{u \cdot \tau_{startS}^2}{(\tau_{startS} - \tau_{SDE})} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{startS}}} \right) + \frac{u \cdot \tau_{SDE}^2}{(\tau_{SDE} - \tau_{startS})} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{SDE}}} \right) \right] \quad (L43e)$$

$$\Lambda_{VS_SDE2}(u) = \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{VS_SDE2}(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[(X_{SDE} + |X_{down}|) + \frac{u \cdot \tau_{startVS}^2}{(\tau_{startVS} - \tau_{SDE})} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{startVS}}} \right) + \frac{u \cdot \tau_{SDE}^2}{(\tau_{SDE} - \tau_{startVS})} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{SDE}}} \right) \right] \quad (L43f)$$

L.7.2 Tensions générées par les têtes en WS têtes se détachant lentement lorsque le hs se raccourcit à vitesse constante

Les 3 tensions relatives générées par les têtes de Type 1 se détachant lentement après avoir initié rapidement, lentement et très lentement un WS entre θ_{up} et θ_T en mode répétitif ($pT_{F_SDE1}^*$, $pT_{S_SDE1}^*$ et $pT_{VS_SDE1}^*$) tendent vers 3 tensions relatives (pT_{F_SDE1} , pT_{S_SDE1} et pT_{VS_SDE1}), fonctions de u , et égales après intégration à :

$$pT_{F_SDE1}(u) = \left[\frac{P_{F_SDE1}(u) \cdot (X_{SDE} + |X_{down}|)}{|X_{down}| \cdot \delta X_T} \right] \cdot \left[\frac{(X_{SDE} + |X_{down}|)}{2} + u \cdot \tau_{SDE} + \frac{u^2 \cdot \tau_{SDE}^2}{(X_{SDE} + |X_{down}|)} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{SDE}}} \right) \right] \quad (L44a)$$

$$pT_{S_SDE1}(u) = \left[\frac{P_{S_SDE1}(u) \cdot (X_{SDE} + |X_{down}|)}{|X_{down}| \cdot \delta X_T} \right] \cdot \left[\frac{(X_{SDE} + |X_{down}|)}{2} + u \cdot \tau_{SDE} + \frac{u^2 \cdot \tau_{SDE}^2}{(X_{SDE} + |X_{down}|)} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{SDE}}} \right) \right] \quad (L44b)$$

$$pT_{VS_SDE1}(u) = \left[\frac{P_{VS_SDE1}(u) \cdot (X_{SDE} + |X_{down}|)}{|X_{down}| \cdot \delta X_T} \right] \cdot \left[\frac{(X_{SDE} + |X_{down}|)}{2} + u \cdot \tau_{SDE} + \frac{u^2 \cdot \tau_{SDE}^2}{(X_{SDE} + |X_{down}|)} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{SDE}}} \right) \right] \quad (L44c)$$

Les 3 tensions relatives g n r es par les t tes de Type 2 se d tachant lentement apr s avoir initi  rapidement, lentement et tr s lentement un WS entre θ_T et θ_{down} en mode r p titif ($pT_{F_SDE2}^*$, $pT_{S_SDE2}^*$ et $pT_{VS_SDE2}^*$) tendent vers 3 tensions relatives (pT_{F_SDE2} , pT_{S_SDE2} et pT_{VS_SDE2}), fonctions de u et  gales apr s int gration   :

$$pT_{F_SDE2}(u) = \left[\frac{P_{F_SDE2}(u) \cdot (X_{SDE} + |X_{\text{down}}|)}{|X_{\text{down}}| \cdot \delta X_T} \right] \cdot \left[\frac{(X_{SDE} + |X_{\text{down}}|)}{2} + u \cdot \tau_{SDE} + \frac{u^2 \cdot \tau_{SDE}^2}{(X_{SDE} + |X_{\text{down}}|)} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{\text{down}}|}{u \cdot \tau_{SDE}}} \right) \right] \quad (\text{L44d})$$

$$pT_{S_SDE2}(u) = \left[\frac{P_{S_SDE2}(u) \cdot (X_{SDE} + |X_{\text{down}}|)}{|X_{\text{down}}| \cdot \delta X_T} \right] \cdot \left[\frac{(X_{SDE} + |X_{\text{down}}|)}{2} + u \cdot (\tau_{SDE} + \tau_{\text{startS}}) + \frac{u^2}{(X_{SDE} + |X_{\text{down}}|)} \cdot \left(\frac{\tau_{SDE}^3}{(\tau_{SDE} - \tau_{\text{startS}})} \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{\text{down}}|}{u \cdot \tau_{SDE}}} \right) + \frac{\tau_{\text{startS}}^3}{(\tau_{\text{startS}} - \tau_{SDE})} \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{\text{down}}|}{u \cdot \tau_{\text{startS}}} } \right) \right) \right] \quad (\text{L44e})$$

$$pT_{VS_SDE2}(u) = \left[\frac{P_{VS_SDE2}(u) \cdot (X_{SDE} + |X_{\text{down}}|)}{|X_{\text{down}}| \cdot \delta X_T} \right] \cdot \left[\frac{(X_{SDE} + |X_{\text{down}}|)}{2} + u \cdot (\tau_{SDE} + \tau_{\text{startVS}}) + \frac{u^2}{(X_{SDE} + |X_{\text{down}}|)} \cdot \left(\frac{\tau_{SDE}^3}{(\tau_{SDE} - \tau_{\text{startVS}})} \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{\text{down}}|}{u \cdot \tau_{SDE}}} \right) + \frac{\tau_{\text{startVS}}^3}{(\tau_{\text{startVS}} - \tau_{SDE})} \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{\text{down}}|}{u \cdot \tau_{\text{startVS}}} } \right) \right) \right] \quad (\text{L44f})$$

L.8 Total avec les 4 évènements {startF}, {startS}, {startVS} et {SlowDE}

L.8.1 Proportions

Pour rappel, les proportions des têtes initiant un WS lorsque le hs se raccourcit à vitesse constante (u) se déclinent d'après (L22a), (L22b) et (L22c) selon les 3 modes respectifs, rapide, lent et très lent :

$$P_F(u) = p_{\text{startF}} \cdot \left(1 - e^{-\frac{\delta X_{\text{pre}} + u \cdot \tau_{\text{preSB}}}{u \cdot \tau_{\text{SB}}}} \right)$$

$$P_S(u) = [p_{\text{startS}} + p_{\text{startF}} - P_F(u)] \cdot \mathbf{1}_{[|u| \cdot \tau_{\text{preS}} \leq \delta X_{\text{Max}}]}(u)$$

$$P_{VS}(u) = (1 - p_{\text{startF}} - p_{\text{startS}}) \cdot \mathbf{1}_{[|u| \cdot \tau_{\text{preVS}} \leq \delta X_{\text{Max}}]}(u)$$

Les proportions des têtes se détachant lentement sont classées en 2 types pour chacun des 3 modes d'initiation d'un WS, soit 6 proportions établies respectivement avec les égalités (L42a) à (L42f). Comme cet évènement ne concerne que les vitesses très lentes, nous négligeons les proportions des têtes de Type 2 pour simplifier, soit en sommant (L42a), (L42b) et (L42c) :

$$P_{\text{SDE}}(u) = P_{\text{SDE1}_F}(u) + P_{\text{SDE1}_S}(u) + P_{\text{SDE1}_{VS}}(u)$$

avec $P_{\text{SDE2}_F}(u) \approx 0$

$P_{\text{SDE2}_S}(u) \approx 0$

$P_{\text{SDE2}_{VS}}(u) \approx 0$

Soit :

$$P_{\text{SDE}}(u) = \left[P_F(u) \cdot \left(1 - e^{-\frac{\delta X_T}{u \cdot \tau_{\text{startF}}}} \right) + P_S(u) \cdot \left(1 - e^{-\frac{\delta X_T + u \cdot \tau_{\text{preS}}}{u \cdot \tau_{\text{startS}}}} \right) + P_{VS}(u) \cdot \left(1 - e^{-\frac{\delta X_T + u \cdot \tau_{\text{preVS}}}{u \cdot \tau_{\text{startVS}}}} \right) \right] \cdot \mathbf{1}_{[|u| \cdot \tau_{\text{preSDE}} \leq \delta X_E]}(u) \quad (\text{L45})$$

Remarque : les proportions relatives aux têtes se détachant lentement selon le Type 2 sont négligeables et donc négligées avec pour dessein de simplifier l'écriture des équations menant à la relation Force-Vitesse mais sont intégrées dans nos calculs par souci d'exactitude, notamment dans les algorithmes menant aux tracés de la relation F-V du Papier 1.

L.8.2 Nombres

Par définition, le nombre de têtes lorsque le hs se raccourcit à vitesse constante u est égal à :

$$\Lambda(u) = \Lambda_F(u) + \Lambda_S(u) + \Lambda_{VS}(u) - \Lambda_{SDE}(u)$$

Soit avec (L23), (L25), (L27), (L43a), (L43b), (L43c) et (L45) :

$$\begin{aligned} \Lambda(u) = & \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_F(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[\delta X_{Max} + u \cdot \tau_{startF} \cdot \left(1 - e^{-\frac{\delta X_{Max}}{u \cdot \tau_{startF}}} \right) \right] \\ & + \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_S(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[(X_S + |X_{down}|) + u \cdot \tau_{startS} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_S + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{startS}}} \right) \right] \\ & + \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{VS}(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[(X_{VS} + |X_{down}|) + u \cdot \tau_{startVS} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{VS} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{startVS}}} \right) \right] \\ & - \left(\frac{\Lambda_0 \cdot P_{SDE}(u)}{\delta X_T} \right) \cdot \left[(X_{SDE} + |X_{down}|) + u \cdot \tau_{SDE} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{SDE}}} \right) \right] \end{aligned} \quad (L46)$$

où

$$\begin{aligned} X_S &= (X_{up} + u \cdot \tau_{preS}) \\ X_{VS} &= (X_{up} + u \cdot \tau_{preVS}) \\ X_{SDE} &= (X_T + u \cdot \tau_{preSDE}) \end{aligned}$$

L.8.3 Tensions

Par définition, la tension relative lorsque le hs se raccourcit à vitesse constante u est égal à :

$$pT(u) = pT_F(u) + pT_S(u) + pT_{VS}(u) - pT_{SDE}(u)$$

Soit avec (L24), (L26), (L28), (L44a), (L44b), (L44c) et (L45) :

$$\begin{aligned} pT(u) = & \left[\frac{P_F(u) \cdot \delta X_{Max}}{|X_{down}| \cdot \delta X_T} \right] \cdot \left[\frac{\delta X_{Max}}{2} + u \cdot \tau_{startF} + u^2 \cdot \frac{\tau_{startF}^2}{\delta X_{Max}} \cdot \left(1 - e^{-\frac{\delta X_{Max}}{u \cdot \tau_{startF}}} \right) \right] \\ & + \left[\frac{P_S(u) \cdot (X_S + |X_{down}|)}{|X_{down}| \cdot \delta X_T} \right] \cdot \left[\frac{(X_S + |X_{down}|)}{2} + u \cdot \tau_{startS} + \frac{u^2 \cdot \tau_{startS}^2}{(X_{VS} + |X_{down}|)} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_S + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{startS}}} \right) \right] \\ & + \left[\frac{P_{VS}(u) \cdot (X_{VS} + |X_{down}|)}{|X_{down}| \cdot \delta X_T} \right] \cdot \left[\frac{(X_{VS} + |X_{down}|)}{2} + u \cdot \tau_{startVS} + \frac{u^2 \cdot \tau_{startVS}^2}{(X_{VS} + |X_{down}|)} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{VS} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{startVS}}} \right) \right] \\ & - \left[\frac{P_{SDE}(u) \cdot (X_{SDE} + |X_{down}|)}{|X_{down}| \cdot \delta X_T} \right] \cdot \left[\frac{(X_{SDE} + |X_{down}|)}{2} + u \cdot \tau_{SDE} + \frac{u^2 \cdot \tau_{SDE}^2}{(X_{SDE} + |X_{down}|)} \cdot \left(1 - e^{-\frac{X_{SDE} + |X_{down}|}{u \cdot \tau_{SDE}}} \right) \right] \end{aligned} \quad (L47)$$

L.8.4 Remarques

Dans toutes les formulations précédentes, la vitesse u est exprimée en valeur algébrique et est donc négative lors du raccourcissement d'un hs. Conventionnellement dans les articles, u représente le module positif de la vitesse de raccourcissement; aussi en accolant un signe « - », aux équations (L45), (L46) et (L47), on retrouve les formules données en préalable dans le Papier compagnon 1.

L.9 Densités de l'angle θ en fonction de la vitesse de raccourcissement (u)

L.9.1 Relation linéaire entre le temps t et l'angle θ

Le temps (t) est une fonction affine de l'angle θ d'après l'égalité (L19) transformée avec (L1) :

$$t = \frac{L_{S1b} \cdot R_{WS} \cdot (\theta - \theta_{up})}{u} \quad (L48)$$

où u est la vitesse de raccourcissement commune à tous les hs de la fibre ; u est exprimée en valeur algébrique, i.e. $u < 0$.

L.9.2 Evènement {WSstart}

L'expression (L22a) qui donne la probabilité (P_F) de réalisation de l'évènement {startF} en fonction de la vitesse de raccourcissement d'un hs (u) est réécrite à l'aide de (L1), soit :

$$P_F(u) = P_{startF} \cdot \left(1 - e^{-\frac{L_{S1b} \cdot R_{WS} \cdot \delta\theta_{pre} + u \cdot \tau_{preSB}}{u \cdot \tau_{SB}}} \right) \quad (L49a)$$

Les expressions (L22b) et (L22c) qui fournissent les probabilités (P_S et P_{VS}) de réalisation des évènements {startS} et {startVS} deviennent :

$$P_S(u) = [P_{startS} + P_{startF} - P_F(u)] \cdot \mathbf{1}_{\left\{|\theta_S - \theta_{up}| \leq \delta\theta_{Max}\right\}}(\theta)(u) \quad (L49b)$$

$$P_{VS}(u) = [1 - P_{startF} - P_{startS}] \cdot \mathbf{1}_{\left\{|\theta_{VS} - \theta_{up}| \leq \delta\theta_{Max}\right\}}(\theta) \quad (L49c)$$

où θ_S et θ_{VS} sont les angles obtenus après transformation affine de (L20a) et (L20b) selon (L1) :

$$\theta_S = \theta_{up} + \frac{u \cdot \tau_{preS}}{L_{S1b} \cdot R_{WS}} \quad (L50)$$

$$\theta_{VS} = \theta_{up} + \frac{u \cdot \tau_{preVS}}{L_{S1b} \cdot R_{WS}} \quad (L51)$$

A l'appui des relations (B5a), (B5b) et (B5c) présentées dans le Supplément S1.B du Papier 1 et des expressions (L48) à (L51), les densités (f_F , f_S et f_{VS}) fonction de θ , l'angle des leviers appartenant aux têtes qui ont initié un WS rapidement, lentement ou très lentement, se formulent :

$$f_F(\theta, u) = \left(\frac{P_F(u)}{\delta\theta_T} \right) \cdot \left(1 - e^{-\frac{L_{S1b} \cdot R_{WS} \cdot (\theta_{up} - \theta)}{u \cdot \tau_{startF}}} \right) \quad (L52a)$$

$$f_S(\theta, u) = \left(\frac{P_S(u)}{\delta\theta_T} \right) \cdot \left(1 - e^{-\frac{L_{S1b} \cdot R_{WS} \cdot (\theta_S - \theta)}{u \cdot \tau_{startS}}} \right) \cdot \mathbf{1}_{\{|\theta_S - \theta_{up}| \leq \delta\theta_{Max}\}}(\theta) \quad (L52b)$$

$$f_{VS}(\theta, u) = \left(\frac{P_{VS}(u)}{\delta\theta_T} \right) \cdot \left(1 - e^{-\frac{L_{S1b} \cdot R_{WS} \cdot (\theta_{VS} - \theta)}{u \cdot \tau_{startVS}}} \right) \cdot \mathbf{1}_{\{|\theta_{VS} - \theta_{up}| \leq \delta\theta_{Max}\}}(\theta) \quad (L52c)$$

Les 3 densités sont rapportées à l'étendue $\delta\theta_T$ conformément à l'égalité (I.11) du Supplément S4.I du Papier 4.

L.9.3 Evènement {SlowDE}

Une tête de myosine se détache lentement selon l'évènement {SlowDE}. Au paragraphe L.7, les principes du calcul infinitésimal appliqués à {SlowDE} fournissent 6 proportions de têtes se détachant lentement avec les équations (L42a) à (L42f). Comme les 3 composantes relatives au Type 2 sont négligeables, celles-ci ne sont pas prises en compte. Des expressions (L22a), (L22b) et (L22c) associés à la probabilité de réalisation de l'évènement {SlowDE} définie en (B13) dans le Supplément S1.B du Papier 1, on tire la densité (f_{SDE}) de l'angle θ des leviers appartenant aux têtes se détachant lentement :

$$f_{SDE}(\theta, u) = \left[\frac{P_{F_SDEI}(u) + P_{S_SDEI}(u) + P_{VS_SDEI}(u)}{\delta\theta_T} \right] \cdot \left(1 - e^{-\frac{L_{S1b} \cdot R_{WS} \cdot (\theta_{SDE} - \theta)}{u \cdot \tau_{SDE}}} \right) \quad (L53)$$

$$\text{avec } P_{F_SDEI}(u) = P_F(u) \cdot \left(1 - e^{-\frac{L_{S1b} \cdot R_{WS} \cdot \delta\theta_T}{u \cdot \tau_{startF}}} \right) \cdot \mathbf{1}_{\{|\theta_{SDE} - \theta_T| \leq \delta\theta_E\}}(\theta) \quad (L54a)$$

$$P_{S_SDEI}(u) = P_S(u) \cdot \left(1 - e^{-\frac{L_{S1b} \cdot R_{WS} \cdot \delta\theta_T + u \cdot \tau_{preS}}{u \cdot \tau_{startS}}} \right) \cdot \mathbf{1}_{\{|\theta_S - \theta_{up}| \leq \delta\theta_T\}}(\theta) \cdot \mathbf{1}_{\{|\theta_{SDE} - \theta_T| \leq \delta\theta_E\}}(\theta) \quad (L54b)$$

$$P_{VS_SDEI}(u) = P_{VS}(u) \cdot \left(1 - e^{-\frac{L_{S1b} \cdot R_{WS} \cdot \delta\theta_T + u \cdot \tau_{preVS}}{u \cdot \tau_{startVS}}} \right) \cdot \mathbf{1}_{\{|\theta_{VS} - \theta_{up}| \leq \delta\theta_T\}}(\theta) \cdot \mathbf{1}_{\{|\theta_{SDE} - \theta_T| \leq \delta\theta_E\}}(\theta) \quad (L54c)$$

où θ_{SDE} est l'angle obtenu par transformation affine de l'égalité (L41) selon (L1), soit :

$$\theta_{SDE} = \theta_T + \frac{u \cdot \tau_{preSDE}}{L_{S1b} \cdot R_{WS}} \quad (L55)$$

La densité est rapportée à l'étendue angulaire $\delta\theta_T$ conformément à l'égalité (I.11) du Supplément S4.I du Papier 4.

L.9.4 Expression de la densité de l'angle θ en fonction de u

La densité (f) de l'angle θ des leviers appartenant aux têtes effectivement en WS durant le raccourcissement à vitesse constante est la somme des 3 densités établies en (L52a), (L52b) et (L52c) se rapportant aux têtes en WS ayant initié selon un des 3 modes, moins la densité définie en (L53) relative aux têtes se détachant lentement, soit :

$$\hat{f}(\theta, u) = \hat{f}_F(\theta, u) + \hat{f}_S(\theta, u) + \hat{f}_{VS}(\theta, u) - \hat{f}_{SDE}(\theta, u)$$