



HAL
open science

Influence des propriétés musculaires sur un exercice de locomotion humaine : de l'efficacité à la déficience motrice

François Bieuzen

► **To cite this version:**

François Bieuzen. Influence des propriétés musculaires sur un exercice de locomotion humaine : de l'efficacité à la déficience motrice. Physiologie [q-bio.TO]. Université du Sud Toulon Var, 2007. Français. NNT: . tel-00194541

HAL Id: tel-00194541

<https://theses.hal.science/tel-00194541v1>

Submitted on 6 Dec 2007

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.

UNIVERSITÉ DU SUD TOULON-VAR

École doctorale « Sciences du Mouvement Humain »

Thèse

En vue de l'obtention du grade de

DOCTEUR D'UNIVERSITE

Discipline : Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

INFLUENCE DES PROPRIETES MUSCULAIRES SUR UN EXERCICE DE LOCOMOTION HUMAINE : DE L'EFFICIENCE A LA DEFICIENCE MOTRICE

Présentée et soutenue publiquement par

François BIEUZEN

Le 03 juillet 2007

Devant le jury composé de :

M. P. PORTERO (Rapporteur)	Professeur	Université Paris XII, Créteil
M. J. VAN HOECKE (Rapporteur)	Professeur	Université de Bourgogne, Dijon
M. P. GORCE (Examineur)	Professeur	Université du Sud Toulon-Var
M. S. PERREY (Examineur)	MCU HDR	Université de Montpellier I
M. H. VANDEWALLE (Examineur)	MCU PH HDR	INSEP, Paris
M. J. BRISSWALTER (Directeur)	Professeur	Université du Sud Toulon-Var
M. C. HAUSSWIRTH (Co-directeur)	HDR	INSEP, Paris

REMERCIEMENTS

Ce travail a été mené au sein du laboratoire d'Ergonomie Sportive et Performances de l'université du Sud Toulon-Var, en collaboration avec le laboratoire de Biomécanique et de Physiologie de l'INSEP. Il n'aurait pas été possible sans l'aide et le soutien de nombreuses personnes, que je tiens à remercier tout particulièrement.

Tout d'abord je souhaiterais exprimer ma plus sincère gratitude à mes deux directeurs de thèse : Jeanick Brisswalter et Christophe Hausswirth. Outre vos nombreuses compétences, qui m'ont permis de développer un savoir scientifique, je souhaite vous remercier plus particulièrement pour votre disponibilité, votre sens de la pédagogie, votre dynamisme permanent et vos qualités humaines.

Je remercie Messieurs Jacques Van Hoecke et Pierre Portero de m'avoir fait l'honneur de rapporter ce travail de thèse, et Messieurs Philippe Gorce, Stéphane Perrey et Henri Vandewalle d'avoir accepté de faire partie de mon jury.

Je tiens également à remercier Elodie et Antoine pour leur aide scientifique et logistique, Anne pour son aide linguistique inestimable et surtout indispensable.

Merci à mes « co-bureau » Franck et Marie, pour m'avoir supporté. A mes associés Boz et Xav, pour leur sens très développé du défi permanent. Aux tennismen et basketteurs en herbe Nasser et Max, pour leur capacité à perdre régulièrement ;-). Aux colocataires du bâtiment Z', Alice, JPP, Cyrille, Morgan pour la « joyeuse » ambiance qu'ils ont su mettre... pourvu que ça dure !

Merci à ma famille, vous avez toujours su me soutenir et m'encourager dans mes choix. Votre confiance m'est très précieuse.

Enfin un très grand merci à Flo, pour ta patience, ton aide, ton soutien permanent et tes tentatives de compréhension du fonctionnement universitaire ! A deux, nous irons loin...

SOMMAIRE

CHAPITRE I : INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE II : LOCOMOTION LORS D'ACTIVITES CYCLIQUES.....	3
A. DESCRIPTION MECANIQUE DE LA LOCOMOTION HUMAINE	3
A.1. <i>La marche et la course à pied</i>	3
▶ <i>La marche : définition</i>	3
▶ <i>La course à pied : définition</i>	5
▶ <i>Caractéristiques cinématiques de la marche et de la course à pied</i>	6
▶ <i>Facteurs mécaniques déterminants de la fréquence de foulée</i>	9
A.2. <i>Le cyclisme</i>	11
▶ <i>Approches cinématique et dynamique</i>	11
▶ <i>Facteurs mécaniques déterminants de la cadence de pédalage</i>	14
B. NOTIONS DE RENDEMENT.....	16
B.1. <i>Le rendement musculaire</i>	17
▶ <i>Efficience de la contraction musculaire</i>	18
▶ <i>Analyse du rendement musculaire par électromyographie (EMG)</i>	21
B.2. <i>Le rendement global</i>	24
B.3. <i>Modifications des rendements énergétique et neuromusculaire lors d'exercices non fatigants.</i>	26
▶ <i>Locomotion non portée de type marche ou course à pied</i>	26
▶ <i>Locomotion portée de type cyclisme</i>	29
CHAPITRE III : ALTERATION DE LA LOCOMOTION ET DES PROPRIETES MUSCULAIRES : EFFET DE LA FATIGUE	34
A. DEFINITION DE LA FATIGUE MUSCULAIRE	34
A.1. <i>Fatigue centrale</i>	36
▶ <i>Méthode d'estimation du niveau d'activation des muscles</i>	37
A.2. <i>Fatigue périphérique</i>	38
▶ <i>Méthode d'estimation de la fatigue périphérique</i>	39
B. EFFET DE LA FATIGUE SUR LE COUT ENERGETIQUE (CE) LORS DE LA LOCOMOTION	40
B.1. <i>Travail des muscles respiratoires</i>	42
B.2. <i>Mode de locomotion</i>	43
B.3. <i>Recrutement musculaire</i>	43
C. EFFET DE LA FATIGUE SUR LES PARAMETRES MUSCULAIRES ET NEUROMUSCULAIRES LORS DE LA LOCOMOTION	44
C.1. <i>Aspects neuromusculaires de l'activité du muscle</i>	45
C.2. <i>Quantification de l'activité musculaire</i>	47
C.3. <i>Évaluation des plans de coopération musculaire</i>	49
D. EFFET DE LA FATIGUE SUR LES PARAMETRES CINEMATiques LORS DE LA LOCOMOTION	50
CHAPITRE IV : PROBLEMATIQUES ET HYPOTHESES DE TRAVAIL.....	52
CHAPITRE V : MATERIELS ET TECHNIQUES	54
A. PARAMETRES METABOLIQUES	54
A.1. K_{RQ}	54
A.2. K_{4b2}	55
A.3. <i>Méthode de détermination de $\dot{V}O_{2max}$</i>	55
A.4. <i>Méthode de détection des seuils ventilatoires</i>	55
B. PARAMETRES MECANIQUES	56
B.1. <i>Méthode de mesure de la force maximale volontaire isométrique</i>	56

B.2. Méthode d'estimation de la force maximale volontaire isocinétique.....	57
B.3. Méthode d'estimation de la force maximale dynamique.....	57
B.4. Méthode de mesure des paramètres mécaniques lors de l'exercice de cyclisme.....	57
C. PARAMETRES ELECTROMYOGRAPHIQUES	59
C.1. Détection et traitement du signal	59
C.2. Analyse des données électromyographiques	60
▶ Conditions isométriques	60
▶ Conditions dynamiques.....	60
D. TECHNIQUE DE NEUROSTIMULATION.....	61
D.1. Mesure des paramètres de la réponse M_{max} et de la réponse mécanique associée.....	61
D.2. Mesure du ratio d'activation centrale (CAR).....	62
CHAPITRE VI : TRAVAIL EXPERIMENTAL.....	63
A. ÉTUDE N°1 : RELATION ENTRE LE NIVEAU DE FORCE ET LA CADENCE DE PEDALAGE	63
▶ Synthèse.....	69
B. ÉTUDE N°2 : ACTIVATION MUSCULAIRE EN CYCLISME A DIFFERENTES CADENCES : EFFET DU NIVEAU DE FORCE MAXIMALE.....	71
▶ Synthèse.....	80
C. ÉTUDE N°3 : EFFET DE DEUX TYPES DE CONTRACTIONS MUSCULAIRES FATIGANTES (CONCENTRIQUE VS. EXCENTRIQUE) SUR LE PATRON LOCOMOTEUR EN CYCLISME.....	82
▶ Abstract	83
▶ Introduction	83
▶ Method	85
▶ Results.....	89
▶ Discussion	95
▶ References	98
▶ Synthèse.....	101
D. ÉTUDE N°4 : EFFET D'UN EXERCICE FATIGANTE SUR LA FONCTION MUSCULAIRE CHEZ DES SUJETS AGES VS. JEUNES.	103
▶ Introduction aux études 4 et 4bis	103
▶ Abstract	105
▶ Introduction	105
▶ Materials and Methods	106
▶ Results.....	108
▶ Discussion	112
▶ References	114
▶ Synthèse.....	117
E. ÉTUDE N°4BIS : EFFET D'UNE FATIGUE AIGUE SUR LA LOCOMOTION CHEZ DES SUJETS AGE ENTRAINES EN ENDURANCE	118
▶ Introduction	119
▶ Materials and Methods	120
▶ Results.....	123
▶ References	128
▶ Synthèse.....	133
CHAPITRE IV : CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	134
▶ Conclusions	134
▶ Perspectives	137
CHAPITRE VII : REFERENCES.....	138

CHAPITRE I : INTRODUCTION

Marey (1894) désignait par le terme locomotion « la série des actes physiologiques par lesquels un être vivant arrive à se déplacer dans l'espace, en forme les plus diverses ». Le moyen le plus usuel de locomotion humaine est la marche à pied. Ce mode de locomotion a fait l'objet d'un grand nombre de travaux scientifiques, qui ont notamment permis de montrer que son fonctionnement est spécifique à chaque individu. En effet, celui-ci semble dépendre directement des contraintes de l'individu, en particulier lorsque ceux-ci sont porteurs d'une pathologie ou d'une déficience motrice. Ainsi, les effets du vieillissement, de l'obésité, d'un handicap fonctionnel ou de l'altération musculaire sur un mode de locomotion sont autant d'exemples de déficiences motrices fréquemment étudiés. Deux approches coexistent actuellement pour tenter de lutter contre ces déficiences. La première consiste à soigner l'individu au travers d'aides médicale et/ou chirurgicale alors que la seconde se tourne vers la rééducation. Cette deuxième approche exploite les possibilités restantes de l'individu afin de les améliorer, pour compenser ou restituer les fonctions altérées. Dans ce cadre, le mouvement humain peut être considéré comme un véritable agent thérapeutique et son utilisation permet alors d'agir sur de nombreux processus physiologiques. La marche, la course à pied ou encore le cyclisme sont ainsi fréquemment utilisés comme agent thérapeutique. Par exemple, l'American College of Sports Medicine (1998) montre qu'un exercice de marche ou de course à pied permet de diminuer les risques cardio-vasculaires ou les risques de chutes liées à l'âge. Selon cette société savante, ce type de locomotion permettrait également de retrouver des capacités de force ou d'amplitude de mouvement proches de celles d'un sujet jeune. Des travaux expérimentaux valident en partie cette hypothèse comme, par exemple, la récente étude de Turchetta et al (2004) qui montre qu'un exercice régulier de marche ou de course à pied permet à de jeunes adolescents atteints de mucoviscidose de retrouver une partie de leur capacité respiratoire et de lutter contre le déconditionnement musculaire associé à cette pathologie. Cependant, le mode d'utilisation de cet agent thérapeutique reste encore mal défini et ses mécanismes d'action, sa posologie, ses indications et ses contre-indications sont peu connus. Afin de pouvoir l'utiliser de la façon la plus pertinente possible, il est nécessaire de tenter de connaître, comprendre et expliquer l'ensemble des mécanismes sous-tendant chaque mouvement humain. L'étude des facteurs déterminants de la locomotion lors de la marche, la course à pied ou le cyclisme est donc une première étape dans une démarche d'utilisation de la locomotion comme agent thérapeutique. Si les deux premiers modes de locomotion (la marche et la course à pied) ont été particulièrement bien étudiés lors de ces dernières décennies, le troisième (le cyclisme) suscite encore un grand nombre d'interrogations.

Nous nous proposons dans ce travail expérimental d'analyser ce mode de locomotion et plus particulièrement, les relations qui peuvent exister entre les propriétés musculaires et la déficience ou l'efficacité motrice.

Dans cette perspective, l'étude bibliographique présente, dans une première partie, une description biomécanique et énergétique des principaux modes de locomotion, puis, dans une seconde partie, une analyse des effets de l'altération des qualités musculaires sur ces modes de locomotion.

CHAPITRE II : LOCOMOTION LORS D'ACTIVITES CYCLIQUES

A. DESCRIPTION MECANIQUE DE LA LOCOMOTION HUMAINE

Les modes de locomotion humaine de types « cycliques » se définissent comme étant des activités caractérisées par la répétition alternée de deux membres. Elles peuvent être non portées telles que la marche ou la course à pied, portées tels que le cyclisme ou le kayak ou encore non portées en milieu aquatique telle que la natation. Bien que non exhaustive, cette liste permet cependant de distinguer les activités portées des activités non portées pour lesquelles, les contraintes exercées par les modes de locomotion génèrent des adaptations biomécaniques différentes. Classiquement, dans la littérature expérimentale, l'adaptation à la locomotion est envisagée lors de trois modes de locomotion : la marche et la course à pied représentatifs du mode de locomotion non porté et le cyclisme caractéristique du mode de locomotion portée.

A.1. LA MARCHÉ ET LA COURSE A PIED

LA MARCHÉ : DEFINITION



La marche est définie comme une translation de l'ensemble du corps humain, consécutive à des mouvements de rotation segmentaire. Elle résulte d'une activité alternée des deux membres inférieurs, assurant à la fois le maintien de l'équilibre et la propulsion (Outrequin, 1991) et répondant à plusieurs exigences :

- Propulser le corps vers l'avant (but principal du déplacement ou translation vers l'avant)
- Maintenir l'équilibre en condition statique et dynamique
- Coordonner la posture et l'équilibre tout en s'adaptant aux contraintes de l'environnement extérieur.

Dans la littérature, le cycle de la marche est généralement décomposé en deux phases principales : la phase d'appui et la phase d'oscillation (Chao et al, 1983 ; Pierrot-Desseiligny et al, 1993) (Figure 1).

LA PHASE D'APPUI – La phase d'appui est la période pendant laquelle le pied est en contact avec le sol. Elle représente 60% du cycle de marche. Cette phase peut être subdivisée en trois périodes.

La première période, la réception, débute lors du contact du talon sur le sol et dure environ 25 % de la durée du cycle de marche. Au moment du contact, la jambe est inclinée de 25° par rapport à la verticale, la hanche est en flexion, le genou en extension presque complète et la cheville en légère extension. Cette période se termine au moment où le genou est en flexion maximale. La deuxième

période, la période « intermédiaire » (pied à plat), dure 25 % de la durée du cycle de marche. Durant cette période l'appui est unilatéral. Dans le plan sagittal, la hanche qui était fléchie, réalise une extension. Le genou se fléchit d'abord et s'étend ensuite. La cheville est à 0° de flexion dorso-plantaire au moment où la jambe oscillante passe à la verticale du pied. Dans le plan transverse, les lignes du bassin et des épaules sont perpendiculaires à l'axe d'avancement. Dans le plan frontal, le bassin est incliné du côté portant alors que l'épaule s'incline côté oscillant. La troisième période est une période « poussée » qui débute quand le centre de gravité du corps passe à la verticale de la jambe d'appui. Cette période dure 20 % du cycle de marche. Durant cette phase, les actions musculaires du membre inférieur projettent l'ensemble du corps vers l'avant. Dans le plan sagittal, la hanche et le genou tendent vers l'extension, la cheville réalise une flexion dorsale. Dans le plan transverse, la hanche et l'épaule du côté de l'oscillation passent devant la hanche en appui. Dans le plan frontal, une inclinaison latérale du bassin du côté de la jambe oscillante est également observée.

LA PHASE D'OSCILLATION – La phase d'oscillation débute lorsque la jambe qui était en appui quitte le sol et devient ainsi jambe oscillante. Cette phase débute donc quand les orteils quittent le sol. Le genou qui est légèrement fléchi quand la jambe quitte le sol, accentue sa flexion jusqu'à ce que la cuisse passe par la verticale. L'extension s'installe alors et est presque complète à l'instant où la cuisse est inclinée de 20 à 25° par rapport à la verticale. La cheville passe d'abord en flexion dorsale puis tend vers une flexion plantaire. Au début de cette phase, la hanche s'élève puis redescend tout en avançant dans la direction du déplacement. Cette phase d'oscillation se termine lorsque le talon

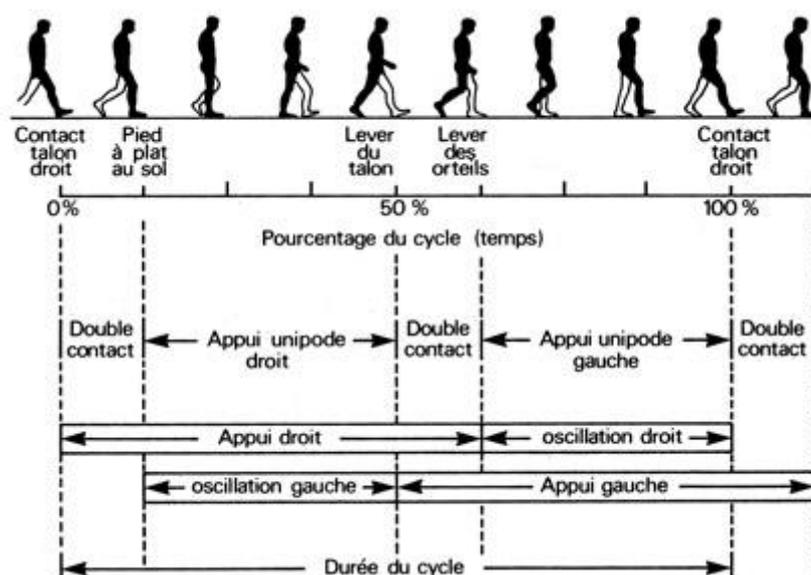


Figure 1 – Représentation schématique d'un cycle de marche.

reprend contact avec le sol. Sa durée représente 40% de la durée du cycle de marche.

Au cours de la foulée, deux phases de double appui se produisent. La première se situe au début de la foulée de 0 à 10 % du cycle de marche et la seconde se situe à environ 45 % du cycle de marche. Pendant ces intervalles de temps (20 % du cycle), les deux pieds sont en contact avec le sol. Ces périodes correspondent aux transitions entre les phases d'appui et les phases d'oscillation. Ce sont les périodes où l'équilibre du marcheur est le plus stable tout en préparant le pas suivant.

LA COURSE A PIED : DEFINITION



Lors de la course à pied, il est possible de distinguer deux phases successives : une phase de suspension et une phase de contact (Figure 2). Contrairement à la marche, la phase de double appui n'existe pas. Lors de la phase de contact au sol, on observe principalement trois phases. La première phase est une phase dite « d'amortissement » et symbolise la résistance de la jambe à l'écrasement lorsque le pied rentre en contact avec le sol. La seconde phase nommée « soutien » correspond à l'instant où le centre de masse du sujet est à l'aplomb du pied et pendant laquelle la contraction des muscles est essentiellement de type isométrique. La troisième phase est dite phase de « propulsion » et correspond à l'instant où les muscles de la jambe se contractent pour propulser le corps vers l'avant. Un point remarquable de la course à pied, concerne la position du pied lorsqu'il entre en contact avec le sol. On distingue ainsi deux grandes catégories qui sont les « midfoot » et les « rearfoot » (Cavanagh et Lafortune, 1980). La différence principale entre ces deux catégories est la localisation plantaire de la prise de contact avec le sol, qui, chez les « midfoot » a lieu au niveau des métatarses, alors que chez les « rearfoot » se centre sur le talon. Ceci génère principalement une différence de la durée de la phase excentrique, qui est supérieure chez les « rearfoot », entraînant une augmentation de la production de travail mécanique.

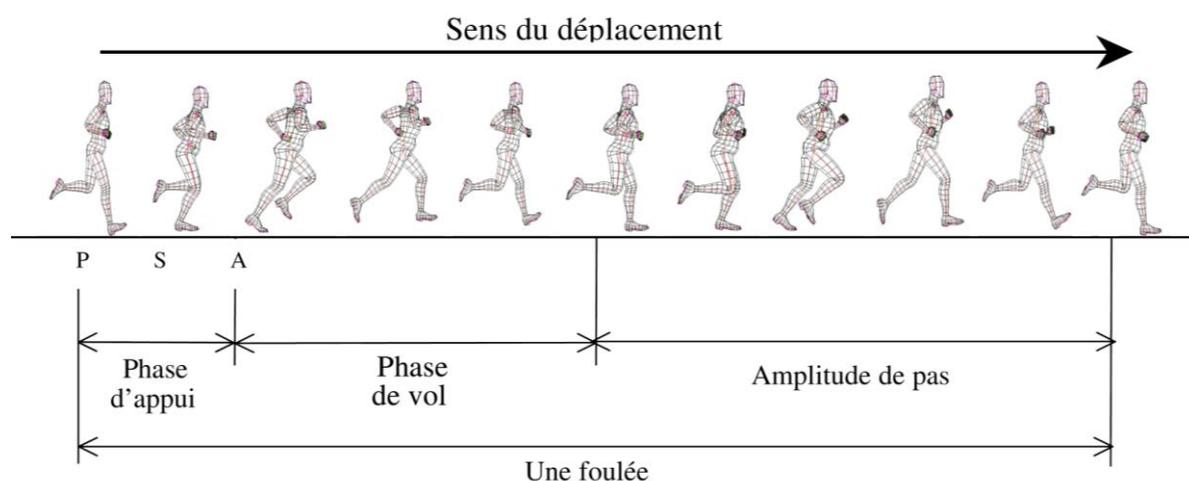


Figure 2 – Représentation schématique d'une foulée en course à pied. La phase d'appui comprend une phase d'amortissement (A), de soutien (S) et de propulsion (P).

CARACTERISTIQUES CINEMATIQUES DE LA MARCHÉ ET DE LA COURSE A PIED



Les analyses cinématiques caractérisent les mouvements mis en jeu lors de la marche dans les différents plans de l'espace sans se préoccuper des forces qui sont à l'origine de ces mouvements (Winter, 1990). Le premier volet de la cinématique porte sur l'analyse des trajectoires des différents segments corporels en fonction du temps (Charteris, 1982). Dans l'analyse cinématique, le corps humain est considéré comme un ensemble de segments indéformables reliés les uns aux autres, chacun étant affecté d'une forme et d'une masse bien définie. La description cinématique d'un « modèle » segmentaire du corps humain comporte douze segments (deux pieds, deux jambes, deux cuisses, un tronc, une tête, deux bras et deux segments avant-bras-mains). Généralement ce modèle est simplifié en supposant que la marche soit symétrique et en se limitant au plan sagittal avec l'étude d'un seul membre inférieur. La tête et le tronc sont ainsi réduits à un seul segment, les mouvements des bras sont quant à eux ignorés (Winter, 1990).

CINEMATIQUE ANGULAIRE – La cinématique angulaire, s'intéresse aux variations angulaires comprises entre l'horizontale et chaque segment. Selon Winter (1993) et Whittle (1986), les déplacements angulaires de la cheville (malléole), du genou et de la hanche constituent des variables fondamentales pour l'analyse de la marche. Lors de la marche :

- La hanche réalise un mouvement d'extension pendant la phase d'appui et un mouvement de flexion pendant la phase oscillante. Elle atteint son extension complète peu avant la fin de la phase d'appui et son pic de flexion est atteint à la moitié de la phase oscillante.
- Le genou présente deux pics de flexion et d'extension au cours du cycle (Chao et al, 1983). Après l'impact du talon avec le sol, le genou se fléchit, puis s'étend, atteignant son maximum au moment du décolllement du talon. Il entre ensuite rapidement en flexion atteignant son pic au début de la phase oscillante. Enfin, il s'étend à nouveau jusqu'au contact du talon avec le sol.
- La cheville réalise deux mouvements de flexion et d'extension durant un cycle. Juste après l'impact du talon, la cheville subit une légère flexion plantaire permettant de ramener le pied à plat sur le sol. Ensuite, le déplacement de la jambe vers l'avant entraîne la cheville dans une flexion dorsale dont la valeur maximale est atteinte au moment du décolllement du talon.

La cinématique de la course à pied diffère de la marche en raison des différents types de phases observées entre ces deux modes de locomotion. Bien que la vitesse de course soit un facteur

modifiant la cinématique angulaire (Nilsson et al, 1985), les travaux relevés dans la littérature permettent d'identifier des valeurs moyennes caractérisant ce geste.

- Phase d'appui : lorsque le pied se pose au sol, l'angle de la cuisse avec la verticale est d'environ 25° (Williams, 1985) et l'extension du genou est comprise entre 160° et 170°. Suite à la pose du pied, on observe une flexion maximale du genou dont les valeurs varient de 138° à 143° (Miller, 1978 ; Nilsson et al, 1985). Cette flexion est immédiatement suivie d'une extension non maximale du genou qui se prolonge après la fin de l'impulsion. Les valeurs angulaires lors de cette extension sont mesurées entre 171° et 161° (Williams, 1985b).
- Phase de vol : l'extension maximale de la cuisse varie entre 23° et 26° (Milliron et Cavanagh, 1990), tandis que la position de flexion maximum observée en fin d'oscillation de la jambe présente des variations angulaires mesurées entre 33,5° et 39,3° (Williams, 1985 ; Milliron et Cavanagh, 1990)

PLAN DE SYNCHRONISATION DE L'ACTIVITE DES MUSCLES DES MEMBRES INFERIEURS – Les méthodes de détection de l'activité musculaire telle que l'électromyographie de surface (EMG) associées à l'étude tridimensionnelle de la marche ont permis de modéliser la séquence de recrutement musculaire lors d'un cycle.

La première action des muscles des membres inférieurs est effectuée lors du contact du pied avec le sol. Lors de cet appui, le membre inférieur décélère le corps grâce à l'action simultanée des extenseurs et fléchisseurs du genou dans le but de stabiliser l'articulation dans l'espace. De plus, l'action des extenseurs de la hanche (*gluteus maximus*) complète cette première séquence en provoquant une décélération du membre inférieur et une aide à l'extension du genou et au placement du pied au sol. Dans le même temps, le *tibialis anterior* commence à se contracter pour solidariser l'articulation de la cheville et permettre l'attaque du pied au sol.

Lors de la phase où le pied est posé à plat au sol, les extenseurs mono-articulaires du genou (*vastii*) vont assurer la réception du poids corporel grâce à une légère flexion du genou suivie d'une extension grâce à l'action des *vastii*. Cette dernière extension est alors facilitée par l'extension de la cheville exécutée par l'action concentrique des extenseurs de la cheville (principalement le *soleus*). Ceci entraîne un déplacement du point de contact au sol vers l'avant et place la force de réaction au sol devant le genou conduisant ainsi à une extension du genou. Une contraction isométrique du *gluteus minimus* a alors lieu, stabilisant le bassin dans le plan frontal.

Lors de la phase intermédiaire d'appui au sol, le corps se déplace vers l'avant grâce au maintien de l'extension du genou. Ceci est réalisé conjointement par les *gluteus medius* et *minimus* antérieurs et postérieurs et par la résistance passive des articulations et des os (Anderson et Pandy, 2003).

Pendant la phase terminale, les muscles *soleus* et *gastrocnemius* accélèrent le corps vers l'avant grâce à leur action concentrique.

Dans la deuxième partie de la phase terminale d'appui au sol, qui commence après que le membre inférieur controlatéral touche le sol et entame la réception du poids, une contraction concentrique des fléchisseurs de la hanche (*iliopsoas* et *rectus femoris*) a lieu, induisant un début du soulèvement et d'oscillation vers l'avant du membre inférieur.

Suite à cette phase, les membres inférieurs se comportent comme un pendule qui oscille passivement en utilisant l'énergie stockée dans la phase précédente (Rose et Gamble, 1993). Lors du début de cette phase, l'activité des fléchisseurs de la hanche se termine, associée à une contraction concentrique des fléchisseurs de la cheville permettant au pied de quitter le sol. Suite à cette phase, malgré une oscillation passive, le *tibialis anterior* reste activé pour permettre la flexion de la cheville et ainsi transférer le pied vers l'avant sans risque de toucher le sol. Enfin, lors de la dernière phase de l'oscillation, une contraction excentrique ou isométrique des *ischios cruralis* débute afin de décélérer le membre inférieur. Simultanément, les extenseurs du genou se pré-contractent pour se préparer à la réception du poids alors que le *tibialis anterior* effectue une contraction isométrique dans l'objectif de se préparer à stabiliser l'articulation de la cheville lors de l'impact du pied avec le sol.

PARAMETRES SPATIO-TEMPORELS – La marche étant une activité développée dans l'espace au cours d'un temps donné, la plupart des paramètres étudiés et qui la constituent peuvent être qualifiés de spatio-temporels (Wagenaar et Beek, 1992). Le terme de spatio-temporel est réservé aux caractéristiques du déplacement des pieds selon l'axe longitudinal de progression de la marche (Dujardin et al, 1998). On retrouve dans ces paramètres spatio-temporels l'analyse de la fréquence, la longueur de pas et de la vitesse de déplacement. La foulée se définit comme la période entre le contact initial d'un pied et le contact suivant avec le même pied. Le pas est la période entre le contact initial d'un pied et le contact suivant de l'autre pied ce qui permet de caractériser la foulée comme une succession de deux pas (droit et gauche). Les mesures de longueur, de profondeur en mètre, de durée en seconde ainsi que de fréquence en hertz (*i.e.* nombre de foulées ou pas en une seconde) permettent d'évaluer le pas et la foulée.

La vitesse de marche (V) est le produit entre la longueur de pas (l) et la fréquence de pas (f) (1) :

$$V = l.f \quad (1)$$

FACTEURS MECANIQUES DETERMINANTS DE LA FREQUENCE DE FOULEE



L'approche la plus répandue dans la littérature pour tenter de comprendre les facteurs sous-jacents du choix d'une fréquence de foulée se base sur la comparaison entre le sujet et un mécanisme oscillatoire (Alexander, 1992 ; Hamill et al 1993 ; Holt et al, 1990 ; Kelso et al, 1981). Selon ces travaux, la nature périodique de la locomotion permet de l'approcher à partir du modèle de type « pendulaire oscillant ». Ce modèle peut prédire une fréquence caractéristique en fonction de la longueur des segments de l'individu. Grâce à celui-ci, Holt et al (1990) observent une corrélation significative entre la fréquence de marche réelle et celle prédite à partir des masses et longueurs des segments corporels des sujets. L'utilisation de ce paradigme dans la littérature permet d'identifier des vitesses optimales ou des critères d'optimisation de la marche ou de la course à pied (Holt et al, 1991, 1995, Huat et al, 2004).

Dans une revue de littérature, Zatsiorsky et al (1994) ont suggéré que les relations « longueur-vitesse » et « fréquence-vitesse » sont de type parabolique.

$$f = a + bV^x \qquad l = c + dV^y \qquad (2)$$

A partir de ces deux expressions (2), la relation (1) ne peut être satisfaite que si et seulement si :

$$a = c = 0 \qquad b \cdot d = 1 \qquad x + y = 1 \qquad (3)$$

Quand la longueur de pas est proportionnelle à la fréquence de pas :

$$\text{Alors, } l = k \cdot f$$

$$\text{Donc, } dV^y = kbV^x$$

$$\text{Mais aussi } x + y = 1$$

Alors, la longueur de pas ou la fréquence de pas est proportionnelle à la racine de la vitesse de marche (V) :

$$f = bV^{0,5} \qquad l = dV^{0,5} \qquad \text{avec } b \cdot d = 1 \qquad (4)$$

Littéralement, ceci tend à montrer que si la relation entre la fréquence et la longueur de pas est linéaire, alors ces deux fonctions doivent aussi être linéaires lorsqu'elles sont observées

indépendamment l'une de l'autre. Cependant, les observations de certains auteurs montrant que la longueur des foulées augmente plus vite que la fréquence avec l'augmentation de la vitesse, nuancent légèrement cette linéarité (Cavanagh et Kram, 1989).

Ainsi, l'étude des modèles oscillants simples et complexes avance des hypothèses explicatives de ce processus d'adaptation. En se basant sur le principe de similarité dynamique, il a alors été montré qu'il était possible de prédire, selon la taille des espèces, le passage d'une allure à une autre (Alexander, 1992 ; Mc Mahon et Cheng, 1990). En effet ce passage s'effectue pour une même valeur du nombre de Froude calculé à partir de l'équation suivante, où (v) représente la vitesse de déplacement, (g) l'accélération liée à la pesanteur et (l) la longueur théorique des membres inférieurs.

$$n = \frac{V}{\sqrt{g \cdot l}}$$

Cependant Donelan et al (1997, 2000) ont démontré que l'hypothèse de la similarité dynamique, émise par Alexander pour la locomotion terrestre (utilisant le nombre de Froude), était discutable. Par exemple, certains travaux expérimentaux montrent que les coefficients de corrélation entre la longueur de foulée et la taille ne dépassent que très rarement la valeur de 0,7 bien qu'une augmentation soit observée lorsque la vitesse de course augmente (Elliott et Blanksby, 1979 ; Cavanagh et al, 1977 ; Cavanagh et Williams, 1982). Ces résultats montrent que la prédiction de la fréquence de foulée à partir de données anthropométriques n'est pas fiable et nécessite d'autres approches.

Malgré ces limites explicatives, un grand nombre de travaux expérimentaux ont manipulé la fréquence et la longueur du pas afin d'observer la cinématique de la marche. Les deux paradigmes expérimentaux sont alors, soit une vitesse imposée et une fréquence mesurée, soit une vitesse mesurée et une fréquence imposée. La première observation toujours vérifiée, montre que lorsque la fréquence de pas augmente, la vitesse de marche augmente. Sa réciproque étant aussi validée (Kirtley et al, 1985.) Bien que cette relation soit de type curviligne, il est possible de la considérer comme linéaire pour des vitesses de marche limitées (Andriacchi et al, 1977). De plus, lorsque la fréquence de pas augmente, la durée du double appui diminue. À des fréquences de pas élevées, cette phase de double appui disparaît transformant ainsi la marche en course à pied.

Les travaux expérimentaux sur la marche permettent alors d'extraire certaines grandeurs caractéristiques des paramètres spatio-temporels de la marche. Ainsi, Cao et al (1998) observent des longueurs moyennes de cycle (*i.e.* succession de deux pas consécutifs) de 1,51 m pour les sujets

masculins et 1,36 m pour les sujets féminins à leur vitesse libre. Les mesures de la fréquence de pas montrent une grande diversité liée au sexe, à l'âge et à la taille du sujet. Whittle (1986) mesure, par exemple, à des vitesses libres et pour des sujets de 18 à 49 ans, des cadences de 1,52 à 2,25 pas.s⁻¹ pour des marcheurs masculins et de 1,63 à 2,3 pas.s⁻¹ pour les sujets féminins. Concernant la vitesse de marche, malgré une diversité des populations et des matériels utilisés pour la quantifier, les valeurs moyennes pour des sujets âgés de 20 à 29 ans sont mesurées à 1,24 m.s⁻¹ pour les femmes et à 1,23 m.s⁻¹ pour les hommes (Oberg et al, 1993).

Lors de la course à pied, les longueurs de foulée sont directement dépendantes de la vitesse de course. Ainsi, Brisswalter et al (1996) relèvent des longueurs de pas de 0,96 m et 1,43 m pour des vitesses respectives de 2,5 m.s⁻¹ et 4,16 m.s⁻¹. De même, Wank et al (1998) observent une augmentation de la longueur de foulée et de la fréquence de pas avec l'augmentation de la vitesse de course. Leurs mesures montrent des valeurs respectives de fréquence et longueur de pas de 2.66 pas.s⁻¹ et 1,52 m pour une vitesse de 4 m.s⁻¹ et de 3.10 pas.s⁻¹ et 1.94 m pour une vitesse de 6 m.s⁻¹.

L'ensemble de travaux présentés montrent que lors d'activités de locomotion non portées (marche ou course à pied), le sujet tend à adapter son patron locomoteur aux contraintes de l'activité en modifiant principalement deux paramètres mécaniques : la fréquence et l'amplitude du pas. Ces adaptations peuvent alors être modélisées à partir du modèle de « pendule oscillant ». Cependant, si ce modèle, bien qu'imparfait, s'adapte relativement bien à une activité de locomotion non portée, son transfert vers une activité portée telle que le cyclisme, pour laquelle les adaptations biomécaniques sont différentes, est impossible. En cyclisme, les approches cinématique et dynamique ont modélisé le geste de pédalage principalement en fonction des forces appliquées sur les pédales et de l'activation musculaire. Ceci dans le but de comprendre les adaptations du patron locomoteur spécifiques à ce mode de locomotion humaine.

A.2. LE CYCLISME

APPROCHES CINEMATIQUE ET DYNAMIQUE



Le geste de pédalage est un mouvement circulaire et cyclique caractérisé par une action des membres inférieurs en opposition de phase. Ce geste mobilise principalement trois articulations : la hanche, la cheville et le genou. On relève deux phases majeures dans le cycle de pédalage que l'on nomme, phase de propulsion et phase de traction. La phase propulsive intervient sur un secteur angulaire compris entre 0° et 180° et correspond à la phase motrice principale. La seconde phase correspondant aux secteurs angulaires compris entre 180° et 360° et est neutre avant d'être parfois

frénatrice. On distingue généralement deux points remarquables dans le cycle de pédalage, l'un à 0° qui correspond au point mort haut (*i.e.* top dead center), l'autre à 180° correspondant au point mort bas (*i.e.* bottom dead center).

Le cycle de pédalage est caractérisé par l'application d'un nombre important de forces génératrices de mouvement sur les manivelles (Figure 3). On distingue la force horizontale, la force verticale, la force tangentielle et la force normale. La somme de ces forces s'exprime sous la forme d'une force résultante (F_R) appliquée sur les manivelles (Coyle et al, 1991 ; Patterson et Moreno, 1990), qui sert ensuite au calcul du moment de force (*i.e.* Produit de F_R par la longueur des manivelles). Il est également possible de calculer une force effective (F_E) qui correspond à la composante de la force F_R produite perpendiculairement à la manivelle à chaque instant d'un cycle de pédalage.

L'analyse des phases motrices d'un cycle de pédalage montre que les forces appliquées sur les pédales dépendent du secteur angulaire. En effet, Faria (1992) montre que la plage angulaire comprise entre 36° et 162° présente les plus hautes valeurs de force moyenne avec des pics de force généralement mesurés pour des intervalles angulaires restreints compris entre 90° et 110° . Les travaux de Neptune et Herzog (1999) ainsi que ceux de Patterson et Moreno (1990) montrent que la phase propulsive est caractérisée par des valeurs de F_R et F_E positives alors que la phase de traction est associée à de plus faibles valeurs de F_R et des valeurs de F_E négatives.

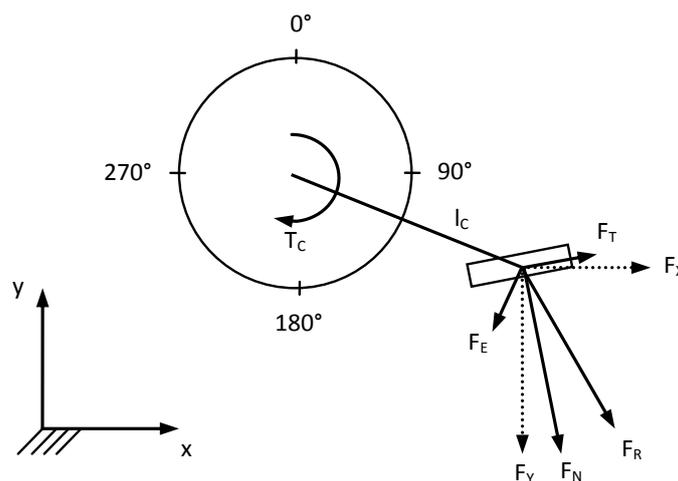


Figure 3 – Forces appliquées sur les pédales (d'après Coyle et al, 1991). F_R , force résultante ; F_E , force effective ; F_X et F_Y , force horizontales et verticales ; F_N , force normale ; F_T , force tangentielle ; L_C , longueur des manivelles ; T_C , moment de force ($F_R \times L_C$).

PLAN DE SYNCHRONISATION DE L'ACTIVITE DES MUSCLES DES MEMBRES INFÉRIEURS EN CYCLISME – Plusieurs travaux ont défini les principaux groupes musculaires impliqués dans la production de force au cours du mouvement de pédalage : les fléchisseurs de la hanche (*iliopsoas*, *gluteus minimus*, *tensor fasciae latae*), les extenseurs de la hanche (*gluteus maximus*), les fléchisseurs du genou (*biceps femoris*, *semimembranosus*, *semitendinosus*), les extenseurs du genou (*vastus lateralis*, *vastus medialis*, *rectus femoris*, *crural*), les fléchisseurs de la cheville (*tibialis anterior*) et les extenseurs de la cheville (*soleus*, *gastrocnemius lateralis*, *gastrocnemius medialis*) (Jorge et Hull, 1986 ; Raasch et al, 1999). En s'appuyant sur la structure anatomique et le rôle de chaque muscle, il est possible de regrouper les 12 principaux en 8 groupes présentés dans le Tableau 1.

Groupes musculaires	Structures anatomiques	Rôle(s)
<i>Rectus femoris</i>	Bi-articulaire	Extension du genou / Flexion de la hanche
<i>Biceps femoris</i>	Bi-articulaire	Flexion du genou / Extension de la hanche
<i>Semimembranosus</i> <i>Semitendinosus</i>	Bi-articulaire	Flexion et rotation interne du genou / Extension de la hanche
<i>Gastrocnemius lateralis</i> <i>Gastrocnemius medialis</i>	Bi-articulaire	Flexion plantaire / Flexion du genou
<i>Vastus lateralis</i> <i>Vastus medialis</i>	Mono-articulaire	Extension du genou
<i>Gluteus maximus</i>	Mono-articulaire	Faisceaux postérieurs : Extension et rotation externe de la hanche
<i>Gluteus minimus</i>		Faisceaux antérieurs : Flexion et rotation interne de la hanche
<i>Soleus</i>	Mono-articulaire	Flexion plantaire
<i>Tibialis anterior</i>	Mono-articulaire	Flexion dorsale

Tableau 1 – Description des 12 principaux muscles mis en jeu lors du mouvement cyclique de pédalage. Structure anatomique et rôles des groupes musculaires.

En cyclisme, l'activité des groupes musculaires va être fonction du secteur angulaire d'application de la force lors du cycle de pédalage. Si celui-ci varie, les zones de contraction et de relâchement des muscles sollicités seront alors modifiées (Faria, 1992). L'étude de Sarre et al (2005) montre également une relation entre de ces zones d'activation musculaire et la cadence de pédalage lorsque celle-ci augmente ou diminue indépendamment du secteur angulaire d'application de la force. Cependant, il est possible de distinguer des zones de contraction musculaire relativement exactes en se basant sur les travaux de Neptune et al (1997) (Figure 4). Ceux-ci observent à une cadence proche de la cadence libre (90 rev.min⁻¹), une contraction du *biceps femoris* entre 18° et 199°, du *gastrocnemius* entre 19° et 216°, du *gluteus maximus* entre 331° et 102°, du *rectus femoris* entre 251° et 77°, du *semimembranosus* entre 28° et 177°, du *soleus* entre 349° et 132°, du *tibialis anterior* entre 193° et 332° et du *vastus lateralis* entre 294° et 94°.

Ainsi, Van Ingen Schenau et al (1995) associent la production de force ou de puissance aux muscles mono-articulaires alors que les muscles bi-articulaires seraient plus spécifiquement chargés du contrôle de la direction de la force appliquée. Ces observations tendent cependant vers un paradoxe nommé « paradoxe de Lombard » (Lombard, 1903) soulignant une activation simultanée des muscles bi-articulaires agoniste (*rectus femoris*) et antagoniste (*biceps femoris*) (Andrews, 1987). En effet, le *rectus femoris* principal extenseur du genou est activé lors de la phase de remontée de la pédale alors que le mouvement exige une flexion du genou. A l'inverse, le *biceps femoris* qui est fléchisseur du genou est activé au cours de la phase de descente de la pédale lors de l'extension du genou. Selon Li (2004), ce paradoxe est résolu, lors de la phase de descente de la pédale, grâce à la contraction des muscles extenseurs du genou (principalement des *vastii*) dont le moment produit est suffisamment important pour compenser la contraction du *biceps femoris*.

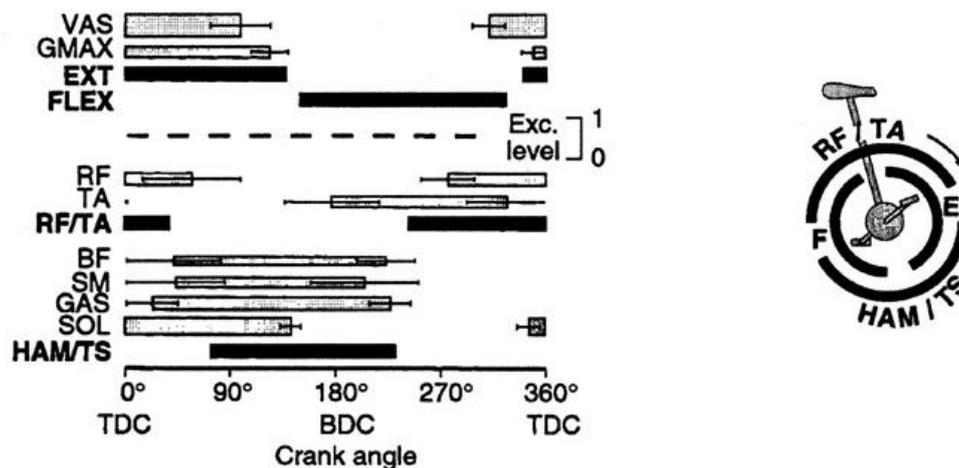


Figure 4 – Cinématique EMG en fonction du cycle de pédalage (d'après Neptune et al, 1997). VAS, *vastus medialis* ; GMAX, *gluteus maximus* ; RF, *rectus femoris* ; TA, *tibialis anterior* ; BF, *biceps femoris* ; SM, *semimembranosus* ; GAS, *gastrocnemius* ; SOL, *soleus* ; EXT, extension ; FLEX, flexion ; HAM, ischio-jambiers ; TS, fléchisseurs plantaires ; TDC, point mort haut ; BDC, point mort bas.

FACTEURS MECANQUES DETERMINANTS DE LA CADENCE DE PEDALAGE



La prédiction du choix de la cadence de pédalage a, dans un premier temps, été abordée à partir de l'étude des stratégies de modélisation ou d'optimisation mécanique (Redfield et Hull, 1986a, 1986b ; Hull et Gonzalez, 1988 ; Kautz et Hull, 1993). L'approche de Hull et de ses collaborateurs se base sur le fait que l'utilisation de marqueurs mécaniques permet une représentation relativement fiable des efforts musculaires des membres inférieurs (Redfield et Hull, 1986a, 1986b). Ces auteurs ont donc d'abord développé un modèle segmentaire composé de cinq segments liés, afin de simuler les profils des moments articulaires dans différentes conditions de pédalage (variation des cadences, des

puissances, longueur des manivelles). Les paramètres d'entrées de leur modèle incluent : l'échelle des forces appliquées sur les pédales, la mesure des positions des manivelles, les données cinématiques de l'extrémité inférieure du modèle segmentaire (prédites à partir de la position de la manivelle et des contraintes anthropométriques) et enfin les angles des pédales (dérivées à partir d'une fonction sinusoïdale). Afin de préciser la fonction musculaire, les moments articulaires étaient ensuite divisés en deux composantes : le moment quasi-statique qui était fonction des forces externes appliquées par le pied via les pédales et le moment cinématique lié aux accélérations des segments corporels. La somme de ces deux composantes du moment s'exprime sous la forme du moment articulaire total. Redfield et Hull (1986a) ont spécifiquement exploré la relation entre les moments articulaires et la cadence de pédalage. Ils ont alors simulé les moments articulaires pour trois cadences de pédalage (63, 80 et 100 rev.min⁻¹) pour une puissance de sortie de 200 W. Ils observent lors de l'augmentation de la cadence une augmentation du moment cinématique associé à une diminution du moment quasi-statique. Ils attribuent cette augmentation du moment cinématique à l'augmentation de l'accélération des segments corporels aux vitesses élevées, alors que selon eux, la diminution du moment quasi-statique est fonction de la relation inverse entre la force exercée sur les pédales et la cadence de pédalage à puissance constante. Grâce à ces paramètres, ces auteurs tracent une courbe parabolique dérivée du total des moments. À partir de ces résultats, Redfield et Hull (1986a) montrent que le moment articulaire total est élevé aux cadences relativement faibles (< 80 rev.min⁻¹) en raison de la contribution importante du moment quasi-statique. Au contraire, les valeurs élevées du moment total relevées sur les hautes cadences (> 120 rev.min⁻¹) sont attribuées au moment cinématique élevé. Ainsi, le moment articulaire total optimal, suggérant une minimisation de l'effort musculaire, est observé aux cadences intermédiaires (105 rev.min⁻¹ à 200 W). Redfield et Hull (1986a) concluent alors que leur modèle permet de prédire efficacement la cadence de pédalage optimale car leurs valeurs sont proches de celles observées dans la littérature (Marsh et Martin, 1993).

Une approche complémentaire se centre uniquement sur l'observation de la relation entre la force appliquée sur les manivelles et les moments articulaires en fonction de la cadence de pédalage (Marsh et al, 2000, Neptune et Hull, 1999, Patterson et Moreno, 1990, Redfield et Hull, 1986 ; Sanderson, 1991 ; Sanderson et al, 2000 ; Takaishi et al, 1998). Ces auteurs ont alors montré que les forces résultantes (F_R) et effectives (F_E) appliquées sur les manivelles et les moments articulaires évoluaient de façon inversement proportionnelle à la cadence de pédalage. Un optimum biomécanique a alors pu être observé en associant la réduction de ces variables mécaniques à une cadence de pédalage. Dans ces conditions, l'augmentation de la cadence de pédalage correspond à une réduction des force F_R et F_E (Hull et Jorge, 1985 ; Neptune et Herzog, 1999 ; Patterson et Moreno, 1990 ; Sanderson, 1991 ; Sanderson et al, 2000 ; Takaishi et al, 1998). Patterson et Moreno

(1990) montrent que les valeurs moyennes de F_R sont minimales à 90 et 100 rev.min^{-1} pour des puissances respectives de 100 W et 200 W. Dans cette étude, lorsque la cadence de pédalage varie de 60 à 120 rev.min^{-1} , les valeurs moyennes de F_R diminuent de 13 % pour une puissance d'exercice de 200 W chez des sujets non cyclistes. Pour une puissance d'exercice identique, Takaishi et al (1998) indique, chez des cyclistes entraînés, une diminution plus importante de la force appliquée sur les manivelles (-23 %) avec l'augmentation de la cadence de pédalage. La modification de la force appliquée sur les manivelles en fonction de la cadence de pédalage peut être interprétée à partir de la variation des termes de l'équation $P = F_R \times L_G \times C_p$ où P représente la puissance développée par le sujet, F_R la force résultante, L_G la longueur des manivelles et C_p la cadence de pédalage (Belluye et Cid, 2000). Pour une puissance de sortie constante, le paramètre L_G étant fixé par l'expérimentateur avant le test, la valeur de F_R diminue si la cadence augmente lors de l'exercice.

L'adaptation du patron locomoteur lors d'un mode de locomotion porté et de courte durée est principalement déterminée par les facteurs mécaniques tels que la force appliquée sur les pédales. Lorsque la durée de l'activité se prolonge, les travaux expérimentaux indiquent que ces indices mécaniques seuls n'expliquent pas l'adaptation du geste. Dans ce cadre, une approche énergétique est classiquement utilisée pour préciser les adaptations du patron locomoteur aux contraintes de l'activité.

B. NOTIONS DE RENDEMENT

Pour chaque mode de locomotion, l'efficacité du sujet peut être abordée à partir de la notion de rendement de l'activité. Celle-ci représente le rapport entre le travail mécanique produit et l'énergie métabolique consommée. Par sa définition, le rendement dépend de multiples facteurs aussi bien physiologiques que mécaniques. Leur identification peut être étudiée à partir de la représentation schématique de la transformation de l'énergie métabolique en énergie mécanique proposée par Van Ingen Schenau et Cavanagh (1990) (Figure 5). Le rendement apparaît comme étant lié à différents systèmes de transformation énergétique, son étude peut donc être envisagée aussi bien au niveau local, musculaire, qu'au niveau de l'organisme entier.

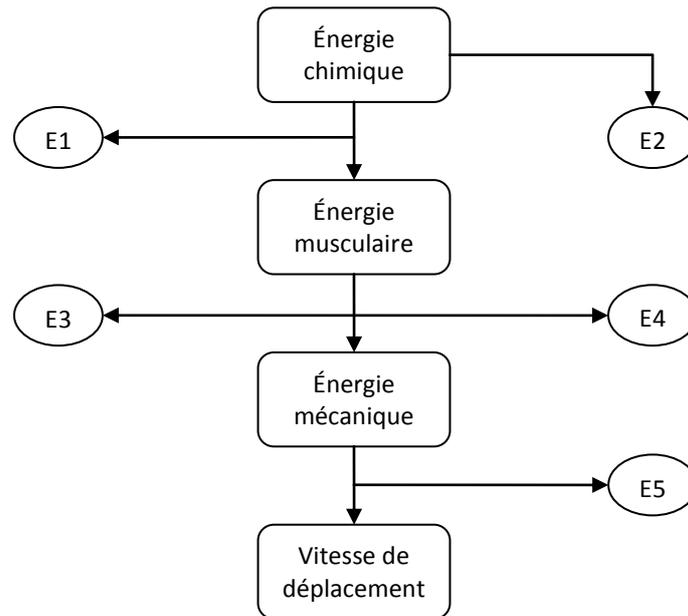


Figure 5 – Représentation schématique de la transformation de l'énergie métabolique en énergie mécanique nécessaire au déplacement (Van Ingen Schenau et Cavanagh, 1990). Les valeurs E1, E2, E3, E4 et E5 représentent des étapes de perte d'énergie dans ce processus de transformation : (E1), l'énergie est dissipée sous forme de chaleur ; (E2) l'énergie nécessaire au fonctionnement des organes qui ne sont pas directement sollicités dans le mouvement ; (E3), l'énergie musculaire dissipée sous forme de chaleur dans les processus de friction à l'intérieur de l'organisme ; (E4), l'énergie utilisée pour lutter contre la gravité et (E5), l'énergie dissipée dans les phénomènes de friction lors du déplacement.

B.1. LE RENDEMENT MUSCULAIRE

Le rendement musculaire représente le rapport entre le travail réalisé par un muscle pendant une certaine durée et l'énergie libre issue des réactions chimiques pendant cette même durée. Il résulte du rendement de deux étapes de transformation énergétique : d'une part, le rendement de la transformation de l'énergie chimique provenant des substrats énergétiques en molécule d'ATP (Adénosine Tri Phosphate), seule énergie utilisable par le muscle (environ 50%) et d'autre part, le rendement de la transformation de l'énergie libérée par l'hydrolyse de l'ATP en énergie mécanique nécessaire au glissement des filaments musculaires d'actine et de myosine (environ 60%). Ainsi, le rendement musculaire peut être estimé à environ 30%. Deux facteurs sont principalement responsables de la variation du rendement musculaire au cours de la locomotion. Le premier facteur est la vitesse de contraction musculaire qui dépend principalement de la typologie des fibres constituant le muscle. Le deuxième facteur de variation du rendement musculaire est la possibilité de réutiliser l'énergie préalablement stockée dans les structures élastiques du muscle (Alexander, 1991 ; Cavanagh et Kram, 1985a). Cependant, lors d'activité de locomotion, cette relation est plus complexe et dépend alors du recrutement des fibres musculaires (Beelen et Sargeant, 1993). C'est ainsi, que la proportion de fibres I ou de fibres II recrutées influence directement les vitesses de contraction des

fibres associées à un rendement optimal. De plus, le rendement musculaire lors de la locomotion peut être optimisé grâce à l'amélioration du cycle étirement-contraction. En effet, lors de la phase d'étirement, l'énergie mécanique est stockée dans les composantes élastiques du muscle, puis restituée lors de la phase de contraction (Alexander, 1991). La fibre musculaire n'étant pas un système parfait, elle va perdre une partie de son énergie lors de la phase de stockage et de restitution que la composante contractile devra compenser.

EFFICIENCE DE LA CONTRACTION MUSCULAIRE



INFLUENCE DE LA TYPOLOGIE MUSCULAIRE – Le rapport entre le travail mécanique fourni par le muscle et l'énergie libre provenant de l'hydrolyse de l'ATP détermine l'efficacité de la contraction musculaire (Whipp et Wasserman, 1969).

$$E_c = \frac{\text{Travail mécanique (calories)}}{\text{Énergie libre issue de l'hydrolyse de l'ATP}} \times 100$$

La quantité d'énergie libre provenant de l'hydrolyse d'une molécule d'ATP, est supposée constante dans les conditions de pH et de température stable. La quantité d'ATP utile est alors directement liée aux caractéristiques du muscle lorsque celui-ci doit soutenir un travail constant, modifiant ainsi l'efficacité musculaire. Parmi les facteurs déterminant l'efficacité musculaire, le plus classiquement évoqué est la typologie des fibres musculaires (Davies, 1963 ; Whipp et Wasserman, 1969 ; Willis et Jackman, 1994). En effet deux grandes catégories de type de fibres musculaires se distinguent dans le muscle squelettique : les fibres musculaires lentes (Type I, Slow Twitch) ou rapides (Type II, Fast Twitch). Ces fibres ont été classées en fonction de leur vitesse maximale de contraction (Close, 1964 ; Fitts et al, 1989), dépendantes de la fixation des têtes de myosine sur l'actine. Ainsi plus la tête de myosine se détache rapidement de son site de fixation sur le filament d'actine, plus la fibre sera caractérisée comme rapide. Cette dernière action est directement dépendante de la nature de l'enzyme portée par les chaînes lourdes de myosine, nommée ATP_{ase}. La vitesse d'action de cette enzyme est alors directement responsable de la catégorisation des fibres musculaires.

Une étude de Coyle et al (1992) a tenté de mettre en relation le type de fibres recrutées avec l'efficacité globale de l'activité. Ceux-ci, ont alors observé une corrélation positive entre le niveau d'efficacité globale lors d'un exercice d'extension de la jambe et le pourcentage de fibres I du muscle *vastus lateralis* chez des sujets de différents niveaux entraînés en cyclisme. Ainsi, pour un sujet dont la proportion de fibres I du muscle *vastus lateralis* est égale à 32%, ces auteurs observent un rendement global de 18,3 % alors que celui-ci atteint 22,6 % pour un sujet dont cette proportion est

de 76 %. Ce résultat tend à montrer que la quantité d'énergie nécessaire à la réalisation d'un exercice musculaire d'intensité constante est déterminée par la typologie des fibres composant le muscle. Des études antérieures portant sur le muscle « in vitro » chez l'animal (Willis et Jackman, 1994) appuient ces observations mesurées « in vivo ». En effet, Gibbs et Gibson (1972) et Wendt et Gibbs (1973) montrent que la quantité d'énergie nécessaire au maintien d'une tension est directement liée à la typologie des fibres musculaires sollicitées. Ainsi, l'utilisation d'études comparatives entre des muscles dont la proportion en fibres lentes est importante (*soleus*) et des muscles où celle-ci est faible (muscle *extensor digitorum longus*, EDL, composé à 99% de fibres rapides) ont pu mettre en évidence une augmentation de la demande en énergie avec le pourcentage de fibres rapides (Gibbs et Gibson, 1972 ; Wendt et Gibbs, 1973 ; Crow et Kushmerick, 1982). La principale explication évoquée, pour tenter d'expliquer cette observation, s'appuie sur une éventuelle diminution de l'efficacité du couplage « énergie chimique – énergie mécanique » des fibres II due à la composition même de ces fibres (quantité plus importante de structures protéiques), et sur les différentes qualités contractiles de ces fibres (Crow et Kushmerick, 1982). En effet, un grand nombre d'arguments sont en faveur d'une relation étroite entre le surcoût énergétique des fibres II et leurs qualités contractiles spécifiques principalement dues à la vitesse d'action de l'enzyme ATP_{ase}. L'un d'eux, s'appuie sur l'observation d'un plus grand nombre de phases d'attachement-relâchement (*i.e.* « turnover ») de l'actomyosine pour les fibres de type II, pouvant être jusqu'à trois fois supérieur à celui des fibres de type I (Barany et al, 1967). Ce turnover rapide de l'actomyosine responsable de la vitesse de contraction des fibres consomme cependant une plus grande quantité d'ATP afin de fournir une tension constante. De plus, cette première cause de l'augmentation de la quantité d'ATP est amplifiée par l'activité des pompes calciques. En effet, la régulation du Ca²⁺ dans le processus attachement-relâchement augmente simultanément avec l'augmentation du turnover de l'actomyosine, nécessitant une quantité d'ATP plus importante. Des résultats montrent, par exemple, que comparativement aux fibres I, l'activité de la pompe calcique peut être 5 à 10 fois supérieure au sein des fibres II (Gibbs et Gibson, 1972 ; Wendt et Gibbs, 1973). Ainsi, au travers de ces deux mécanismes, il apparaît que la quantité d'ATP nécessaire à la contraction (et au relâchement) du muscle est directement dépendante du type de fibres recrutées.

L'efficacité musculaire est directement dépendante du type de fibres recrutées. Plus le nombre de fibres rapides recrutées est élevé moins l'efficacité musculaire est importante. De la même façon, l'efficacité musculaire augmente lorsque la proportion des fibres musculaires sollicitées est majoritairement de type lente. Par ailleurs, aussi bien au niveau musculaire qu'au niveau plus global du mouvement, l'optimisation du rendement musculaire dépend également, des caractéristiques mécaniques du muscle et notamment de son comportement élastique.

INFLUENCE DES CARACTERISTIQUES MECANIQUES DU MUSCLE – Le muscle squelettique a été modélisé mécaniquement afin de mieux comprendre son comportement. Il a d’abord été assimilé à un simple ressort (Weber, 1846) puis ensuite associé en parallèle à un élément visqueux (AV Hill, 1922). Une modélisation plus complète du muscle a ensuite été élaborée grâce aux travaux d’AV Hill (1938) dans laquelle cet auteur distingue la partie tendineuse du muscle de la partie musculaire. Ce modèle considéré comme la base théorique sur laquelle s’appuient de nombreux travaux et expérimentations, peut être considéré comme un système formé de deux composantes : un ressort non amorti appelé composante élastique série (CES) et une composante contractile représentant le processus générateur de force et correspondant physiologiquement aux ponts actine-myosine (CC). Cependant, ce modèle a très vite été amélioré en ajoutant la composante élastique parallèle (CEP) responsable des tensions relevées lorsque le muscle est étiré et au repos. Cette dernière est localisée au niveau du tissu conjonctif et du sarcolemme mais correspond également à l’interaction résiduelle entre les protéines contractiles décrite par DK Hill (1968) sur le muscle inactivé et à la titine assurant la connexion entre filaments épais et stries Z (Horowitz, 1992). Plus récemment, des travaux ont permis de distinguer deux sous-composantes à la CES (Figure 6) : une composante active représentant les ponts d’union des myofibrilles et une composante passive résidant principalement dans les structures tendineuses (Huxley et Simmons, 1971 ; Chapman, 1982 ; Shorten, 1987).

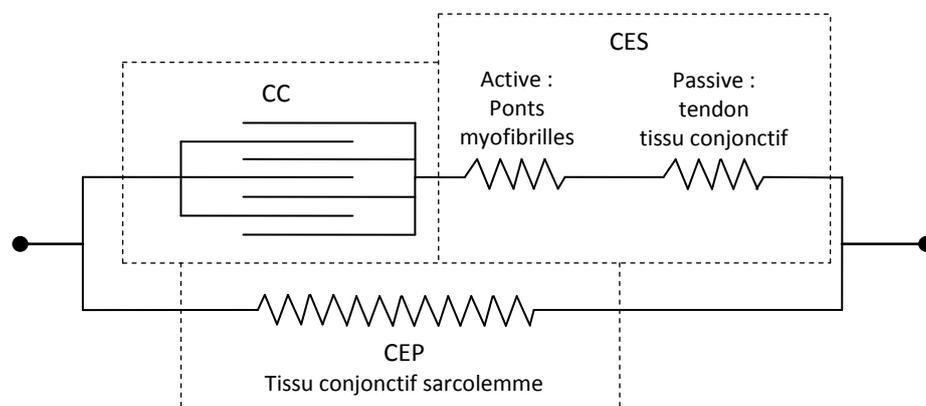


Figure 6 – Modèle à trois composantes fractionnant la composante élastique série en deux parties (d’après Huxley et Simmons, 1971 ; Shorten, 1987)

Le deuxième facteur influençant de façon déterminante le rendement musculaire est la possibilité de réutiliser l’énergie stockée dans la composante élastique du muscle (Cavanagh et Kram, 1985a, 1985b ; Asmussen et Bonde Petersen, 1974 ; Goubel, 1992 ; Komi, 1993 ; Thys, 1987). Ce phénomène, limité aux activités de marche et course à pied, est lié à l’optimisation du cycle « étirement-raccourcissement » (stretch-shortening cycle). En effet, dans les activités de locomotion

de type cyclique, la contraction musculaire comprend tout d'abord une phase excentrique au cours de laquelle de l'énergie mécanique est emmagasinée dans les composantes élastiques des complexes muscles-tendons, suivie très rapidement d'une phase concentrique pendant laquelle cette énergie est restituée. On observe donc un travail négatif (contraction excentrique) lorsque le pied entre en contact avec le sol, immédiatement suivi d'un travail positif (contraction concentrique) pour accélérer le corps. A partir de ces observations, Cavagna (1977, 1978) propose un schéma explicatif des modifications de l'énergie mécanique lors de la course. Selon ce schéma, pour que l'énergie soit stockée et réutilisée, il faut que le muscle soit sollicité lors d'une contraction excentrique préalable, ce mécanisme a lieu dans les structures élastiques du muscle et des tendons. Ainsi, en course à pied, Asmussen et Bonde-Petersen (1974) montrent que 35 à 53% de l'énergie absorbée lors de la phase excentrique est réutilisée lors de la phase concentrique. Cependant, malgré une relative facilité pour mesurer le rendement mécanique lors du travail concentrique, il est très difficile de mesurer la part d'énergie restituée lors de la phase concentrique par les structures élastiques du muscle dans les conditions réelles de l'activité alternant des phases excentriques et concentriques (Cavanagh et Kram, 1989 ; Williams et Cavanagh, 1983).

La quantification du rendement musculaire dans les activités de locomotion est actuellement limitée par le caractère invasif des méthodes de mesure et l'impossibilité de mesurer certains indices tels que l'activité d'un muscle isolé ou encore d'un groupe de muscles. L'utilisation de l'électromyographie de surface permet pour une part, d'estimer le rendement musculaire des muscles moteurs supérieurs lors des différents modes de locomotion.

ANALYSE DU RENDEMENT MUSCULAIRE PAR ELECTROMYOGRAPHIE (EMG).



L'utilisation de l'électromyographie (EMG), comme technique d'exploration fonctionnelle consistant à enregistrer les variations de potentiels membranaires affectant les muscles lors d'une contraction volontaire ou réflexe (Bouisset-Maton, 1972), permet d'approcher la notion de rendement musculaire et plus particulièrement de « rendement neuromusculaire ». On distingue deux formes d'observation de l'activité électrique musculaire caractérisée par des signaux différents par leur aspect et/ou leur méthode de traitement mises en jeu :

- L'enregistrement réalisé à l'aide d'électrodes aiguilles mono ou bipolaires, lors d'une faible contraction détecte l'activité d'une région très localisée du volume musculaire, réduit à quelques unités motrices dans certains cas. Cet enregistrement présente l'avantage d'éviter le problème d'interface entre la source et le point de mesure. Le signal obtenu est alors caractérisé par la présence de potentiels d'unités motrices souvent séparables. L'analyse du signal consiste à isoler et

reconnaître les potentiels d'unités motrices des différents trains, soit visuellement soit par un traitement automatique basé sur des méthodes de reconnaissance de forme. Cet enregistrement permet l'accès direct ou indirect aux caractéristiques propres des unités motrices mises en jeu :

- Morphologies des potentiels émis (durée, amplitude, nombre de phases, temps de montée...)
- Distribution temporelle des instants d'apparition (calculés à partir des intervalles séparant les potentiels successifs reconnus comme appartenant à la même unité motrice ou fréquence de décharge).

- La vision globale de l'EMG est obtenue avec des électrodes de surface, reflétant l'activité globale de muscle rendant impossible la distinction de formes élémentaires. Le signal est qualifié d'interférentiel et est généralement paramétré à l'aide de quantités statistiques relatives à des moyennes temporelles ou spectrales. Cette méthode présente l'avantage d'être non invasive. Les mesures peuvent être monopolaires, une des électrodes étant reliée à la masse, mais le plus souvent elles sont effectuées en mode bipolaire avec une amplification différentielle, le sujet étant relié par une troisième électrode, dite de référence. Plusieurs traitements peuvent ensuite être appliqués au signal EMG.

ANALYSE TEMPORELLE – Il s'agit alors d'une datation et d'une quantification du niveau d'excitation du muscle. Le signal est quantifié par sa valeur efficace (RMS) ou intégré (EMGi). La grandeur RMS représente la racine carrée de la puissance moyenne du signal EMG sur un intervalle de temps donné et s'exprime sous la forme mathématique suivante :

$$RMS = \sqrt{\frac{1}{T} \int EMG^2(t) dt}$$

L'EMGi représente alors une mesure du niveau d'excitation du muscle. Cependant, lors de la locomotion ou plus simplement lors de tous types d'activités dynamiques, l'utilisation de l'EMG global est encore confidentielle. Ceci s'explique par l'absence de stationnarité du signal en condition dynamique rendant délicat son interprétation (Duchêne et Goubel, 1990). Cependant l'EMGi reste un excellent indice du niveau d'activation musculaire en particulier lors de l'apparition d'un état de fatigue. Il permet ainsi de rendre compte des altérations du fonctionnement du système neuromusculaire liées à la fatigue (Hauswirth et al, 2000 ; Sarre et al, 2005). Son utilisation présente également un intérêt majeur permettant de compléter les analyses cinématiques, grâce à la détection des plans de coopération musculaires susceptibles de varier lors d'activités prolongées ou de modifications volontaires du geste.

ANALYSE FREQUENTIELLE – La seconde analyse est une description fréquentielle du signal pouvant s'exprimer par la fréquence moyenne (MPF) et la fréquence médiane (MF). La fréquence moyenne est le centre de gravité du spectre alors que la fréquence médiane partage le spectre en deux parties d'énergie égale. Les modifications spectrales peuvent être le reflet du niveau d'activation musculaire, de la vitesse de conduction des potentiels d'action (VCPA) ou encore du recrutement et de la synchronisation des unités motrices.

Grâce à l'analyse des fluctuations du spectre EMG, certains travaux montrent que la MPF est susceptible d'augmenter simultanément avec le niveau d'activation, témoignant d'une mise en jeu supplémentaire d'unités motrices de fibres de type II (Borrani et al, 2001). En se basant sur des études montrant que la VCPA est supérieure dans les unités motrices rapides, les modifications spectrales liées la VCPA ont alors été envisagées comme témoins du type d'unités motrices recrutées (Komi et Tesch, 1979). Certaines études ont également observé une diminution de la VCPA lors d'une contraction soutenue, attribuée aux variations de la concentration en ions lactates et au pH musculaire (Brody et al, 1991 ; Roy et al, 1990) ainsi qu'à l'augmentation du potassium extracellulaire (Bigland-Ritchie et al, 1979).

Les travaux de Wakeling et al (2001) suggèrent également que l'augmentation des paramètres spectraux du signal EMG correspondrait à une augmentation du recrutement des unités motrices de type II au cours d'un exercice prolongé. Ces auteurs s'appuient sur l'augmentation de la puissance du signal EMG dans les hautes fréquences et sa diminution dans les basses fréquences. Selon Hagg (1992) l'augmentation de la MPF lors de l'exercice serait due au recrutement d'unités motrices non fatiguées ainsi qu'au recrutement d'unités motrices dont les fibres ont un plus gros diamètre.

Néanmoins, l'observation des paramètres spectraux du signal EMG doit être réalisée avec précaution. En effet, d'une part Bigland-Ritchie et al (1981) ont montré que le VCPA augmentait avec la température musculaire et d'autre part, certains auteurs ont mis en évidence une relation entre la MPF et la position des électrodes (Bonato et al, 2001) et la longueur musculaire (Maclsaac et al, 2001). A ceci, s'ajoute le principe de stationnarité du signal (*i.e.* exprimant les qualités d'être centré et co-aléatoire) qui n'est pas vérifié d'un point de vue aléatoire car le signal de surface évolue au cours du temps.

Lors d'activités de locomotion, le rendement musculaire peut être abordé à partir de la mesure de l'activité électromyographique du muscle. A l'échelon global de l'organisme, une seconde approche non exclusive s'intéresse également au rendement global à partir d'indices métaboliques et cinématiques.

B.2. LE RENDEMENT GLOBAL

L'étude du rendement à l'échelon global de l'organisme repose sur deux approches théoriques différentes. La première approche se base sur le calcul du rendement mécanique (équation 1) qui représente le ratio entre l'énergie mécanique produite et l'énergie métabolique consommée (Kaneko, 1990).

$$\text{Rendement mécanique (\%)} = \frac{\text{Énergie mécanique (Joules)}}{\text{Énergie métabolique (Joules)}} \times 100$$

La mesure de ce rendement comporte à l'heure actuelle de nombreuses incertitudes, liées notamment à la quantification du travail mécanique réalisé. Différents types de modélisation sont proposés dans la littérature afin de calculer ce travail mécanique. Ces modèles sont classiquement regroupés en deux catégories.

La première est basée sur les mesures des variations des composantes énergétiques liées au déplacement du centre de masse du sujet (Fenn, 1930 ; Fukunaga et al, 1980 ; Belli et al, 1993 ; Cavagna et Kaneko, 1977). Grâce à l'utilisation de plate-forme de force seule ou accompagnée d'analyse cinématique, l'énergie mécanique est alors calculée à partir de l'équation suivante :

$$W_{ext} = \Delta (mgh + \frac{1}{2} mv^2)$$

Où (m) représente la masse du sujet en kg, (g) la gravité, (h) la position verticale du centre de masse en cm et (v) la vitesse linéaire du centre de masse en $m.s^{-1}$.

Cependant, cette méthode ne prend pas en compte le travail interne sous-estimant le travail mécanique réel (Williams et Cavanagh, 1983).

La seconde méthode considère la mesure des variations d'énergie de chaque segment selon une hypothèse de transfert d'énergie entre les segments (Pierrynowsky et al, 1980 ; Williams et Cavanagh, 1983 ; Winter, 1979). Le calcul est donc réalisé en partant de deux postulats : soit il existe un transfert complet d'énergie entre les segments, soit il n'existe aucun transfert entre les segments. L'énergie mécanique est alors calculée selon cette équation :

$$W = \sum |\Delta E_i|$$

$$E_i = \sum \Delta \left(m_i \cdot g_i \cdot h_i + \frac{1}{2} m_i \cdot v_i^2 + \frac{1}{2} I_i \cdot \omega_i^2 \right)$$

Où (m) représente la masse du segment en kg, (g) la gravité, (h) la position verticale du centre de masse du segment en cm et (v) la vitesse linéaire du centre de masse du segment en $m.s^{-1}$, (ω) la vitesse angulaire du segment et (I_i) le moment d'inertie de chaque segment.

Cependant, les résultats obtenus par ces deux méthodes de modélisations présentent des différences importantes (supérieures à 10%) qui limitent l'utilisation du rendement mécanique pour appréhender les variations d'efficacité du mouvement (Belli et al, 1993 ; Martin et al, 1993). Dans ce cadre, l'effet des variations d'efficacité du système sur la performance dans les activités de locomotion est généralement évalué par des indices plus macroscopiques. Cette deuxième approche théorique envisage soit le calcul du rendement global, défini comme le ratio entre le travail utile produit et l'énergie métabolique dépensée (équation 2) (Gaesser and Brooks, 1975), soit le calcul du coût énergétique, représentant le ratio entre l'énergie métabolique dépensée et la vitesse de déplacement (équation 3, Di Prampero, 1986).

$$\text{Rendement global (\%)} = \frac{\text{Travail utile (Joule)}}{\text{Énergie métabolique (Joules)}} \times 100$$

$$\text{Coût énergétique (mlO}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}) = \frac{\text{Énergie métabolique (mlO}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1})}{\text{Vitesse de déplacement (m} \cdot \text{min}^{-1})} \times 100$$

Selon l'indice utilisé, l'optimisation de l'efficacité globale du sujet se traduit soit par une augmentation du rendement global, soit par une diminution du coût énergétique. L'utilisation de l'un ou l'autre de ces indices dépend essentiellement de la façon dont est quantifié le travail utile produit. Dans la plupart des activités de locomotion, le travail utile est estimé par la vitesse de déplacement du sujet, et le coût énergétique est utilisé comme indice représentatif de l'efficacité globale du sujet. Par contre, en cyclisme, l'évaluation de l'efficacité de la locomotion est classiquement réalisée en laboratoire sur ergocycle, et le travail utile est quantifié à partir de la puissance développée par le sujet en sortie d'ergocycle. Ainsi, le rendement global est le paramètre privilégié lors des épreuves de cyclisme réalisées en laboratoire.

B.3. MODIFICATIONS DES RENDEMENTS ENERGETIQUE ET NEUROMUSCULAIRE LORS D'EXERCICES NON FATIGANTS.

LOCOMOTION NON PORTEE DE TYPE MARCHE OU COURSE A PIED.



De nombreux facteurs sont susceptibles de modifier le rendement lors de la marche et de la course. Dans une revue de questions, Morgan et al (1989) distinguent deux catégories de facteurs : d'une part, les facteurs physiologiques et environnementaux et d'autre part, les facteurs biomécaniques. Dans la première catégorie, ces auteurs intègrent la variabilité intra-individuelle, le sexe, l'âge, le lieu d'exercice (tapis roulant ou conditions extérieures), la température (ambiante et interne), l'entraînement ou encore la fatigue. La seconde catégorie comprend le poids du corps, le poids et la distribution des segments, la morphologie du sujet, la vitesse et la fréquence de course. Il est également possible de compléter ces facteurs développés par l'influence des facteurs psychologiques sur le coût énergétique (Messier et al, 1986). L'identification et le contrôle de ces facteurs sont alors un pré-requis méthodologique nécessaire à chaque étude mesurant les variations de rendement lors d'un exercice de locomotion.

VARIABILITE INTRA-INDIVIDUELLE – Daniels et al (1984) ont mesuré le coût énergétique de dix sujets entraînés lors de 15 tests de course sur tapis roulant à une vitesse de $4,46 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ pendant 7 mois. Leurs résultats montrent, lorsque les facteurs d'apprentissage, les chaussures et les protocoles sont contrôlés, une variabilité du coût énergétique supérieure à 11 %. De même, une variabilité du coût énergétique (coefficient de variation : 4.65 %) a également été observée au cours d'une semaine composée de quatre journées de tests sous-maximaux sur tapis roulant ($75 \% \dot{V}O_2\text{max}$) chez des athlètes entraînés spécialistes de demi-fond (Brisswalter et al, 1994). Selon Morgan et al (1987), il est cependant possible de tendre vers une variabilité intra-individuelle nulle en contrôlant le niveau d'expérience de course sur tapis roulant du sujet, ses chaussures, le moment de la journée et son niveau d'entraînement.

SEXE – Certains travaux portant sur le coût énergétique en course à pied ont montré que celui-ci pouvait dépendre du sexe du sujet (Bransford et Howley, 1977). Ceux-ci ont montré que des sujets masculins entraînés et non entraînés présentaient des valeurs de coût énergétique relatif au poids de corps plus faibles que des sujets féminins entraînés et non entraînés. Les hypothèses émises pour comprendre ces différences suggèrent qu'elles seraient dues aux déplacements verticaux du corps ainsi qu'au niveau et à l'intensité de l'entraînement (Bransford et Howley, 1977 ; Howley et Glover, 1974). Cependant, Bhambhani et Singh (1985) ne reportent aucune variation verticale de la hauteur

de hanche par foulée ou par kilomètre lorsqu'ils comparent des hommes et des femmes aux coûts énergétiques différents. Ces auteurs spéculent alors, que les plus hautes fréquences de foulée et la plus grande dette en O_2 observées chez les sujets féminins pourraient être responsables d'une augmentation du coût énergétique.

ÂGE – Des études croisées ont démontré que de jeunes enfants étaient plus économiques énergétiquement que des adolescents ou des adultes (Astrand, 1952 ; Krahenbuhl et al, 1985 ; MacDougall et al, 1983). De même, les travaux portant sur la personne âgée indiquent une élévation du coût énergétique associée à l'augmentation de l'âge. Ceci pourrait être dû à une diminution de la souplesse de la hanche, une réduction de la relaxation des muscles antagonistes, une augmentation de la masse corporelle et un accroissement des demandes cardiaques et respiratoires (Larish et al, 1987 ; Sidney et Shephard, 1977). Une seconde hypothèse est également évoquée et attribue cette augmentation du coût énergétique à l'adoption d'une plus faible longueur de foulée, dans le but de moins solliciter le système musculo-squelettique.

TEMPERATURES INTERNE ET AMBIANTE – Parmi les travaux rapportant les effets d'une élévation de la température interne sur la $\dot{V}O_2$, l'étude de Saltin et Stenberg (1964) montre une augmentation de 5 % de la $\dot{V}O_2$ lors d'un exercice de 3h en condition normale. De plus, les travaux portant sur l'effet des conditions thermiques ambiantes sur la $\dot{V}O_2$ montrent également une augmentation de la $\dot{V}O_2$ lors d'une course à pied à 70 % de $\dot{V}O_{2max}$ lorsque la température augmente ou diminue (MacDougall et al, 1974). Selon ces auteurs, l'augmentation de la $\dot{V}O_2$ serait due à l'augmentation de la demande en énergie nécessaire à la circulation sanguine périphérique, à l'augmentation de l'activité des glandes sudoripares, à l'hyperventilation ou encore à la diminution de l'efficacité du métabolisme énergétique.

ENTRAÎNEMENT – De nombreux travaux ont suggéré que l'économie de course pourrait être influencée par le niveau d'entraînement. Cependant, cette relation doit être nuancée. En effet, certaines études ont montré un effet positif de programmes d'entraînement en course à pied de courte et longue distance sur l'économie de course (Daniels et al, 1978a, Daniels et Oldridge, 1971 ; Patton et Vogel, 1977) tandis que d'autres n'ont montré aucun effet (Daniels et al, 1978b, Petray et Krahenbuhl, 1985 ; Wilcox et Bulbulian, 1984). Il a également été montré que l'utilisation d'exercices intermittent ou de haute intensité modifiaient favorablement l'économie de course (Conley et al, 1981, 1984 ; Sjodin et al, 1982). Les améliorations suite à ces types d'entraînements ont alors été attribuées aux altérations du style de course et des capacités oxydatives intracellulaires.

CARACTERISTIQUES ANTHROPOMETRIQUES – POIDS DU CORPS ET DISTRIBUTION AU NIVEAU DES SEGMENTS – Les résultats des travaux de Williams et Cavanagh (1987), confirmés par l'étude de Williams et al (1987) portant sur des athlètes féminines, ont montré l'existence d'une relation négative entre la $\dot{V}O_2$ et le poids du corps de l'athlète. Cependant, il apparaît que la répartition des masses corporelles modifie le coût énergétique. Ainsi, Cavanagh et Kram (1985) ont enregistré un coût énergétique plus important lorsque les membres inférieurs étaient plus lourds. Myers et Steudel (1985) évoquent l'hypothèse que le coureur dont les extrémités seraient moins volumineuses, plus particulièrement au niveau des jambes, réaliserait un travail plus faible en actionnant ses segments pendant la course, en comparaison avec un coureur dont une grande partie de la masse serait répartie sur les extrémités.

La morphologie du sujet a également été suggérée comme facteur responsable de modifications du rendement. Cependant, très peu d'études se sont intéressées à ce paramètre et une grande dispersion apparaît dans les résultats. Alors que Williams et Cavanagh (1987) indiquent une corrélation négative entre la longueur de jambe et le coût énergétique mesuré sur une population de marathonien, Bourdin et al (1993) ne relèvent aucune corrélation significative entre la taille d'une population de basketteurs et le coût énergétique. Cette absence de résultat se confirme également au travers de l'étude de Pate et al (1992).

FREQUENCE DE FOULEE – Plusieurs facteurs participent à l'altération de la locomotion et à travers celle-ci la notion de rendement. L'étude de Hogberg (1952) fut l'une des premières études à avoir envisagé de modifier volontairement les contraintes mécaniques liées à la locomotion afin d'observer leurs effets sur le rendement énergétique dont la consommation d'oxygène en est le reflet. Lors de cette étude, cet auteur a montré que chez des spécialistes de course à pied, une augmentation de la foulée de 13,3% par rapport à la foulée librement choisie du sujet induisait une élévation de la valeur de $\dot{V}O_2$ de 11,9% et qu'une diminution de 12 % coïncidait avec une variation positive de 6% de la $\dot{V}O_2$. Cette première observation a alors servi de point de départ à de nombreuses études visant à comprendre les raisons sous-tendant cette variation de la $\dot{V}O_2$ lorsque la foulée est volontairement modifiée (Cavanagh et Williams, 1982, Ralston, 1958 ; Margaria, 1976 ; Zarrugh et al, 1974, Browning et Kram, 2005). La très grande majorité de ces études a alors constaté les mêmes résultats quelque soit la population observée (Browning et Kram, 2005) ou le type d'exercice proposé (*i.e.* marche ou course à pied). Ainsi, Cavanagh et Williams (1982) ont mesuré sur une population de coureurs occasionnels les effets d'une variation de la longueur de foulée sur la $\dot{V}O_2$. Ils ont pu observer, pour une réduction et une augmentation de 20 % de la longueur de foulée par rapport à la foulée librement choisie, une augmentation moyenne de la $\dot{V}O_2$ de 2,6 et 3,4 ml.kg⁻¹.min⁻¹ respectivement. De même, Holt et al (1991) lors d'une épreuve de marche ont imposé une variation de la fréquence

de pas par rapport à la fréquence libre allant jusqu'à $\pm 15 \text{ cycle} \cdot \text{min}^{-1}$ par incrément aléatoire de 5. Leurs résultats montrent une forte corrélation entre l'écart à la fréquence libre et l'élévation de la consommation d' O_2 . La principale raison invoquée afin d'expliquer dans un premier temps la relation étroite entre le choix d'une fréquence libre et une $\dot{V}\text{O}_2$ minimale et, dans un second temps l'élévation de $\dot{V}\text{O}_2$ lorsque l'individu s'éloigne de sa fréquence libre fut proposée par Holt et al (1990). Cette hypothèse basée sur la comparaison entre l'individu en mouvement et un mécanisme oscillatoire simple ou complexe a été développée dans la partie précédente (cf. «*Chapitre II.A.2, p14*»). Cependant, si ce modèle permet d'apporter des éléments de réponse au choix de la fréquence libre lors de la marche où de la course à pied, son approche trop globale ne permet pas d'expliquer les augmentations de la $\dot{V}\text{O}_2$ lorsque l'individu s'écarte de sa fréquence libre. Une approche plus locale basée sur le recrutement musculaire a alors été envisagée (Kaneko et al, 1987, 1990). Selon ces auteurs, la modification du recrutement musculaire liée à un raccourcissement ou un allongement de la longueur de pas lors des situations de sur-fréquence ou de sous-fréquence conduirait à une augmentation du travail interne et/ou externe induisant une élévation systématique de la $\dot{V}\text{O}_2$. Cependant le nombre très réduit d'études partant de cette hypothèse ne permet pas de conclure.

LOCOMOTION PORTEE DE TYPE CYCLISME



Les raisons expliquant les variations de rendement énergétique lors d'une altération des activités de locomotion telles que la marche ou la course à pied semblent bien connues. Toutefois, lorsque le mode de locomotion change et plus particulièrement lors d'un mode de locomotion tel que le cyclisme, la seule étude du rendement énergétique ne permet pas d'expliquer les adaptations locomotrices du sujet liées aux contraintes de l'activité. Ainsi, dans la littérature, la notion de rendement neuromusculaire est ajoutée à celles de rendement énergétique et de rendement mécanique.

RENDEMENT ENERGETIQUE – Les hypothèses explicatives évoquées précédemment ne permettent pas d'apporter des réponses satisfaisantes aux variations de rendement liées à l'altération mécanique du geste cyclique. Plusieurs facteurs susceptibles de modifier le rendement ont été développés dans la littérature. Ceux-ci sont généralement directement ou indirectement liés à une modification de la cadence de pédalage connue comme étant le principal facteur responsable de la modification du rendement énergétique en cyclisme. L'organisation locomotrice du sujet lors d'une activité de cyclisme ne semble pas répondre à la nécessité de diminuer la $\dot{V}\text{O}_2$. La grande majorité des études portant sur la relation entre la dépense d'énergie et les modifications volontaires de la cadence de

pédalage montrent au contraire une différence systématique entre la cadence de pédalage libre et la cadence pour laquelle l'individu consomme le moins d'énergie (Marsh et Martin, 1993). Marsh et Martin (1993) observent, par exemple, que des cyclistes entraînés et des non cyclistes adoptent des cadences librement choisies (CLC) respectives de $85,2 \text{ rev.min}^{-1}$ et de $91,6 \text{ rev.min}^{-1}$ alors que les cadences correspondant à la moindre $\dot{V}O_2$ (*i.e.* cadence énergétiquement optimale, CEO) sont de $56,1 \text{ rev.min}^{-1}$ et $62,9 \text{ rev.min}^{-1}$ respectivement. Ainsi de nombreux travaux ont tenté d'appréhender les variations de rendement en fonction des variations de cadence. La première hypothèse développée dans la littérature attribue les variations de rendement énergétique à l'efficacité énergétique des fibres musculaires sollicitées aux différentes cadences de pédalage. L'efficacité énergétique des fibres musculaires étant directement liée à leur typologie (cf. « Efficacité de la contraction musculaire »), la sollicitation plus ou moins dominante d'un type de fibre induit des modifications du rendement global. En cyclisme, les travaux de Sargeant et collaborateurs (1993, 1994, 1995 1996) ont permis d'associer des cadences de pédalage à une utilisation prioritaire des fibres de types I ou II. Ainsi, ces auteurs ont, dans un premier temps, mesuré les vitesses de contraction optimales pour lesquelles l'efficacité énergétique était la plus élevée en fonction de la typologie de chaque fibre (Beelen et Sargeant, 1993). Puis, dans un second temps, ceux-ci ont associé la vitesse de contraction énergétiquement optimale de chaque fibre à la vitesse du geste de pédalage des membres inférieurs. Ces études ont alors permis de distinguer deux vitesses de contraction directement liées à la typologie musculaire permettant de fournir une puissance maximale. Ainsi, ils ont observé que la vitesse de contraction optimale des fibres de type I se situait autour de 60 rev.min^{-1} alors que celle de fibres II était proche de 120 rev.min^{-1} (Figure 7). L'utilisation de cadences intermédiaires en cyclisme ($\approx 90 \text{ rev.min}^{-1}$) serait donc un compromis entre une utilisation prioritaire des fibres de type I ou des fibres de type II, directement lié à la typologie mixte des muscles propulseurs lors du cyclisme. Ceci a pour conséquence une utilisation majoritaire de fibres de type I pour lesquelles le rendement énergétique est élevé lorsque la cadence de pédalage est faible. A l'inverse, une élévation de la cadence de pédalage solliciterait majoritairement les fibres de type II dont le rendement énergétique est faible. Lors d'une activité de pédalage à puissance de sortie égale, cette observation se traduirait par une diminution de la consommation d'oxygène pour les cadences de pédalage faibles ($< 60 \text{ rev.min}^{-1}$) et une augmentation de celle-ci pour des cadences élevées ($> 110 \text{ rev.min}^{-1}$).

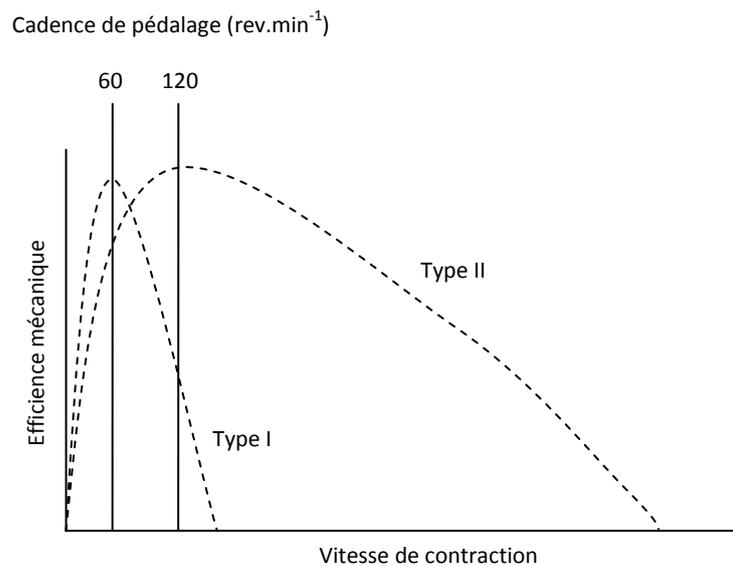


Figure 7 – Schémas de la relation possible entre l'efficacité mécanique des fibres et leurs vitesses de contraction (d'après Sargeant et Jones, 1995).

Un grand nombre de facteurs sont alors susceptibles de modifier la cadence énergétiquement optimale et au travers de celle-ci le rendement énergétique. Ainsi, des études ont tenté d'établir une relation entre la cadence énergétiquement optimale et la puissance de sortie. Les travaux de Seabury et al (1977) sont parmi les premiers à avoir observé cette relation. Leurs résultats montrent une augmentation de la CEO conjointement à l'augmentation de puissance pour une même cadence de pédalage. De même, Coast et Welch (1985) observent une augmentation linéaire de la CEO de 50 à 79 rev.min⁻¹ pour des puissances de sortie augmentant de 100 à 300 W. Plusieurs hypothèses ont été émises pour tenter de comprendre les raisons de ces augmentations. La première se base sur les travaux de Sargeant que nous avons décrit précédemment. Celle-ci attribue l'augmentation de la demande en énergie à une modification du patron de recrutement des fibres musculaires. En effet, selon les travaux de Sargeant et Beelen (1993), une augmentation de la puissance de sortie nécessite un recrutement supérieur de fibres de type II qui s'accompagnerait de l'utilisation d'une cadence de pédalage plus élevée afin d'obtenir une meilleure efficacité de ces fibres. La seconde hypothèse attribue l'augmentation de la $\dot{V}O_2$ relevée lors d'une augmentation de la puissance de sortie à une élévation du travail interne. En effet, quelques études montrent que lorsque la cadence augmente, le travail mécanique interne augmente également. La cause de cette élévation du travail mécanique interne est attribuée à une augmentation de l'énergie de gesticulation représentant l'énergie nécessaire au déplacement des segments corporels au cours du cycle de pédalage (Winter, 1979). L'étude de Francescato et al (1995) a permis de mesurer précisément la part du travail interne dans

l'augmentation de la $\dot{V}O_2$ grâce à l'utilisation du pédalage à vide. Ainsi, leurs résultats montrent que la fraction de $\dot{V}O_2$ liée au travail interne est de 20 % pour une cadence de 60 rev.min⁻¹ et augmente jusqu'à 60 % pour une cadence de 100 rev.min⁻¹.

RENDEMENT MUSCULAIRE – La notion de rendement neuromusculaire en cyclisme a été abordé par Patterson et al (1983) puis reprise ensuite par de nombreux auteurs (Takaishi et al, 1998 ; Vercruyssen et al, 2001). Celle-ci s'appuie généralement sur la mesure des valeurs RMS ou EMGi permettant ainsi de comparer le niveau d'excitation des muscles sollicités en fonction, par exemple, d'une puissance de travail, d'une cadence, ou encore d'un type d'entraînement. En cyclisme cet indice est principalement utilisé pour tenter de comprendre les facteurs responsables du choix de la cadence de pédalage. En effet, si la nécessité de minimisation de la $\dot{V}O_2$ a clairement été écartée comme principal facteur explicatif de ce choix en cyclisme (Marsh et Martin, 1993 ; Brisswalter et al, 2000), les hypothèses musculaires et neuromusculaires permettent d'apporter de nouveaux éléments de réponse. Plusieurs auteurs (Patterson et al 1983 ; Patterson and Moreno 1990 ; Takaishi et al 1996, 1998 ; Marsh & Martin 1995 ; MacIntosh et al 2000) ont émis l'hypothèse d'une relation directe entre le choix de la cadence de pédalage et une minimisation de l'activité électromyographique (EMG) des muscles des membres inférieurs traduisant un rendement musculaire optimal à la cadence librement choisie. Ainsi, Takaishi et al (1996) rapportent une minimisation de l'activité neuromusculaire mesurée par EMG de surface sur le *vastus lateralis* lorsque l'individu pédale à cadence libre c'est-à-dire pour des cadences mesurées entre 85 rev.min⁻¹ et 100 rev.min⁻¹. Des corrélations positives entre les valeurs de RMS et de cadences ont également été observées par Marsh et Martin (1995) sur les muscles VL et RF, et par Neptune et al (1997) sur le muscle VM. D'autre part, une étude de Neptune et Hull (1999) appuie ces premières observations en démontrant grâce à une modélisation mathématique de l'activité de pédalage, la présence d'une minimisation de l'activité musculaire à 90 rev.min⁻¹. Cependant, bien que l'ensemble de ces travaux indique que le besoin de minimiser l'activité musculaire des membres inférieurs est un facteur déterminant du choix de la cadence de pédalage, une récente étude de Sarre et al (2003) apporte des résultats plus nuancés. En effet, ces auteurs montrent que chez des sujets entraînés, l'activité neuromusculaire des extenseurs du genou n'est pas significativement influencée par des variations de cadence et ce, quelque soit la puissance de sortie. Selon eux, il apparaît que l'influence d'une variation de la cadence sur l'activité EMG de surface dépend du muscle considéré et de son rôle fonctionnel lors du mouvement. Ainsi, ces auteurs n'observent aucune variation significative de l'activité RMS des muscles mono-articulaires VL et VM lors de variations de cadence, quelque soit la puissance de sortie imposée. Au contraire, ceux-ci montrent un effet de la cadence sur le muscle biarticulaire RF. Selon ces auteurs, les différences observées entre leur étude et les précédentes,

pourraient s'expliquer par une différence du niveau d'entraînement des sujets. Ce dernier point a souvent été évoqué dans la littérature (Marsh et Martin, 1995) comme facteur pouvant influencer le choix d'une cadence de pédalage et indirectement les rendements énergétiques et neuromusculaires.

Lors d'exercices courts, sans fatigue musculaire, les propriétés musculaires, souvent évoquées dans la littérature comme facteurs responsables des variations de rendement énergétique (Marsh et Martin, 1995), jouent un rôle fondamental sur le choix de la cadence et l'existence de minima énergétique et/ou neuromusculaire. Lorsque le niveau de fatigue musculaire augmente, les muscles répondent différemment à cette contrainte en fonction de leurs caractéristiques propres.

CHAPITRE III : ALTERATION DE LA LOCOMOTION ET DES PROPRIETES MUSCULAIRES : EFFET DE LA FATIGUE

La « fatigue » est une notion dont la définition est multifactorielle. On parlera par exemple de fatigue musculaire ou bien de fatigue cognitive pour désigner respectivement un état physiologique ou cognitif altéré en comparaison avec un état non fatigué. Dans ce chapitre, nous nous intéresserons uniquement aux effets de la fatigue musculaire sur la locomotion. En effet, la fatigue musculaire peut altérer la locomotion et induire des adaptations afin de permettre au sujet de poursuivre l'activité. Ces adaptations pourront être observées sur les aspects énergétiques, neuromusculaires, biomécaniques ou encore cinématiques (Morgan et al, 1990 ; Williams et al, 1987 ; Millet et al, 2002, 2003 ; Argentin et al, 2006 ; Deletrat et al, 2005 ; Lepers et al, 2000 ; Peeling et al, 2005).

A. DEFINITION DE LA FATIGUE MUSCULAIRE

Si la modification des contraintes mécaniques est un des facteurs pouvant donner lieu à une altération de la locomotion, la fatigue musculaire peut elle aussi en être responsable. Nous nous appuyerons ici sur la définition de Gandevia (2001) afin de définir le terme « fatigue ». Celui-ci caractérise la fatigue musculaire comme étant l'altération de la capacité à générer une force ou une puissance suite à un exercice, et dont la cause peut être centrale et/ou périphérique (Figure 8).

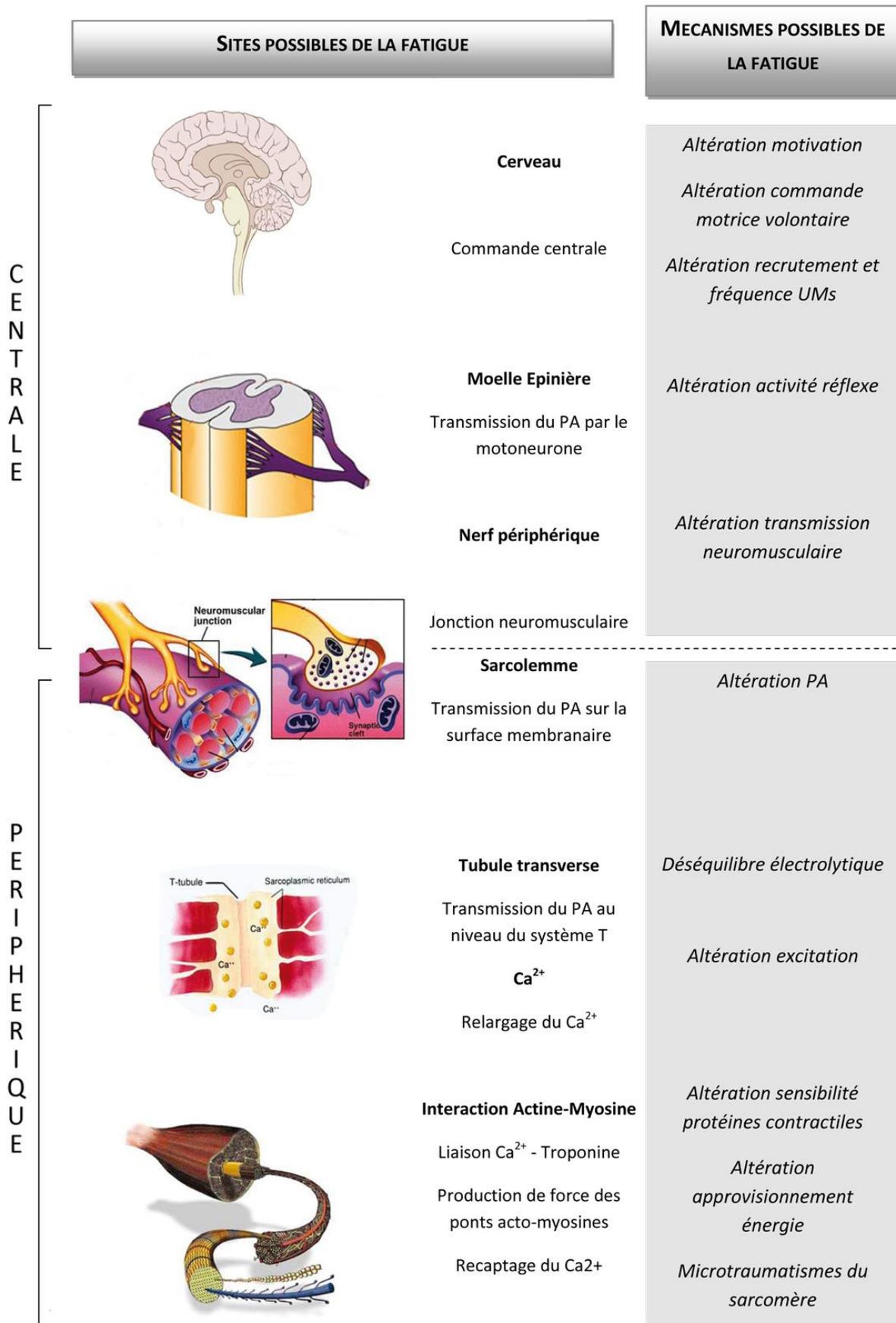


Figure 8 – Sites et Mécanismes impliqués dans la fatigue. PA : potentiel d'action.

A.1. FATIGUE CENTRALE

La fatigue centrale peut être définie comme une diminution de l'activité volontaire d'un muscle (Gandevia et al, 1995), dont l'origine implique des mécanismes spinaux et/ou supraspinaux (Gandevia 2001).

Dans une revue récente, Gandevia (2001) a distingué deux sites de localisation de la fatigue centrale : les centres moteurs supérieurs (étage supraspinal) et la moelle épinière (étage spinal). En fonction de l'étage sur lequel se localise la fatigue, la manifestation de celle-ci sera différente. A l'étage supraspinal, Newham et al (1983), ont observé une réduction de la commande nerveuse centrale à destination des motoneurones α , associée ou non à une altération du recrutement des unités motrices. L'accumulation ou la déplétion de différents neurotransmetteurs et substances chimiques perturbant l'équilibre homéostatique du système nerveux central ont alors été proposées comme facteurs responsables de l'altération de la commande centrale. Cependant, ces facteurs ne sont pas les seuls responsables de cette diminution, comme en témoigne l'étude de Nybo et Secher (2004) dans laquelle ils mettent en avant l'action des réponses thermodynamiques cérébrales, la disponibilité des substrats énergétiques ou encore la perfusion sanguine sur la fatigue supraspinale. A cela s'ajoutent des facteurs psychologiques difficilement contrôlables comme l'investissement du sujet dans la tâche ou bien son niveau de motivation (Enoka et Stuart, 1992).

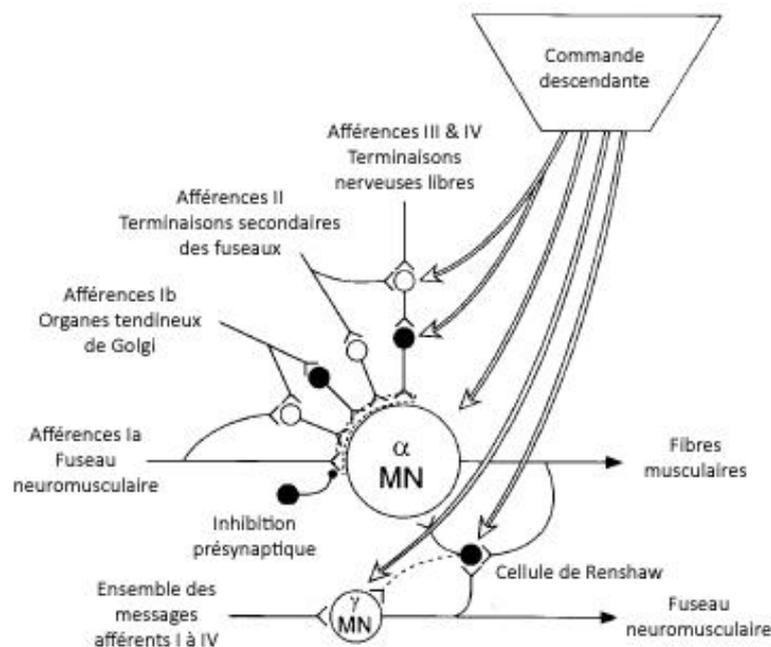


Figure 9 – Influences s'exerçant sur les pools de motoneurones α ($MN\alpha$) et γ ($MN\gamma$) pour un muscle donné (d'après Gandevia 2001).

Au niveau spinal, la manifestation de la fatigue se traduit de façon différente. A cet étage, les muscles actifs, la peau, le système cardio-respiratoire ou encore les articulations envoient des signaux afférents dont la réponse sera modulée en fonction de la fatigue. On parlera alors de boucles réflexes. Provenant des afférences mécanosensibles et metabosensibles des groupes des fibres I à IV, celles-ci modifient l'excitabilité d'un ensemble (*i.e.* « pool ») de motoneurones α et influencent les motoneurones γ , qui innervent les fibres intrafusales et régulent la sensibilité du fuseau neuromusculaire par l'intermédiaire de mécanismes de défacilitation (Bongiovanni et Hagbarth, 1990) ou d'inhibition (Garland, 1991) (Figure 9). La commande motrice du muscle est alors régulée indirectement par l'intermédiaire des centres moteurs supérieurs (étages supraspinaux) et de la moelle épinière (étages spinaux) sur lesquels l'ensemble des boucles de rétroaction agissent (Bigland-Ritchie et al, 1981 ; Garland, 1991 ; Jammes et Balzamo, 1992). Deux mécanismes d'inhibition peuvent entrer en jeu lors de l'activation de ces différentes afférences : une inhibition présynaptique provenant des afférences mécanosensibles et metabosensibles (Duchateau et Hainaut, 1993) ou une inhibition directe du pool de motoneurones α émanant du cortex moteur (Bigland-Ritchie et al, 1986 ; Gandevia, 2001). Cependant, d'autres mécanismes inhibiteurs ou facilitateurs générés par l'intermédiaire des motoneurones γ peuvent s'ajouter via les afférences III et IV (Gandevia, 2001). Lors d'une action motrice, toutes ces afférences ont pour objectif principal de réguler la contraction musculaire et de protéger l'ensemble du muscle. Enoka et Stuart (1992) définissent ces actions par les termes « muscle wisdom » (*i.e.* « sagesse musculaire ») soulignant ainsi l'interaction étroite entre les contraintes enregistrées à l'étage musculaire et les répercussions qui en découlent au niveau central lors de l'apparition de la fatigue. Tout ceci atteste donc de liens étroits entre les étages centraux et périphériques rendant délicate voire inexacte l'étude indépendante de ceux-ci. Il est donc nécessaire d'observer les réponses à une fatigue musculaire tant sur le plan central que périphérique.

METHODE D'ESTIMATION DU NIVEAU D'ACTIVATION DES MUSCLES



La revue de questions de Shield et Zhou (2004) montre qu'un déficit du niveau d'activation lors d'une contraction maximale volontaire peut se caractériser par une diminution du moment développé. Le niveau d'activation, témoin de la commande nerveuse descendante vers le muscle, est alors généralement mesuré grâce à la technique de « twitch interpolation » (Merton, 1954). Cette technique consiste à surimposer au nerf moteur une stimulation électrique percutanée supramaximale à une contraction maximale ou sous-maximale volontaire isométrique (Figure 10). Si l'ensemble des unités motrices sont recrutés de façon maximale, la stimulation exogène n'entraîne pas de réponse mécanique, reflétant alors une activation volontaire maximale. Au contraire, une

augmentation du moment lors de la stimulation est le témoin d'un recrutement incomplet des unités motrices et/ou d'une fréquence de décharge sous-maximale de certaines unités motrices recrutées (Belanger et McComas, 1981). D'autres techniques sont également utilisées pour quantifier le niveau d'activation. Ainsi, certains auteurs proposent d'exprimer le niveau d'activation en rapportant la valeur de la réponse mécanique induite lors de la contraction volontaire à la réponse mécanique évoquée après la contraction maximale dans des conditions de repos (Maffiuletti et al, 2002 ; Place et al, 2005). L'utilisation de ces techniques permet alors d'estimer la fatigue d'origine centrale.

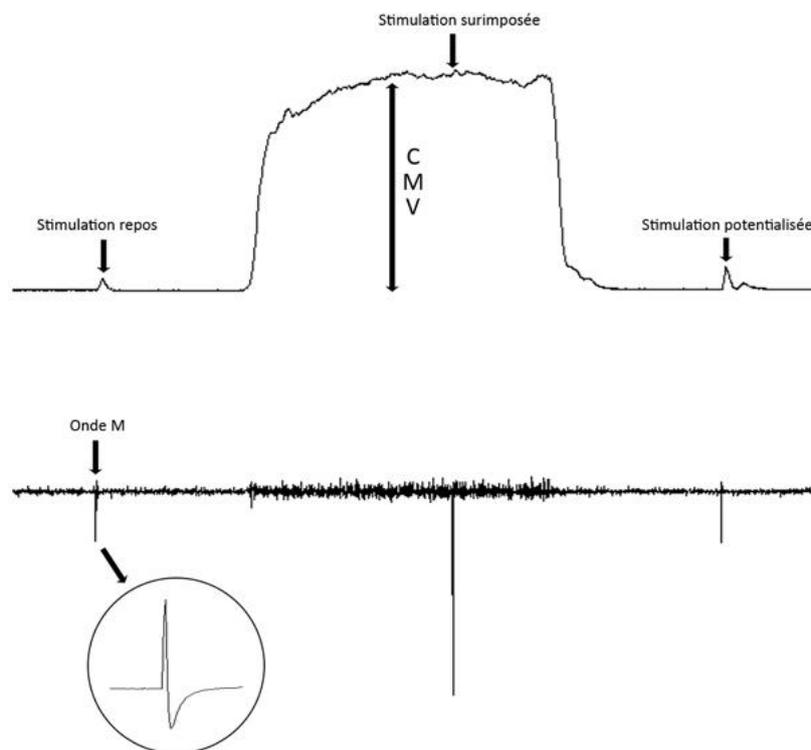


Figure 10 – Exemple de tracés mécaniques et EMG recueillis lors d'une contraction maximale isométrique volontaire des extenseurs du genou précédé d'une stimulation au repos et suivi d'une stimulation potentialisée.

A.2. FATIGUE PÉRIPHÉRIQUE

La fatigue périphérique rassemble l'ensemble des sites impliqués dans la production de force, à partir de la jonction neuromusculaire avec la transmission du potentiel d'action post-synaptique, jusqu'à la formation des ponts actine-myosine. Sa mesure rend compte de l'altération du couplage excitation-contraction de la contractilité musculaire lors de l'apparition d'une fatigue musculaire. Cette dernière se traduit localement par des déséquilibres électrolytiques et calciques, une modification de la formation des ponts actine-myosine, un déficit énergétique (Westerblad et al, 1991) ou encore une altération de l'ultrastructure musculaire. La détérioration de la transmission du potentiel d'action le

long du sarcolemme est associée à la modification de l'activité des pompes sodium-potassium et constitue la première étape de la fatigue périphérique (Fuglevand et al, 1993). Le niveau de performance sera directement affecté par les réductions de la contractilité, de l'endurance et de l'excitabilité musculaire dues à une altération de l'activité des pompes sodium-potassium (Clausen, 2003). Le signal électrique parvient ensuite jusqu'aux tubules transverses déclenchant ainsi la mise en action des processus calciques et libérant les sites de fixation de l'actine. Les variations de concentration, de distribution et de mouvement de Ca^{2+} sont responsables d'une modification du potentiel contractile musculaire affectant de nouveau le niveau de performance (Berchtold et al, 2000).

METHODE D'ESTIMATION DE LA FATIGUE PERIPHERIQUE



L'estimation de la fatigue périphérique est classiquement étudiée à partir de la réponse mécanique (secousses musculaires) associée à une réponse électrophysiologiques (Onde M) évoquées par une stimulation électrique du nerf moteur (Figure 11).

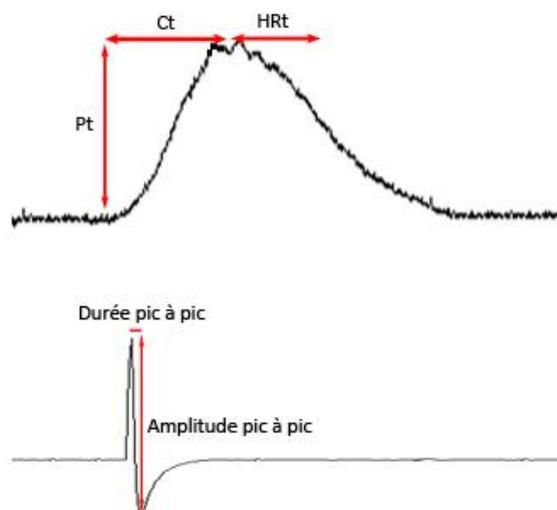


Figure 11 – Réponse M_{\max} du muscle Vastus Lateralis (en bas) associée à la réponse mécanique (en haut) obtenues après stimulation maximale du nerf fémoral. Pt = pic de moment, Ct = temps de contraction et HRt = temps de demi relaxation.

La réponse mécanique, étudiée au travers du pic de moment (Pt), du temps de contraction (Ct) et du temps de demi-relaxation (HRt), reflète les propriétés intrinsèques du muscle stimulé. Celle-ci permet d'obtenir des informations sur la cinétique de contraction ou le processus de couplage excitation-contraction (Desmedt et Hainaut, 1968).

La réponse M maximale (M_{\max}) correspond à la somme des potentiels d'action recueillis par électromyographie à la surface des muscles lors d'une stimulation percutanée du nerf moteur. Cette

réponse apporte des renseignements sur l'activité des pompes sodium-potassium, sur la propagation du potentiel d'action mais également sur l'excitabilité musculaire (Fuglevand et al, 1993). Les paramètres M_{max} comme l'amplitude et la durée pic-à-pic renseignent principalement sur les caractéristiques de la réponse électrique au niveau de la membrane musculaire (Moritani et al, 1985). Une augmentation de l'amplitude de la réponse M_{max} peut refléter une défaillance de la transmission au niveau de la jonction neuromusculaire et plus particulièrement une diminution de la dépolarisation des unités motrices (Fuglevand et al, 1993). La durée pic-à-pic est, quant à elle, généralement associée aux modifications de la vitesse de conduction des potentiels d'actions des unités motrices (Duchateau et Hainault, 1985 ; Milner-Brown et Miller, 1986). Des travaux récents ont également utilisé la réponse M_{max} pour tenter d'observer les modifications intervenant en amont du niveau local (Duchateau, 1995 ; Pasquet et al, 2000 ; Pensini et al, 2002 ; Klass et al, 2004). Ceux-ci utilisent une normalisation de l'activité EMG des muscles agonistes par la réponse M_{max} (ratio EMG/M_{max}) afin d'exclure les modifications induites au niveau périphérique.

B. EFFET DE LA FATIGUE SUR LE COUT ENERGETIQUE (CE) LORS DE LA LOCOMOTION

Plusieurs études ont tenté d'observer les évolutions du rendement énergétique à travers l'observation du coût énergétique (CE) ou de la $\dot{V}O_2$ lors d'activité de locomotion en état de fatigue musculaire (Brueckner et al, 1991 ; Morgan et al, 1990, 1996). Parmi celles-ci, Brueckner et al (1991) ont comparé les valeurs de coût énergétique avant et après des épreuves de course à pied de 15, 32 et 42 km. En état de fatigue musculaire et pour des vitesses de course constantes, leurs résultats montrent une augmentation du CE par rapport à l'état non fatigué. De même, Guezennec et al (1996) rapportent lors d'une comparaison entre une course à pied isolée (10 km) et un triathlon (15 km natation, 40 km cyclisme, 10 km course à pied), une élévation du CE de 7.1 %, associée à une augmentation de la ventilation de 16.2 % lors de la course à pied du triathlon. En revanche, d'autres études comme celles de Morgan et al (1990, 1996) ne montrent aucune variation du CE après 30 min de course à pied. De plus, il semblerait que l'intensité de l'exercice conditionne les éventuelles variations du CE. En effet, des mesures de $\dot{V}O_2$ réalisées lors d'exercices dont l'intensité était supérieure au seuil anaérobie lactique ont permis d'observer une détérioration du CE avec l'apparition de fatigue musculaire. En effet, bien que plus faible que lors de la phase nommée « phase 2 », l'augmentation de la $\dot{V}O_2$ persiste au-delà de la troisième minute (Whipp et Wasserman, 1972 ; Billat et al, 1999). Cette seconde augmentation de la $\dot{V}O_2$, nommée « composante lente

de $\dot{V}O_2$ » (Figure 12), a été largement étudiée dans la littérature et est responsable de l'augmentation du CE entre la troisième minute d'exercice et la fin d'exercice, pour des intensités supérieures au seuil anaérobie lactique (Bernard et al, 1998). Les mécanismes explicatifs de cette composante lente sont plurifactoriels et directement liés à l'intensité de l'exercice. Deux types d'exercices doivent alors être distingués : les exercices d'intensité modérée, pour lesquels l'intensité est inférieure au seuil anaérobie lactique, et les exercices sévères, dont l'intensité y est supérieure. Pour ces deux types d'exercices, les deux premières phases de la cinétique de $\dot{V}O_2$ sont successives, exponentielles et relativement similaires. En revanche, au-delà de la troisième minute, l'exercice sévère présente une troisième phase où la $\dot{V}O_2$ continue d'augmenter alors que celle-ci est stabilisée lors de l'exercice modéré. Les augmentations du débit cardiaque et du flux sanguin pulmonaire, auxquelles peuvent s'ajouter les changements des gaz de réserve pulmonaire et le contenu en O_2 du sang veineux mêlé provenant des muscles actifs, sont généralement cités comme responsables de la phase 1 appelée « composante initiale ». L'augmentation de la $\dot{V}O_2$ lors de la phase 2 est déclenchée par l'arrivée du sang veineux provenant des muscles actifs. Cette phase appelée « composante rapide » traduit l'augmentation de l'extraction de l' O_2 artériel par les muscles actifs. De plus, l'augmentation exponentielle des cinétiques de $\dot{V}O_2$ alvéolaire et pulmonaire (Poole et al, 1991) tendrait à montrer que la $\dot{V}O_2$ pulmonaire représente principalement la $\dot{V}O_2$ des muscles actifs. La troisième phase relevée lors des exercices d'intensité modérée est dite stable car la $\dot{V}O_2$ n'évolue plus à partir de la troisième minute mais persiste pour tous les exercices dont la durée est inférieure à 30 minutes (Gasser et Poole, 1996). Au-delà, toute élévation de la $\dot{V}O_2$ caractérise la mise en jeu d'adaptations sévères. Cette troisième phase est assimilable à une composante lente de part son augmentation de $\dot{V}O_2$ ralentie comparativement à la phase 2. Celle-ci est mise en évidence dans un grand nombre d'activités cycliques telles que le cyclisme, la course à pied, le pédalage bras, le kayak ou encore la natation (Lucia et al, 2000 ; Sloninger et al, 1996 ; Casaburi et al, 1992 ; Lévêque et al, 2002 ; Demarie et al, 2001). Cette troisième phase, représentant un « excès » par rapport à la consommation d'oxygène prédite à partir de la relation $\dot{V}O_2$ -Vitesse, permet d'atteindre $\dot{V}O_{2max}$, tout en retardant l'atteinte d'un état stable de $\dot{V}O_2$ au-delà de la troisième minute. Celle-ci engendre alors une augmentation du coût énergétique en fin d'exercice. La signification physiologique de cette composante lente, ainsi que ses origines sont encore mal comprises. Un grand nombre de facteurs ont été évoqués comme pouvant modifier cette composante lente : le lactate, la température, le potassium, le glucose, les lipides, le niveau d'entraînement, le travail des muscles ventilatoires, le type d'activité ou encore le recrutement des unités motrices de type rapide. Parmi ceux-ci, les trois derniers facteurs influencent de façon très importante cette composante lente.

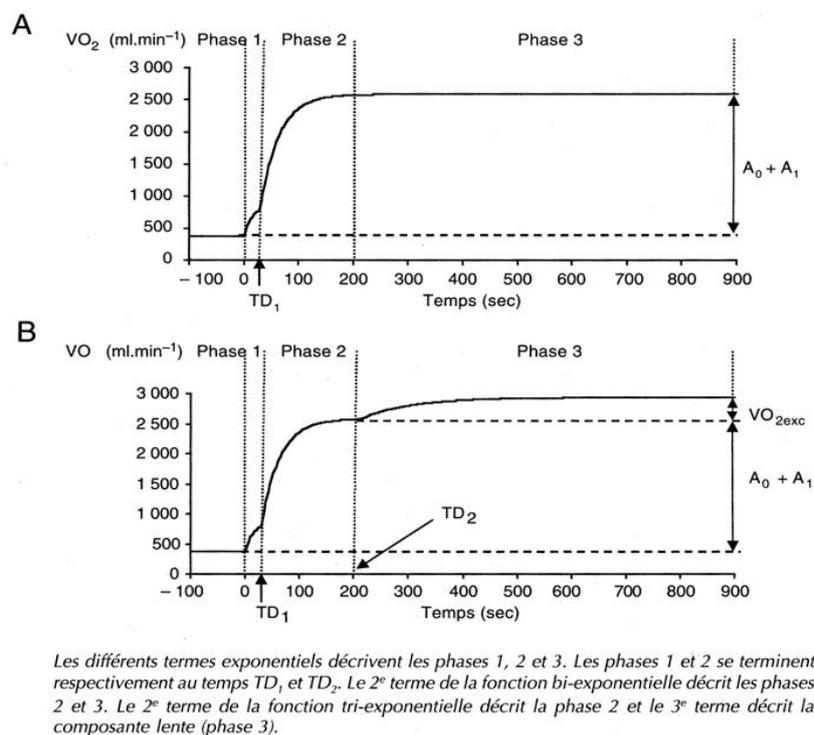


Figure 12 – Représentation de deux types de modélisation de la cinétique de VO_2 soit à l'aide d'une fonction bi-exponentielle (A), soit à l'aide d'une fonction tri-exponentielle (B). Extrait Brisswalter & Hausswirth (livre).

B.1. TRAVAIL DES MUSCLES RESPIRATOIRES

Selon Poole et al (1991), l'augmentation de la demande en énergie des muscles respiratoires due à l'hyperventilation serait en grande partie responsable de l'augmentation du coût énergétique en état de fatigue musculaire. Cette hypothèse est ensuite justifiée par Coast et al (1993) en mesurant la part du travail des muscles respiratoires lors d'un exercice et d'une hyperventilation pour des débits ventilatoires identiques. Ainsi, pour des débits ventilatoires élevés, ces auteurs observent une augmentation supérieure de 25 % en condition d'hyperventilation par rapport à l'exercice. Cette augmentation en condition d'hyperventilation est, selon ces auteurs, principalement attribuée aux résistances de l'espace mort ventilatoire associé à un effet bronchodilatateur supérieur.

De la même façon, Candau et al (1998) observent une augmentation du coût énergétique lors d'une épreuve de 3000 m sur tapis roulant, associée à une élévation de la demande en O_2 des muscles respiratoires. En se basant sur l'équation proposée par Coast et al (1993) qui évalue les variations de la $\dot{V}O_2$ imputables aux muscles respiratoires à partir des variations de la ventilation, ces auteurs estiment à environ 25 % la part de la demande en O_2 des muscles respiratoires dans l'élévation du coût énergétique.

B.2. MODE DE LOCOMOTION

Peu d'études ont entrepris de comparer l'amplitude de la composante lente lors d'exercices d'intensités similaires (Billat et al, 1998 ; Carter et al, 2000a). Les principaux résultats montrent une augmentation supérieure de la composante lente en cyclisme par rapport à un exercice de course à pied avec, par exemple, une augmentation de l'amplitude d'environ 63 % supérieure lors d'une activité de pédalage (Carter et al, 2000b). Deux hypothèses sont principalement retenues afin d'expliquer cette différence. D'une part, le travail musculaire des muscles de la partie supérieure du corps augmente avec la fatigue lors d'une activité de pédalage à travers une préhension accrue du cintre, au contraire de la course à pied où les bras sont libres (Billat et al, 1998). D'autre part, le type de contraction musculaire uniquement concentrique (cyclisme) ou alternant contractions concentriques et excentriques (course à pied) peut générer des augmentations différentes de l'amplitude de la composante lente. En effet, Abott et al (1952) ont montré que le CE mesuré lors d'une contraction excentrique était inférieur à celui d'une contraction concentrique. De plus, la capacité de stockage puis de restitution d'énergie dans les tissus élastiques du muscle engendrée par une contraction excentrique permet d'envisager une diminution de l'énergie nécessaire à la réalisation de la contraction concentrique suivante (Thys et al, 1972 ; Asmussen et Bonde-Petersen, 1974).

B.3. RECRUTEMENT MUSCULAIRE

Parmi les différents facteurs cités précédemment et évoqués comme potentiellement responsables des variations de l'amplitude de la composante lente, le facteur « recrutement musculaire » est le plus souvent suggéré. De nombreux travaux ont émis l'hypothèse d'une relation étroite entre le recrutement des fibres musculaires de type II et la composante lente d' $\dot{V}O_2$. Ainsi, en fin d'exercice, le recrutement additionnel de ces fibres musculaires dont le rendement énergétique est faible comparativement aux fibres lentes, provoquerait une élévation de la $\dot{V}O_2$ (Barstow et al, 1996). Ceci est renforcé par les résultats des études de Vollestad et Blom (1985), de Shinohara et Moritani (1992) ou encore de Borrani et al (2001). En effet, Vollestad et Blom (1985) observent en présence d'une composante lente, une activité des fibres II détectée grâce à la méthode de déplétion glycolytique. De même, Shinohara et Moritani (1992) ainsi que Borrani et al (2001) observent une corrélation positive entre la composante lente et l'activité EMG des muscles actifs lors d'exercices d'intensité sévère, reflétant une augmentation du recrutement du nombre d'unités motrices et/ou du nombre de fibres II. Ces hypothèses majoritairement spéculatives ont par ailleurs été testées par

Barstow et al (1996) de façon indirecte. Ces auteurs ont tenté, dans un premier temps, de corrélérer la composante lente avec la typologie musculaire relevée grâce à des biopsies musculaires provenant d'athlètes aux spécialités sportives différentes. Dans un second temps, ils ont mesuré la réponse métabolique à différentes cadences de pédalage pour des puissances de sortie constantes et connues, pour solliciter différents niveaux de force et donc différents types de fibres musculaires (cf. chap. I). Leurs résultats ne confirment cependant pas l'existence d'une relation entre le pourcentage de fibres de type II et la composante lente d' $\dot{V}O_2$. Toutefois, une relation inverse entre le pourcentage de fibres de type I et la composante lente a pu être établie bien qu'aucune modification de cette dernière n'ait pu être observée lors des variations de la cadence de pédalage. De façon similaire, Billat et al (1999) ne relèvent pas de variation de la composante lente lorsque la fréquence de pas est modifiée. Enfin, plus récemment, Scheuermann et al (2001) ont émis l'hypothèse que cette composante lente ne serait pas associée à une modification du recrutement neuromusculaire, mais plutôt à une augmentation progressive de la demande en ATP des fibres déjà recrutées.

Ainsi, malgré les différentes hypothèses explicatives proposées dans la littérature, l'augmentation de l'amplitude de la composante lente d' $\dot{V}O_2$ lors de la locomotion en état de fatigue musculaire semblerait liée de façon très étroite avec le recrutement des fibres de type II (Gaesser et Poole 1996 ; Barstow et al 1996 ; Xu et Rhodes 1999 ; Carter et al 2000ab).

L'exercice musculaire prolongé en cyclisme ou en course à pied induit des modifications du coût énergétique et plus particulièrement lorsque l'intensité est supérieure au seuil anaérobie lactique. Plusieurs hypothèses dont une modification du patron de recrutement des fibres musculaires ont été émises, pour tenter de comprendre les facteurs responsables de l'augmentation du coût énergétique. Cette hypothèse suggère des adaptations énergétiques différentes lors d'un exercice de locomotion prolongé à intensité constante chez des sujets dont les propriétés musculaires diffèrent.

C. EFFET DE LA FATIGUE SUR LES PARAMETRES MUSCULAIRES ET NEUROMUSCULAIRES LORS DE LA LOCOMOTION

La fatigue lors de la locomotion affecte les paramètres énergétiques au travers notamment de la composante lente de $\dot{V}O_2$. Cependant, les études portant sur les relations entre la locomotion et l'activité musculaire ont aussi pu mettre en évidence un effet de la fatigue sur les différents indices neuromusculaires caractéristiques de celle-ci. Ces travaux se sont intéressés à l'ensemble des sites sur lesquels la fatigue peut être localisée lors d'une contraction musculaire. Ainsi, les aspects

neuromusculaires de l'EMG ont été étudiés grâce à l'utilisation de la technique de stimulation percutanée afin d'observer les lieux de la fatigue musculaire lors d'activités de locomotion fatigantes (Millet et al, 2002, 2003a, 2003b ; Lepers et al, 2000, 2002 ; Racinais et al, 2007). De même, lors ce type d'activité, certains auteurs ont tenté d'étudier les variations quantitatives du signal EMG (Takaishi et al, 1994, 1996 ; Hausswirth et al, 2000 ; Sarre et al, 2005), alors que d'autres se sont intéressés à l'aspect qualitatif de celui-ci (Delhez et al, 1969 ; Elliott et Blanksby, 1979 ; Griffié et Monod, 1956 ; Suzuki et al, 1982 ; Prilutsky, 2000a, 2000b ; Ryan et Gregor, 1992 ; Sarre et Lepers, 2005 ; Baum et Li, 2003).

C.1. ASPECTS NEUROMUSCULAIRES DE L'ACTIVITE DU MUSCLE

Un grand nombre d'études se sont intéressées aux variations des paramètres neuromusculaires suite à un exercice de locomotion fatigant (Millet et al, 2002, 2003a, 2003b ; Lepers et al, 2000, 2002 ; Racinais et al, 2007). Ces auteurs ont, dans leur grande majorité, utilisé la technique de la stimulation percutanée afin de localiser l'origine de la fatigue. L'étude de Nicol et al (1991) montre par exemple, que la répétition de cycles d'étirement-raccourcissement lors d'un marathon affecte la production de force en affectant la commande nerveuse des muscles et en détériorant l'efficacité des mécanismes contractiles. De même, les études de Millet et al (2002, 2003) montrent une forte diminution du niveau d'activation suite à deux épreuves de course à pied de longue durée. Leurs résultats montrent, suite à un ultra-marathon de 65 km et une course prolongée de 30-km, des diminutions respectives de 28 % et 9 % du niveau d'activation des extenseurs du genou. Lors de ces études, ces observations sont associées à des diminutions de la force maximale volontaire isométrique des extenseurs du genou d'environ 30 %. Selon ces auteurs l'origine de cette fatigue centrale est multifactorielle et peut provenir des niveaux spinaux et/ou supraspinaux. Bulow et al (1995) indiquent, par exemple, que la fatigue supraspinale après des exercices prolongés est reliée aux différentes hormones circulant dans le liquide cébrospinal. Plus particulièrement, les travaux de Davis et Baley (1997) ainsi que ceux de Marvin et al (1997) suggèrent que la sérotonine aurait une influence négative sur l'influx corticospinal. Cependant, les résultats de Millet et al (2003) ne permettent pas de conclure à la présence d'une fatigue affectant l'étage supraspinal. En effet, en parallèle aux mesures effectuées sur les muscles extenseurs des genoux, ceux-ci y ont associé une tâche de saisie lors de laquelle aucune chute de force n'est observée après l'exercice fatigant. Ceci tendant alors à exclure l'origine supraspinale de la fatigue. Ces auteurs suggèrent donc qu'une large part de la fatigue centrale pourrait être due, d'une part, à une altération de la commande motrice descendante et une inhibition des fibres Ia et d'autre part, à l'accumulation de cytokines et de

produits métaboliques tel que le K^+ extracellulaire qui stimule les afférences III et IV. Cette origine spinale de la fatigue centrale est également observée dans une récente étude de Racinais et al (2007). Ceux-ci observent la présence d'une fatigue qu'ils attribuent, en partie, à l'étage spinal grâce à l'utilisation du ratio entre le reflex H et l'onde M_{max} .

Lors d'activité de locomotion prolongée, la fatigue n'est pas seulement centrale mais aussi périphérique. En effet, les études portant sur la course à pied témoignent d'une modification de la réponse M_{max} indiquant une altération de la transmission et/ou de la propagation des potentiels d'action (Lepers et al, 2000 ; Millet et al, 2003). Dans ces études, la fatigue périphérique se manifeste par une augmentation de la durée de la réponse M_{max} généralement associée à une diminution de son amplitude. L'explication principale de ces modifications liées à l'altération de la conduction du potentiel d'action suggère que la réduction des gradients des ions Na^+ et K^+ pourrait en être la cause. De plus, les travaux de Pastene et al (1996) indiquant que la concentration de K^+ plasmatique dans les muscles actifs est augmentée suite à un marathon, renforcent cette hypothèse.

L'observation de la réponse mécanique à une stimulation isolée lors d'exercices de course à pied de longue durée apporte peu d'éléments nouveaux sur la fatigue périphérique. Cette constatation trouve son origine dans la grande diversité des résultats observés lors de ces études. En effet, Place et al (2004) ainsi que Millet et al (2000) observent une potentialisation de Pt suite à un exercice prolongé alors que Martin et al (2004) et Millet et al (2003) observent, au contraire, une diminution de Pt. Les faibles différences entre les épreuves réalisées lors de ces études peuvent expliquer en partie ces observations. Ceci indique donc que pour des modes de locomotion identique telle que la course à pied, les modifications du couplage excitation-contraction sont très fortement liées aux caractéristiques de l'exercice.

Ces différences observées entre un même mode de locomotion sont amplifiées si celui-ci varie. En effet, les nombreux travaux sur le cyclisme indiquent que l'expression de la fatigue, qu'elle soit centrale ou périphérique, diffère avec le type d'activité pratiqué. En effet, lors d'une épreuve de cyclisme de 5h conduite à une intensité correspondant à 55 % de la $\dot{V}O_{2max}$, Lepers et al (2002) n'observent que 8 % de diminution du niveau d'activation des extenseurs du genou. De plus, ce résultat n'apparaît qu'au bout des 5h d'exercice et n'est pas présent lors des premières heures de l'épreuve. En revanche, une étude de Sarre et al (2005) indique une diminution du niveau d'activation à la fin d'un exercice de pédalage d'une heure à 65 % de la puissance maximale aérobie (PMA). Ceci indique, qu'en plus d'être affecté par le mode de locomotion, le niveau d'activation, et à travers celui-ci la fatigue centrale, est aussi dépendant de l'intensité de l'exercice. Ceci se confirme indirectement grâce à l'étude de Nybo et al (2003) qui n'observent aucune diminution du niveau

d'activation chez des sujets ingérant des glucides au cours d'un exercice fatigant de 3h à 60 % de la PMA. Au contraire, les sujets n'étant pas autorisés à ingérer ces glucides présentent une diminution de leur niveau d'activation en fin d'exercice. Ainsi l'intensité de l'exercice qui conditionne la vitesse de déplétion des réserves glucidiques, est susceptible d'influencer le niveau d'activation.

Les différences observées précédemment entre les modes de locomotion sont renforcées sur les indices représentatifs de la fatigue périphérique. Les résultats montrent que la réponse M_{max} n'est pas altérée suite à un exercice de cyclisme de 5h (Lepers et al, 2002) contrairement à 4h de course à pied (Place et al, 2004). Ceci suggère qu'il existe une adaptation spécifique de la propagation des potentiels d'action membranaires liée au mode de locomotion. Toutefois, contrairement au niveau d'activation, la réponse M_{max} en cyclisme ou en course à pied ne dépend pas directement de la durée ou de l'intensité de l'exercice. En effet, les résultats provenant des études de Lepers et al (2001) et Millet et al (2002), ne montrent aucune modification de l'onde M suite à un exercice de 30 min de pédalage intense ou après un ultra-marathon.

C.2. QUANTIFICATION DE L'ACTIVITE MUSCULAIRE

Si de très nombreuses études se sont intéressées aux variations de l'activité neuromusculaire lors de contractions musculaires avant et après un exercice de locomotion considéré comme fatigant (Millet, 2002, 2003a, 2003b ; Lepers, 2000, 2002), peu ont porté leur attention sur l'activité EMG observée pendant la locomotion (Takaishi et al, 1994, 1996 ; Hauswirth et al, 2000 ; Sarre et al, 2005). L'étude de Takaishi et al en 1994 fut l'une des premières à tenter d'observer quantitativement les éventuelles modifications de l'activité EMG de surface des muscles des membres inférieurs lors d'un exercice prolongé de cyclisme (20 min). Au travers de celle-ci, ils ont relevé des augmentations linéaires de l'activité neuromusculaire du *vastus lateralis* à cinq cadences de pédalage différentes (40, 50, 60, 70 et 80 rev.min⁻¹). Cependant, bien que l'augmentation de l'EMG soit un témoin de l'apparition d'une fatigue musculaire, le nombre de muscles observés associé à la courte durée de l'exercice ainsi qu'à la faible puissance de sortie (<200 W) ne permettent pas de rendre compte d'une altération de la locomotion liée à l'apparition de fatigue musculaire. Ces mêmes auteurs ont ensuite réutilisé ce protocole en y ajoutant des cadences plus élevées (90 et 100 rev.min⁻¹) considérées comme étant plus proches des cadences adoptées spontanément par les cyclistes (Takaishi et al, 1996). Les mêmes résultats aboutissant aux mêmes critiques ont alors été observés. Une étude plus récente de Hauswirth et al (2000) portant sur la course à pied de durée prolongée (2h15) permet d'apporter un complément d'informations sur les effets de la fatigue lors de la locomotion. En effet, ces auteurs ont observé, au cours des 45 dernières minutes de course, une augmentation

significative quasi linéaire de l'activité EMG du *vastus lateralis* attestant d'une fatigue musculaire (exprimée dans cette étude sous la forme du débit EMG, *i.e.* $\dot{Q}EMGi$ = ratio entre l'EMGi d'une bouffée et sa durée obtenue en état de non-fatigue). Cependant, dans cette même étude, aucune augmentation du $\dot{Q}EMGi$ n'est observée lors des 45 premières minutes, ni lorsque les 45 dernières minutes sont précédées d'un exercice de cyclisme de 1h30 en lieu et place de la course à pied. Cette étude apporte deux résultats fondamentaux sur l'apparition de la fatigue en conditions sous-maximales : l'existence d'une durée d'exercice minimale pour observer une fatigue musculaire et la présence d'un lien direct entre la nature de l'exercice et l'apparition de la fatigue musculaire. Concernant le premier point, il est extrêmement difficile de déterminer une durée d'exercice minimale pour laquelle la fatigue musculaire devient mesurable. En effet, la diversité des protocoles utilisés, avec notamment : le type de population (sédentaires, entraînés ou spécialistes de l'activité), la nature de l'exercice (marche, course à pied, cyclisme) ou encore les vitesses ou puissances de sortie imposées, rendent multifactorielles les conditions d'apparition de la fatigue musculaire. En revanche, le deuxième point est mieux connu. Une des explications avancées par les auteurs suggère que l'augmentation de l'EMG lors des 2h15 serait liée à la répétition d'actions excentriques spécifiques à la course à pied. Ceci aurait pour effet principal la détérioration de la locomotion par l'intermédiaire d'une altération du fonctionnement des fibres musculaires. De plus, un besoin plus important de fibres rapides de type II et/ou une élévation de la fréquence de décharge des unités motrices pourraient être associés à cette altération de la fonction musculaire. Une étude récente sur le cyclisme de Sarre et Lepers (2005) confirme ces précédents résultats. En effet, au cours d'un exercice de pédalage d'1h, ces auteurs n'observent aucune modification de l'activité EMG à cadence libre sur les muscles *rectus femoris*, *vastus lateralis*, *biceps femoris* et *gastrocnemius lateralis*. Toutefois, lorsque la cadence de pédalage est volontairement diminuée ($50 \text{ rev}\cdot\text{min}^{-1}$) ou augmentée ($110 \text{ rev}\cdot\text{min}^{-1}$), certains muscles comme le *rectus femoris* ou le *vastus lateralis* présentent des élévations de leur activité EMG avec l'apparition de la fatigue alors que l'EMG du *biceps femoris* aurait au contraire tendance à diminuer. Selon ces auteurs, l'aspect quantitatif global de l'activité neuromusculaire caractérisé par l'EMG enregistré lors de la locomotion est jugé invariable malgré la fatigue. Cependant, d'un point de vue local, c'est-à-dire muscle par muscle, l'activité neuromusculaire varie avec la fatigue. Ceci tendant à montrer que le système nerveux central adapte quantitativement et localement les aspects de la commande centrale pour compenser la fatigue neuromusculaire des muscles impliqués dans le but de maintenir la puissance de sortie exigée. Il est alors possible d'envisager des modifications liées à la fatigue sur le plan qualitatif de l'activité neuromusculaire lors de la locomotion.

C.3. ÉVALUATION DES PLANS DE COOPERATION MUSCULAIRE

Si actuellement l'activité musculaire est généralement analysée d'un point de vue quantitatif comme l'on vient de le voir précédemment, plusieurs études ont proposé une analyse basée sur les aspects temporel de l'EMG (Delhez et al, 1969 ; Elliot et Blanksby, 1979 ; Griffié et Monod, 1956 ; Suzuki et al, 1982 ; Prilutsky, 2000a, 2000b ; Ryan et Gregor, 1992 ; Sarre et Lepers, 2005 ; Baum et Li, 2003). Il s'agit d'analyser qualitativement la bouffée EMG en relevant son temps de début d'activation, sa durée et son temps de fin d'activation. Ces études permettent d'approcher la façon dont le système nerveux central répond aux contraintes anatomiques et géométriques qui lui sont imposées. Bien que très peu utilisée en condition de fatigue musculaire (Sloniger et al, 1997), cette méthode a été largement utilisée lors d'activité de locomotion telles que la marche ou la course à pied (Delhez et al, 1969 ; Elliott et Blanksby, 1979 ; Hannon et al, 1985, MacIntyre et al, 1987 ; Mann et Hagy, 1980). En revanche, le recours à cette méthode en cyclisme est plus récent et permet d'étudier les effets de variations de cadences sur l'aspect phasique de l'activité neuromusculaire avec cependant, à notre connaissance, qu'une seule étude s'intéressant aux modifications engendrées par un exercice fatigant. Ainsi, Sarre et Lepers (2005) ont tenté d'observer, au cours d'un exercice d'une heure, les éventuelles variations temporelles de l'activité EMG des muscles RF, VL, BF et GL à plusieurs cadences de pédalage. Leurs résultats montrent une absence totale de modification des caractéristiques temporelles du signal EMG au cours du temps quelque soit le muscle observé où la cadence de pédalage adopté. Ces résultats indiquent une rigidité totale du patron de recrutement neuromusculaire non dépendant de la fatigue. Ceci complète et confirme l'hypothèse développée dans le paragraphe précédent et tendant à montrer que le système nerveux central adapte quantitativement et non qualitativement l'activité neuromusculaire à l'apparition de la fatigue afin de maintenir la puissance de sortie lors du cyclisme.

L'activité électromyographique du muscle est modifiée lors d'activité de locomotion de durée prolongée témoignant d'une altération des propriétés musculaires. Cependant ces modifications affectent uniquement l'importance du signal EMG de certains muscles. L'hypothèse majoritairement proposée dans la littérature pour expliquer cette modification du signal EMG s'appuie sur une éventuelle modification du patron de recrutement des fibres musculaires. Si cette hypothèse était vérifiée, des modifications différentes de l'activité EMG pourrait être observées chez des sujets aux propriétés musculaires différentes en réponse à une apparition de la fatigue lors d'un exercice de cyclisme à intensité et cadence constantes.

D. EFFET DE LA FATIGUE SUR LES PARAMETRES CINEMATQUES LORS DE LA LOCOMOTION

Les travaux concernant la cinématique de la locomotion identifient et décrivent les conséquences de la fatigue sur les paramètres spatio-temporels dépendants du mode de locomotion (foulée pour la course à pied ou cadence pour le pédalage). Il s'agira par exemple pour la foulée d'observer la fréquence ou l'amplitude de pas, le temps d'appui ou de vol du pied, les angles formés entre deux segments, ou encore la vitesse de ces segments. Les matériels utilisés lors de ce type d'étude peuvent être des caméras ou des capteurs intégrés aux ergomètres, dont les indices seront modifiés lors de l'apparition de la fatigue. Ces variables peuvent dépendre de plusieurs facteurs dont la vitesse de course ou de marche, la cadence ou encore la puissance de sortie lors d'exercices de pédalage.

Ainsi, certaines études sur la course à pied montrent lors d'un 400 m une diminution de la vitesse de 8.7 % due à la diminution de ses composantes que sont la fréquence (-4,3 %) et l'amplitude de pas (-4,4 %) (Bates et Haven, 1973). Ceci a permis à ces auteurs d'isoler le facteur « temps d'appuis au sol » comme variable responsable de la baisse de fréquence. Cependant, la grande majorité des études portant sur la course à pied ou la marche ont observé l'effet de la fatigue relativement à la performance de l'athlète (Elliot et Ackland, 1981). Or, ces exercices sont généralement associés à une diminution de la vitesse de locomotion, ce qui rend l'interprétation de la relation entre la fatigue et les modifications cinématiques difficile (Siler et Martin, 1991). Aussi, certaines études ont choisi d'examiner ces altérations cinématiques du geste en condition de fatigue musculaire lors de course à vitesse constante (Elliott et Roberts, 1980 ; Hausswirth et al, 1997 ; Williams et al, 1991a ; Siler et Martin, 1991 ; Gazeau et al, 1997). Les résultats d'Elliott et Roberts (1980) ou Hausswirth et al (1997) montrent avec l'apparition de la fatigue, une diminution systématique de la longueur de foulée et une augmentation de sa fréquence, associée à un allongement du temps d'appui pour des vitesses de course constantes. D'autres adaptations, comme une diminution de l'angle du genou lors de la pose du pied au sol ainsi qu'une augmentation de l'angle du tronc avec la verticale ont également été observées (Hausswirth et al, 1997). Si le nombre d'études et de résultats portant sur l'altération de la course à pied due à un état de fatigue sont relativement rares, ceux portant sur une activité de pédalage tel que le cyclisme sont beaucoup plus conséquents. En effet, un grand nombre de travaux ont observé une modification de la cadence de pédalage associée à l'apparition d'un état de fatigue musculaire. Ceci se vérifie dans les travaux de Lepers et al (2000) et Argentin et al (2006) qui ont observé une diminution de 21 % de la cadence (de 87 rev.min⁻¹ à 69 rev.min⁻¹) lors d'un exercice de pédalage de 2h à 65 % de la $\dot{V}O_2$ max chez des sujets

entraînés en cyclisme (*i.e.* triathlètes et cyclistes). Plusieurs hypothèses ont été émises afin de tenter de comprendre cette chute de cadence. L'une d'elle, suggérée par l'étude de Takaishi et al (1996) et reprise par Vercruyssen et al (2001) propose d'associer cette altération locomotrice à la relation entre la cadence et le coût énergétique développée dans la partie précédente (B). La réduction de la cadence avec l'apparition progressive de la fatigue pourrait donc être interprétée comme une adaptation du patron locomoteur dans le but de minimiser le coût énergétique plutôt que le « coût neuromusculaire ». Une seconde hypothèse développée dans l'étude de Lepers et al (2000) attribue cette modification de cadence avec la fatigue à un changement du recrutement des fibres musculaires. Ces auteurs se basent sur les travaux d'Ahlquist et al (1992) qui montrent une plus forte déplétion glycogénique des fibres de type II à 50 rev.min⁻¹ qu'à 110 rev.min⁻¹ pour un même coût métabolique lors d'un exercice de cyclisme de 30 min à 85 % de la $\dot{V}O_2$ max. Ainsi, selon Ahlquist et al (1992), la force développée, par opposition à la vitesse de contraction, détermine le degré de recrutement des fibres musculaires de type II. Lepers et al (2000) suggèrent alors que les fibres musculaires de type II seraient de plus en plus recrutées au cours des 2h d'exercice.

Un exercice de locomotion prolongé induit une adaptation spécifique et individuelle du sujet sur le plan cinématique indépendamment des propriétés musculaires des individus. Celle-ci semble avoir pour objectif une optimisation de la dépense énergétique grâce à une modification de la fréquence de pas ou de la cadence de pédalage. Dans ce cadre, malgré des adaptations cinématiques similaires, l'apparition de fatigue musculaire pourrait générer une modification des plans de synchronisation musculaire, traduisant alors des adaptations différentes du système nerveux central.

CHAPITRE IV : PROBLEMATIQUES ET HYPOTHESES DE TRAVAIL

L'ensemble des travaux évoqués dans la précédente revue de littérature identifient le rôle des propriétés contractiles du muscle sur les facteurs responsables ou représentatifs d'une altération de la locomotion. En effet, les hypothèses les plus fréquemment relevées suggèrent une relation explicative entre les modifications du coût énergétique, de l'activité EMG des muscles ou encore de la cinématique du geste, et les caractéristiques mécaniques du muscle et/ou la typologie des fibres musculaires. L'objectif premier de notre travail expérimental est d'analyser l'influence des propriétés contractiles des muscles sur l'adaptation à une locomotion cyclique portée.

Au cours des études, la caractérisation des propriétés contractiles musculaires est effectuée de façon indirecte en utilisant des sujets dont les niveaux de force ou d'âge sont différents. En effet, plusieurs travaux font état d'une part, d'une relation entre la force développée et la typologie musculaire (Howald, 1982) et d'autre part, d'altérations des propriétés contractiles dues à l'augmentation de l'âge (Lexell et al, 1983).

Dans notre travail expérimental nous pouvons distinguer deux parties. La première partie composée des deux premières études tente de caractériser les relations entre le niveau de force des muscles de la jambe et les variations des paramètres énergétiques, cinématiques et neuromusculaires lors d'une activité de locomotion en l'absence de fatigue musculaire. Lors de la première étude, nous émettons l'hypothèse que les caractéristiques cinématiques et énergétiques du geste de pédalage sont liées aux propriétés contractiles des muscles de la jambe (Étude n°1). Lors de la seconde étude, nous analyserons l'influence du niveau de force sur le patron de synchronisation de l'activité musculaire (Étude n°2). Dans ce cadre, nous émettons alors l'hypothèse d'une influence du niveau de force des extenseurs et fléchisseurs du genou sur le patron d'activation neuromusculaire, lors du geste cyclique de pédalage.

Dans la seconde partie de notre travail expérimental, nous tentons au travers d'une première étude, de caractériser les effets d'un exercice générant une altération des propriétés musculaires induite par une fatigue musculaire sur le geste de pédalage (Étude n°3). Dans un second temps, nous observons ce même effet dans deux populations présentant des propriétés musculaires différentes (jeunes vs. âgés) (Étude n°4 et 4bis). L'objectif de la première de ces trois dernières études est d'observer les adaptations énergétiques, cinématiques et neuromusculaires lors de la locomotion suite à une fatigue musculaire induite par deux modes de contraction musculaire différents : contractions excentrique vs. concentrique. Nous émettons l'hypothèse qu'un exercice excentrique comparé à un exercice concentrique affecterait différemment une activité de locomotion à dominante concentrique. La première partie de la quatrième étude (Étude n°4) est un travail

préliminaire dont l'objectif est de localiser l'origine de la fatigue chez nos deux populations (jeunes vs. âgés). La seconde partie de cette dernière étude (Étude n°4bis) observe l'influence de la fatigue caractérisée précédemment sur les indices représentatifs d'une altération de la locomotion.

CHAPITRE V : MATÉRIELS ET TECHNIQUES

A. PARAMÈTRES MÉTABOLIQUES

Les études ont été conduites avec un analyseur de gaz cycle à cycle ($K4_{RQ}$ et $K4b_2$, Cosmed, Rome, Italie). Ces appareils permettent de mesurer les échanges gazeux respiratoires dans les conditions réelles de l'activité grâce à un système de transmission-réception pouvant couvrir jusqu'à 3-km. Ils sont portés par les sujets au moyen d'un harnais anatomique fixé sur leur tronc et sont alimentés par une batterie rechargeable (Ni-MH) dont l'autonomie est d'environ 3h. Lors des études 1, 2, 3 et 4bis, ces deux systèmes ont aussi servi à déterminer la consommation maximale d'oxygène ($\dot{V}O_{2max}$) ainsi que leurs seuils ventilatoires des sujets au travers d'épreuves à charge croissante.

A.1. $K4_{RQ}$

L'analyseur télémétrique de type $K4_{RQ}$ dont le fonctionnement repose sur une chambre de mélange a été validé par Hauswirth et al (1997). Il comprend deux unités : d'une part, une unité portable de 800 g qui mesure les différents paramètres ventilatoires et gazeux à partir de l'air expiré par le sujet et d'autre part, une unité réceptrice qui traite les signaux recueillis par l'unité portable et les enregistre par télémétrie. Ce système mesure le volume d'air expiré par minute (débit ventilatoire, \dot{V}_E , exprimé en $L \cdot \text{min}^{-1}$) ainsi que le nombre de cycles expiratoires par minute (fréquence respiratoire, FR, exprimée en $\text{cycles} \cdot \text{min}^{-1}$) grâce à un débitmètre comprenant une turbine digitale bidirectionnelle de 28 mm de diamètre fixée sur le masque du sujet. La rotation de la turbine (en $\text{tours} \cdot \text{min}^{-1}$), détectée par un système optoélectronique, est proportionnelle à la quantité d'air qui la traverse. Ceci permet de mesurer l'ensemble des volumes et débits entrant dans le système. Le débitmètre est calibré avant chaque expérimentation à partir d'une seringue de 3 litres. Par ailleurs, tout l'air expiré véhicule à travers un tube capillaire flexible (Permapure) jusqu'à une microchambre dynamique de prélèvement et de mélange des gaz (située à l'intérieur de l'unité portable), où les concentrations en oxygène et en dioxyde de carbone sont mesurées à des intervalles de temps préétablis. La fraction d'oxygène contenue dans l'air expiré (FEO_2) est mesurée par une sonde polarographique tandis qu'une sonde infrarouge permet d'analyser la fraction de gaz carbonique ($FECO_2$). Les analyseurs d' O_2 et de CO_2 sont également calibrés avant chaque expérimentation en fonction de la concentration en O_2 et en CO_2 de l'air ambiant (respectivement 20,93% et 0,03%) et d'un gaz étalon contenu dans une bouteille (respectivement 5% et 15%). Lors de cette calibration, les valeurs de la pression barométrique et les variations du degré hygrométrique sont enregistrées.

Les paramètres ventilatoires et gazeux analysés par ce système sont ensuite moyennés sur un intervalle de temps fixé à 15 s lors de nos expérimentations. A partir de ces données, la valeur de $\dot{V}O_2$ est calculée à partir de l'équation suivante :

$$\dot{V}O_{2,STPD} = \dot{V}E_{,STPD} \times \left[\frac{1-(FEO_2+FECO_2)}{1-(FIO_2+FEO_2)} \times FIO_2 - FEO_2 \right]$$

A.2. K4B2

Le système télémétrique K4b₂ a été validé par McLaughlin et al (2001) et Duffield et al (2004). Le mode de fonctionnement du K4b₂ permet une meilleure précision de la mesure par rapport au K4_{RQ} grâce à un recueil des données à chaque cycle respiratoire. L'unité portable, qui ne pèse que 550 g, est équipée d'un écran d'affichage permettant de contrôler directement toutes les étapes du test, et peut enregistrer jusqu'à 16000 cycles respiratoires.

A.3. METHODE DE DETERMINATION DE $\dot{V}O_{2,MAX}$

La consommation maximale d'oxygène était enregistrée lors d'un test maximal d'intensité croissante à une cadence librement choisie. En effet, les travaux de Woolford et al (1999) ont montré que l'utilisation de la cadence spontanément adoptée permettait d'obtenir la plus haute valeur de puissance maximale aérobie. Le protocole choisi afin de mesurer la $\dot{V}O_{2,max}$ lors des études 1, 2, 3 et 4bis était le suivant : échauffement de 6 min à 100 W suivi d'une augmentation progressive de la puissance de 30 W toutes les minutes jusqu'à épuisement du sujet. Les critères d'atteinte de $\dot{V}O_{2,max}$ sont ceux retenus par Howley et al (1995) : un plateau de la $\dot{V}O_2$ malgré une augmentation de la charge de travail, un quotient respiratoire supérieur ou égal à 1,1 et une fréquence cardiaque supérieure ou égale à 90 % de la fréquence cardiaque maximale théorique. Les quatre dernières plus hautes valeurs de $\dot{V}O_2$ du dernier palier sont ensuite sommées puis moyennées afin de déterminer la $\dot{V}O_{2,max}$.

A.4. METHODE DE DETECTION DES SEUILS VENTILATOIRES

Les seuils ventilatoires 1 (SV₁) et 2 (SV₂) sont déterminés selon la méthode décrite par Wasserman et al (1973). La valeur de SV₁ lors d'un test triangulaire sur ergocycle correspond au point d'inflexion de la cinétique de l'équivalent respiratoire pour l'O₂ ($\dot{V}_E / \dot{V}O_2$) sans augmentation concomitante de

l'équivalent respiratoire pour le CO₂ (\dot{V}_E/\dot{V}_{CO_2}). Ce point d'inflexion est également associé à la rupture de la pente de l'augmentation de \dot{V}_E en fonction de la puissance de l'exercice. La valeur de SV₂ correspond au point d'inflexion de la cinétique de l'équivalent respiratoire pour l'O₂ (\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}) avec une augmentation concomitante de l'équivalent respiratoire pour le CO₂ (\dot{V}_E/\dot{V}_{CO_2}). Lors des études 1, 2, 3 et 4bis la détermination des seuils ventilatoires était réalisée indépendamment par deux expérimentateurs, dont les résultats étaient comparés a posteriori. Les valeurs de SV₁ et SV₂ obtenues pour chaque sujet permettaient de fixer l'intensité relative des épreuves sous-maximales sur ergocycle à partir des valeurs de puissance mécanique (P) correspondant à SV₁ lors de l'étude 1, à 80% de P_{SV₁} pour l'étude 2 et à P correspondant à [(P_{SV₁} + P_{SV₂})/2] pour les études 3 et 4bis. Ces intensités d'exercice permettent en effet l'apparition d'une composante lente de la \dot{V}_{O_2} qui sollicite à la fois les fibres musculaires de type I et de type II (Barstow et al, 1996).

B. PARAMETRES MECANIQUES

B.1. METHODE DE MESURE DE LA FORCE MAXIMALE VOLONTAIRE ISOMETRIQUE

Les paramètres mécaniques de force maximale volontaire isométrique ont été recueillis à l'aide d'une jauge de contrainte (TME F 501 TC, Orgeval, Toulon, France) fixée à l'extrémité distale du bras d'un ergomètre isométrique à jambe (Schnell Trainingsgeräte GmbH, Peutenhausen, Allemagne). Le transducteur de force génère un signal électrique proportionnel à la force qui lui est appliquée.

Lors des expérimentations, les sujets étaient assis (angle de la hanche : 110°) avec les jambes fléchies (flexion du genou : 90°, 0° étant considéré comme l'extension complète). L'axe du genou était aligné avec l'axe de rotation du bras de l'ergomètre et la cheville solidement attachée à son extrémité d'où partait le capteur de force. Lors des sessions de test, il était demandé aux sujets de réaliser une contraction maximale volontaire (CMV) des muscles extenseurs du genou (0 rad.s⁻¹) d'une durée de 2 à 3 s en poussant contre le bras de l'ergomètre. De même, une contraction identique des muscles fléchisseurs du genou leur était ensuite demandée. Trois essais pour chaque contraction étaient réalisés et la meilleure performance définissait la CMV isométrique. Les signaux de force obtenus par l'intermédiaire de la jauge de contrainte étaient recueillis à une fréquence de 1000 Hz par une carte d'acquisition (DT 9800-series, Data Translation, Marlboro, USA) puis transmis vers l'ordinateur où ils étaient directement traités par le logiciel Origin 6.1 (Origin 6.1®, OriginLab, Northampton, USA).

B.2. METHODE D'ESTIMATION DE LA FORCE MAXIMALE VOLONTAIRE ISOCINETIQUE.

Lors des études 1 et 2, des mesures des capacités de force maximale volontaire isocinétique des membres inférieurs ont été réalisées sur un ergomètre isocinétique équipé d'un capteur de pression de type Ariel Computerized Exercise System (ACES, multifunction exercise, Ariel Dynamics Inc., Trabuco Canyon, USA). Ce système permet d'imposer en temps réel une résistance isométrique, isocinétique ou isotonique grâce à une résistance passive hydraulique contrôlée par ordinateur. La résistance peut-être appliquée vers le « haut » ou vers le « bas ». L'appareil permet une adaptation aux contraintes morphologiques du sujet. Lors de nos expérimentations, l'amplitude du mouvement était standardisée : le début du mouvement s'effectuait en partant de la position tronc et genoux fléchis à 90° et se terminait en position debout (angle des genoux = 0°). Chaque sujet effectuait trois séries de deux répétitions de squats maximaux isocinétiques à des vitesses faibles (16 et 8 cm.s⁻¹) lors desquelles le pic de force maximal était mesuré (Grooten et al, 2002). Un temps de repos de 5 secs entre les répétitions et de 5 min entre les séries était imposé.

B.3. METHODE D'ESTIMATION DE LA FORCE MAXIMALE DYNAMIQUE

Lors des études 3, 4 et 4bis, une évaluation de la force maximale dynamique a été réalisée en utilisant la méthode décrite par Bishop et al (1999). Il s'agissait de mesurer la charge que les sujets étaient capables de soulever une seule et unique fois (1RM). Celle-ci était mesurée lors d'un exercice d'extension de jambes réalisé à partir de la position assise (Schnell Trainingsgeräte GmbH, Peutenhausen, Allemagne) lors de l'étude 3 ou sur une presse horizontale (Technogym, Gambettola, Italie) lors des études 4 et 4bis. Les conditions de réalisation des exercices étaient standardisées (amplitude gestuelle, écartement des pieds) et un investissement maximal était exigé. Le protocole d'évaluation débutait par un échauffement standardisé suivi de la procédure de détermination de la force maximale dynamique. Cette dernière était mesurée grâce à l'augmentation progressive des charges soulevées (étude 3) ou poussées (études 4 et 4bis) jusqu'à l'atteinte du 1RM. La dernière charge soulevée avec succès une seule et unique fois était alors considérée comme le 1RM (Mero et al, 1989).

B.4. METHODE DE MESURE DES PARAMETRES MECANQUES LORS DE L'EXERCICE DE CYCLISME

Les protocoles de pédalage des études 1, 2, 3 et 4bis, maximaux (tests à charge croissante) ou sous-maximaux (tests à charge constante) se sont déroulés sur une bicyclette ergométrique à frein électromagnétique de type Excalibur Sport (Lode, Groningen, Pays-Bas). Pour l'étude 4bis, un

ergomètre SRM (Schoberer Rad Meßtechnik, Jülich, Welldorf, Allemagne) basé sur le même principe a été utilisé. Ces ergocycles disposent d'un cintre et d'une selle ajustable dans les deux dimensions du plan sagittal afin de permettre à chaque sujet de retrouver la position qu'il utilise sur son propre vélo. L'ergocycle offre également la possibilité de monter des pédales automatiques ainsi que des pédales traditionnelles à cale-pied afin de permettre à chacun d'utiliser ses propres chaussures.

Ces ergomètres permettent au sujet de maintenir une puissance constante indépendamment de la cadence de pédalage adoptée, en ajustant automatiquement le couple à la vitesse angulaire grâce à une unité de contrôle. Les manivelles de l'ergocycle sont équipées de jauges de contraintes permettant de mesurer le moment de force généré sur l'axe des manivelles. La cadence de pédalage ainsi que les données de moment de force sont mesurées et enregistrées tous les 2° pour chaque révolution par l'unité de contrôle. L'ergomètre est calibré en suivant les recommandations du constructeur avant chaque utilisation.

Lors du pédalage, la puissance de sortie est continuellement calculée puis enregistrée grâce à la formule suivante :

$$\text{Puissance (W)} = \text{Moment de force (Nm)} \cdot \text{Vitesse angulaire (rad.s}^{-1}\text{)}$$

Sur l'ergomètre SRM, l'application d'une force sur les manivelles entraîne une déformation des bandes de jauges de contraintes fixées entre les quatre bras d'aluminium du pédalier. Ces bandes envoient un signal proportionnel à la contrainte subie qui est converti en fréquence-voltage par les éléments électroniques du pédalier. La fréquence, qui est donc proportionnelle aux forces résultantes appliquées sur les manivelles et à la cadence de pédalage, est transmise par induction à une fréquence d'échantillonnage de 500 kHz à un capteur fixé dans la boîte du pédalier. Avant chaque épreuve, le pédalier est calibré en effectuant deux tours de manivelles à vide (*i.e.* sans qu'aucune tension ne soit exercée sur la chaîne).

Ces deux systèmes permettent de mesurer et d'enregistrer les moments de force résultants exercés au niveau des manivelles lors de chaque cycle de pédalage. A partir de l'enregistrement des données, les paramètres suivants ont été calculés pour chaque cycle de pédalage :

- La valeur moyenne du moment de force résultant exercé lors de la phase propulsive de la jambe dominante (PMTD) (*i.e.* entre 0° et 180°) et lors de la phase propulsive de la jambe non dominante (PMTND) (*i.e.* entre 180° et 360°).
- La valeur maximale du moment de force résultant exercé lors des phases propulsives de la jambe dominante (PTD) et de la jambe non dominante (PTND).
- Les angles correspondant respectivement à la valeur maximale du moment de force résultant exercé lors de la phase propulsive de la jambe dominante (AD) et de la jambe non dominante (AND).

C. PARAMETRES ELECTROMYOGRAPHIQUES

C.1. DETECTION ET TRAITEMENT DU SIGNAL

Dans toutes les études, la détection a été réalisée par dérivation bipolaire à l'aide d'électrodes de surface auto-adhésives de 40 mm de diamètre (Blue Sensor Q-00-S, Medicotest, Danemark), avec une distance inter-électrodes centre à centre de 25 mm. Ces électrodes contiennent une solution électrolytique en chlorure d'argent (Ag/AgCl). Lors de nos études, le signal EMG était recueilli sur les chefs superficiels du muscle quadriceps femoris, *i.e.* le *vastus medialis*, *rectus femoris* et *vastus lateralis* (Figure 13). L'activité EMG antagoniste a également été recueillie à partir du muscle *biceps femoris*. Les lieux de pose des électrodes étaient préparés minutieusement (rasage, ponçage et dégraissage) afin de maintenir la résistance inter-électrode inférieure à 1000 Ω . Les électrodes étaient ensuite appliquées directement sur la peau dans l'axe longitudinal du muscle en suivant les recommandations de Rainoldi et al (2004). Une électrode de référence était placée sur l'épine de la crête iliaque antero-supérieure droite. Des câbles blindés et pré-amplifiés (CMRR = 100 dB ; Z entrée = 10 G Ω ; gain = 600 ; Bande passante = 6 Hz à 1600 Hz) à proximité du site de détection assuraient le transfert du signal jusqu'au boîtier d'acquisition (DT 9800-series, Data Translation, Marlboro, USA). La fréquence d'échantillonnage étant établie à 1000 Hz, un filtre antialiasing de troisième ordre, passe bas de type Butterworth de fréquence de coupure à 500 Hz était utilisé.

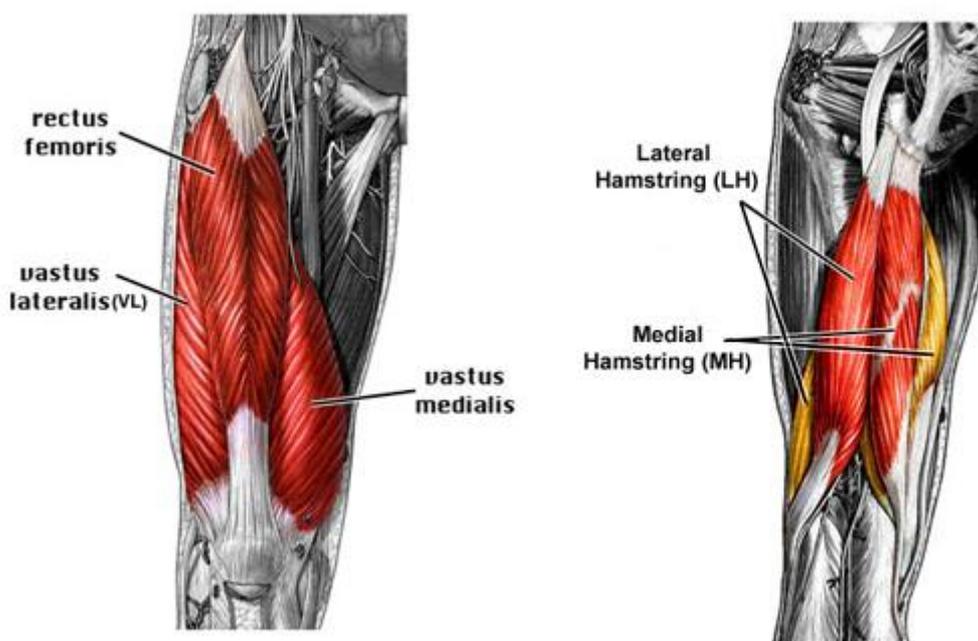


Figure 13 – Schéma anatomique des muscles superficiel de la cuisse.

C.2. ANALYSE DES DONNÉES ELECTROMYOGRAPHIQUES

CONDITIONS ISOMETRIQUES



En conditions isométriques les valeurs EMG intégré (EMGi) et RMS étaient calculées pendant une durée de 500 ms à partir de l'instant où le sujet atteignait un plateau de moment maximal lors de contraction maximale volontaire. Une analyse était ensuite effectuée à partir d'un programme ajouté au logiciel de traitement du signal (Origin 6.1®, OriginLab, Northampton, USA ; EMG Toolbar add-on) afin de calculer les valeurs d'EMGi et RMS moyennes sur la période considérée.

CONDITIONS DYNAMIQUES



En conditions dynamiques lors d'exercices de pédalage, deux types de traitements sont réalisés selon les études (Figure 14). Le premier est un traitement que nous qualifierons de « quantitatif ». Le signal EMG était considéré comme actif lorsque les variations à la moyenne étaient supérieures à une déviation standard de ± 3 écart-type par rapport à la ligne de base et que sa durée d'activation était supérieure à 50 ms (Neptune et al, 1997). Le signal de chaque muscle était ensuite redressé, intégré (EMGi) puis normalisé (EMGi normalisé) par rapport à sa propre valeur enregistrée lors d'une contraction maximale volontaire isométrique. De plus, lors de l'étude 3, le signal EMGi était

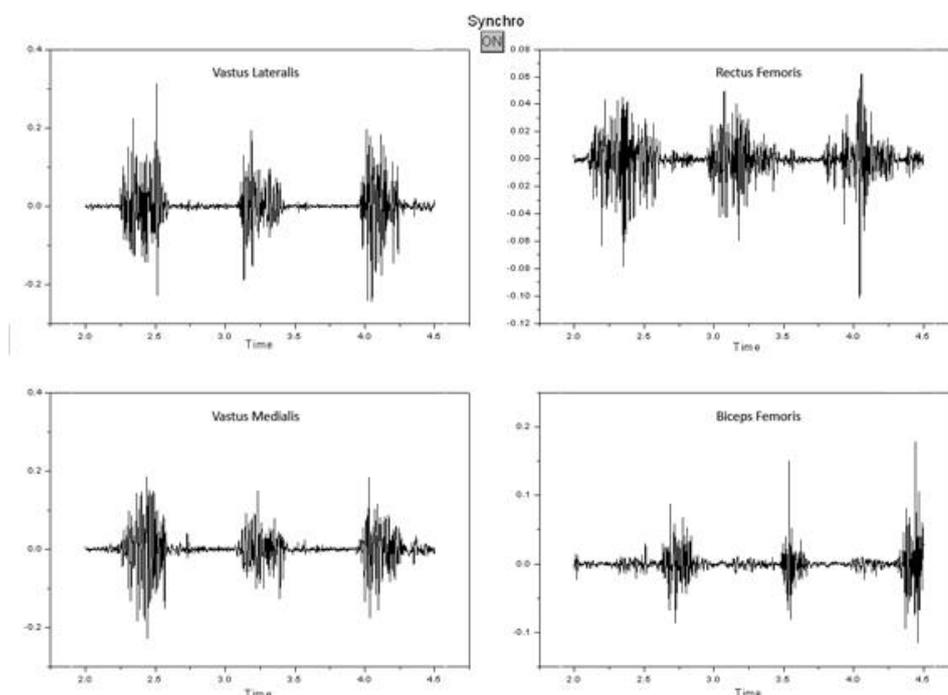


Figure 14 – Exemple de signaux EMG recueillis lors d'un exercice de pédalage sur les muscles VL, RF, VM et BF.

normalisé par rapport à sa propre durée d'activation mesurée en condition dynamique non fatiguée et exprimé sous la forme du débit EMGi ($\dot{Q}EMGi$) (Hauswirth et al, 2000). Le second traitement était « qualitatif » et analysait les temps de début d'activation, de durée ainsi que de fin d'activation de chaque bouffée EMG en se basant sur la méthode de détection précédemment décrite. Pour ces deux types de traitement, si le sujet présentait une double activation, la fin de la seconde bouffée était considérée comme la désactivation (Sarre et Lepers, 2005).

D. TECHNIQUE DE NEUROSTIMULATION

La technique de neurostimulation consiste à appliquer sur le nerf moteur une stimulation électrique d'intensité et de durée suffisante pour générer des réponses maximales mécaniques (secousses) et électrophysiologiques (réponse M_{max}) du muscle. Les stimulations électriques sont réalisées à l'aide d'un stimulateur (modèle DS7, Digitimer, Hertfordshire, Royaume-Uni). Le nerf fémoral est stimulé au moyen d'une électrode de stimulation monopolaire (cathode) en forme de sphère de tungstène (diamètre : 10 mm) pressée au niveau de l'aîne (triangle fémoral). L'électrode de référence (anode) est un rectangle adhésif mesurant 50 cm² (10 x 5 cm) (Medicomplex, Ecublens, Suisse) placée sur la fosse glutéale en opposition avec la cathode. Afin d'obtenir un recrutement spatial complet, les impulsions rectangulaires de 1 ms sont délivrées à une tension maximale constante de 400 V et une intensité variant de 50 à 110 mA selon les sujets.

D.1. MESURE DES PARAMETRES DE LA REPONSE M_{MAX} ET DE LA REPONSE MECANIQUE ASSOCIEE

Le protocole débutait par une familiarisation du sujet avec la technique de neurostimulation suivi d'une détection du niveau de stimulation optimal propre au sujet permettant une détection de la réponse M et de sa réponse mécanique associée. Ceci était réalisé grâce à l'augmentation progressive de l'intensité de stimulation par incrément de 10 mA. Après détermination du seuil d'intensité propre au sujet permettant la réponse M_{max} , trois stimulations espacées de 2 secs était évoquées au repos afin de servir de stimulations contrôles. Les paramètres obtenus à partir de l'onde M sont : la durée pic à pic (PPD), l'amplitude pic à pic (PPA) et la valeur RMS de l'onde M (RMS_M). Le rapport entre la RMS brute et la RMS_M est également calculé afin de s'affranchir des mécanismes situés en aval de la jonction neuromusculaire. Ceci permet de fournir un indice supplémentaire représentatif d'une altération de l'activation centrale. La réponse mécanique associée à la stimulation présente, quant à elle, les paramètres suivants : le pic du moment (Pt), le temps de contraction (Ct) et le temps de demi-relaxation (HRT).

D.2. MESURE DU RATIO D'ACTIVATION CENTRALE (CAR)

Le niveau d'activation est mesuré à partir des contractions isométriques grâce à la technique appelée « twitch interpolation » proposée par Merton (1954). Afin de mesurer le niveau d'activation des muscles extenseurs du genou, une stimulation du nerf fémoral était évoquée avant et pendant une contraction maximale volontaire isométrique. Le niveau d'activation, exprimé lors de nos études par le ratio d'activation centrale (CAR) proposé par Kent-Braun et Blanc (1996), était calculé grâce au rapport entre la valeur de l'amplitude de la réponse mécanique maximale et la somme de cette même valeur et de la valeur de l'amplitude de la secousse surimposée lors de la CMV isométrique. Le CAR est exprimé dans la formule suivante :

$$\text{CAR (\%)} = \left[\frac{\text{Amplitude CMV}}{\text{Amplitude CMV} + \text{Amplitude de la secousse surimposée}} \right] \times 100$$

CHAPITRE VI : TRAVAIL EXPERIMENTAL

A. ÉTUDE N°1 : RELATION ENTRE LE NIVEAU DE FORCE ET LA CADENCE DE PEDALAGE

Relationship between Strength Level and Pedal Rate

François Bieuzen, Fabrice Vercruyssen, Jeanick Brisswalter,
Christophe Hausswirth.

Article accepté pour publication dans
International Journal of Sports Medicine

Relationship between Strength Level and Pedal Rate

Authors

F. Bieuzen¹, F. Vercauysen¹, C. Hauswirth², J. Brisswalter¹

Affiliations

¹ Department of Ergonomics, University of Toulon Var, Toulon, France

² Department of Biomechanics and Physiology, Insep, Paris, France

Key words

- cyclists
- freely chosen cadence
- strength capacity
- energetical optimum
- neuromuscular optimum

Abstract

▼
The purpose of this study was to examine the relationship between strength capacity and preferred and optimal cadence in well trained cyclists. Eighteen cyclists participated in this study. Each subject completed three sessions. The initial session was to evaluate the maximal isokinetic voluntary contraction level of lower limb. The second session was an incremental test to exhaustion. During the third session subjects performed a constant cycling exercise (20 min) conducted at five randomly cadences (50, 70, 90, 110 rpm) and at the preferred cadence (FCC) at the power reached at ventilatory threshold. Car-

diorespiratory and EMG values were recorded. A metabolic optimum (EOC) was observed at 63.5 ± 7.8 rpm different from preferred cadence (FCC, 90.6 ± 9.1 rpm). No difference was found between FCC and the neuromuscular optimal cadence (NOC, 93.5 ± 4). Significant relationships were found between EOC, NOC and strength capacities ($r = 0.75$ and 0.63), whereas FCC was only related with $\dot{V}O_{2\max}$ ($r = 0.59$). The main finding of this study was that during submaximal cycling energetically optimal cadence or neuromuscular optimum in trained cyclists was significantly related with strength capacity and whereas preferred cadence seems to be related with endurance training status of cyclists.

Introduction

▼
During road cycling, performance is limited by numerous physiological or biomechanical factors. Among it has been suggested that performance during submaximal cycling is related to the capacity of the subject to sustain maximal locomotion speed with low metabolic energy expenditure during the whole race [1,17]. Within this framework, the more economical athlete should theoretically be able to move faster, or conserve energy for the later stage of an event better, than a less economical athlete. This capacity is assessed by the measurement of the energy cost of locomotion that also reflects the biomechanical demand associated with changes in movement pattern [1,6,32]. Therefore, in order to minimize the energy cost of locomotion, the choice of a particular cadence in cycling or running is classically evoked by coaches and researchers [24]. For running or walking, the relation between movement frequencies and energy cost has been widely studied, often suggesting that the performer spontaneously adopts the pattern of locomotion leading to the lowest energy cost [3]. This does

not appear to be the case for cycling. On the one hand the energetically optimal cadence ranges from 40 rpm to 80 rpm in trained or untrained cyclists [2,4,12,19] but, observations of cyclists often reveal a significant difference between their preferred and most economical cadences [10]. The following functional assumptions have been made to explain this apparent conflict: changes in pedaling forces [26], neuromuscular activation [29], aerobic power or cycling experience [20]. Although these parameters could influence the relationship between energy cost and cadence, the lack of consistence of literature results highlights the difficulty in identifying precisely explain factors of the difference [1,19,21]. In fact, optimization principles governing locomotion for cycling are probably as numerous as for other forms of locomotion, and it has been classically described in motor control studies that the adoption of a specific locomotor pattern could be seen as a function of (a) the task constraints and (b) the constraints of the performer [15]. Within this framework, Marsh and Martin [19] hypothesized that preferred cadence could be related to muscular properties of the lower ex-

accepted after revision
June 7, 2006

Bibliography

DOI 10.1055/s-2007-964859
Published online 2007
Int J Sports Med © Georg Thieme Verlag KG Stuttgart · New York · ISSN 0172-4622

Correspondence

Prof. Jeanick Brisswalter
Department of Ergonomics
University of Toulon Var
Av de l'Université
83957 La Garde Cedex
France
brisswalter@univ-tln.fr

tremity muscles. At each cadence a corresponding mean torque value is associated and therefore a specific force is applied on the pedals. This mean torque or force corresponds to a percentage of the maximum strength capacity that differs between subjects. Indeed, during cycling at the same cadence, the corresponding mean torque will correspond to a lower percentage of maximal force capacity for the stronger cyclists. To the best of our knowledge, no previous study has examined the relation between the choice of a particular cadence and the strength capacity of the cyclists. Therefore, the purpose of this study is to examine the relationship between strength capacity and preferred, most economical and optimal neuromuscular cadences.

Methods



Subjects

Eighteen trained and motivated male cyclists (age: 31.6 ± 5.2 years; mass: 71.4 ± 7.0 kg; height: 1.77 ± 0.06 m) who currently took part in competition at national level served as subjects in this study. Each laboratory session was undertaken during the "pre-competition" (i.e. winter: January) period of the sport season. Before participating in this study, subjects were fully informed about the protocol, and informed consent was obtained prior to all testing. This study was approved by a local research ethics committee. Each subject completed three laboratory-based testing sessions separated by at least 48 h rest period.

Experimental procedures

Maximal isokinetic voluntary contraction

The initial session was to evaluate the maximal isokinetic voluntary contraction level (MVC_i) of lower extremity limb from a squat movement conducted on a specific ergometer (Ariel Dynamics Inc., type Ariel Computerized Exercise System [ACES] "multifunction exercise", Trabuco Canyon, CA, USA) validated by Grooten et al. [11]. Before each session, the ergometer was calibrated according to manufacturer specifications. The range of motion was standardized so that the movement started from zero position with a trunk/thigh angle of 90° and finished with an extended lower limb (knee angle = 180°). All subjects were familiarized with this ergometer and have made a warm-up of two set of ten repetitions at a velocity of $65 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ before the squat evaluation. Each subject performed three sets of two repetitions of maximal isokinetic squat at two different velocities (16 and $8 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$). A short rest time was imposed between each repetition (30 sec) and each set (5 min). The subjects were instructed to push the bar "as fast as possible", and they were encouraged to perform at their maximal capacity. The maximal peak force values (F_{max}) were obtained either for isokinetic velocities of 16 or $8 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$. Since body mass (BM) values are different between subjects and thus could affect force capacities, F_{max} was also expressed according to body mass values (F_{max}/BM). For all subjects, the right leg was their dominant leg.

Incremental cycling exercise

Subjects were then asked to perform an incremental cycling session on an electromagnetically braked ergocycle (Lode, type Excalibur, Gröningen, The Nederland) at the self-selected cadence. The handlebars and racing seat are fully adjustable both vertically and horizontally to reproduce conditions known to subjects from their own bicycles. Moreover, this ergometer was equipped with individual racing pedals and toes clips allowing subject to

wear their own cycling shoes. The ergometer allowed subjects to maintain the power output constant independent of the selected cadence, by automatically adjusting torque to angular velocity. The test began with a warm-up of 100 W lasting 6 min, after which the power output was increased by 30 W each minute until the subjects were exhausted. The criteria used for the determination of maximal oxygen uptake ($\dot{V}O_{2\text{max}}$) were a plateau in $\dot{V}O_{2\text{max}}$ despite an increase in work rate and a respiratory exchange ratio (RER) above 1.1 or a heart rate (i.e. HR) over 90% of the predicted maximal HR [13]. The four highest consecutive $\dot{V}O_2$ values were summed in the last stage to determine $\dot{V}O_{2\text{max}}$. In addition, the ventilatory threshold (VT) was determined by using the criteria of an increase $\dot{V}E/\dot{V}O_2$ with non-concomitant increase of $\dot{V}E/\dot{V}CO_2$ [31] ($\dot{V}E$, expiratory flow). Visual evaluation to determine VT was carried out independently by three experienced investigators.

Constant cycling exercise

Before starting the third session, subjects were placed in a seated position and were securely strapped into the test chair to perform an isometric knee extension and flexion using an isometric ergometer (Type: Schnell Trainingsgeräte GmbH, Peutenhausen, Deutschland). The studied limb was the right leg. Subjects sat with a 90° knee angle (0° as full leg extension), with the ankle attached to the ergometer arm. The knee axis was aligned with the dynamometer axis. Surface electromyographic signal (EMG) was recorded on vastus lateralis (VL) during the knee extensors maximal voluntary contraction (MVC, N), and on biceps femoris (BF) during the knee flexors MVC. Subjects performed two maximal isometric contraction of short duration (2–3 s) of the knee flexor and extensor muscles. A 60 s period of rest was imposed between each contraction. The maximal force values in knee extension and flexion movement were measured using a strength sensor and the best performance consecutive to the two trials was selected as the MVC. Maximal integrated EMG values were calculated for VL and BF muscles during MVC (period of 500 ms), and were used to normalize the neuromuscular activity recorded during cycling according to Hunter et al. [14].

Subsequently, subjects performed a constant cycling exercise (20 min) conducted at five randomly assigned cadences (4 min at 50, 70, 90, 110 rpm and the preferred cadence [FCC]) for a power output corresponding to the work rate reached at VT (222.6 ± 25.9 W). A bicycle computer with a cadence monitor provided feedback to subjects so that the cadence could be maintained within ± 1 rpm of the target cadence during the duration of test. For the FCC trial, the cadence monitor was covered and the subject was asked to cycle at a cadence considered as the most comfortable during an extended period of time (> 1 h). The cadence was continuously monitored during the overall cycling exercise. Moreover, pulmonary gas exchanges were measured using a portable telemetric gas exchange system (Cosmed K4RQ[®], Rome, Italia) and the EMG activity was recorded on the right VL and BF muscles during the overall cycling bout. The Cosmed K4RQ[®] was calibrated prior to each experimental session according to external temperature and humidity. Cardiorespiratory and EMG data were recorded during the fourth minute at each imposed cadence (50, 70, 90 and 110 rpm) and at FCC. It was assumed that a steady state was achieved when four consecutive 30 s $\dot{V}O_2$ readings were within $\pm 1 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ of each other. All subjects were able to reach this criterion after 2–3 min of cycling.

Table 1 Characteristics of subjects

Subjects (N = 18)	$\dot{V}O_{2max}$ (ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	P_{max} (W)	VT (W)	V_{max} (m·s ⁻¹)	F_{max} (N)	F_{max}/BM (N·kg ⁻¹)	BM (kg)
Mean	65.3	402.8	222.6	0.264	1717.1	19.0	73.0
SD	7.1	32.2	25.9	0.027	284.6	3.1	6.7

$\dot{V}O_{2max}$: maximal oxygen uptake; P_{max} : maximal aerobic power; VT: ventilatory threshold; V_{max} : maximal velocity; F_{max} : maximal peak force; BM: body mass

Table 2 Relationship between strength capacity, physiological optima and preferred cadence

	EOC (rpm)	$\dot{V}O_{2max}$ (ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	P_{max} (W)	VT (W)	V_{max} (m·s ⁻¹)	NOC (rpm)	F_{max} (N)	F_{max}/BM (N·kg ⁻¹)	FCC (rpm)
EOC									
$\dot{V}O_{2max}$	0.02								
P_{max}	0.44	0.40							
VT	0.47	0.55*	0.51*						
V_{max}	0.73*	0.19	0.46	0.22					
NOC	0.69*	0.10	0.35	0.28	0.46				
F_{max}	0.75*	0.05	0.50*	0.16	0.83*	0.63*			
F_{max}/BM	0.67*	0.31	0.35	0.26	0.88*	0.46	0.84*		
FCC	0.16	0.54*	0.15	0.23	0.28	0.15	0.37	0.03	
BM	0.25	0.59*	0.29	0.15	0.05	0.40	0.44	0.11	0.56*

EOC: energetically optimal cadence; $\dot{V}O_{2max}$: maximal oxygen uptake; P_{max} : maximal aerobic power; VT: ventilatory threshold; V_{max} : maximal velocity; NOC: neuromuscular optimal cadence; F_{max} : maximal peak force; BM: body mass; FCC: preferred cadence. * when a statistical relationship was found between dependant variables, $p < 0.05$

Measurement of EMG signal

The muscles activities of VL and BF muscles of the right leg, selected for their high contribution to the propulsive cycling task [28], were monitored with surface EMG. The subjects were prepared for placement of EMG electrodes by shaving the skin of each electrode site, cleaning it carefully with alcohol swab and lightly abrading it to maintain a low inter-electrode resistance of $< 1000 \Omega$. Pairs of Ag/AgCl pre-gelled surface electrodes (Medicotest, type Blue Sensor, Q-00-S, Copenhagen, Denmark) of 40 mm diameter with a center to center distance of 25 mm were applied along the fibers over the bellies of the two muscles for EMG data acquisition. The electrodes were secured with surgical tape and cloth wrap to minimize disruption during the movement. A ground electrode was placed on a bony site over the right anterior superior spine of the iliac crest.

EMG signals were pre-amplified closed to detection site (Common Mode Rejection Ratio, CMRR = 100 dB; Z input = 10 G Ω ; gain = 600, bandwidth frequency = from 6 Hz to 1600 Hz). Prior to acquisition, a third order, zero lag Butterworth antialiasing filter at 500 Hz was applied. EMG data were collected from each muscle during 40 consecutive crank cycles during the last minutes of each cadence. Data were digitized through an acquisition board (DT 9800-series, Data Translation, Marlboro, VT, USA) and stored on a computer to be analyzed using custom-written add-on software (Origin 6.1[®], OriginLab, Northampton, MA, USA). The EMG data were sampled at 1000 Hz, normalized (normalized EMG) to muscle maximal EMG obtained during MVC test for each individual muscle and analyzed on all 40 consecutive crank cycles.

Statistical analyses

All data were expressed as mean \pm standard deviation (SD). Based on previous studies, the relationships between $\dot{V}O_2$ and pedaling cadence [2, 4, 19–21] but also between the sum of normalized VL and BF integrated electromyogram signal (iEMG) and

pedaling cadence [22, 23] for each subject were fitted using a polynomial regression with a quadratic model. The minimum point of the U-shape represented the theoretical energetically optimal cadence (EOC) and the theoretical neuromuscular optimal cadence (NOC). Relationship between dependant variables and differences between cycling cadence optima were analyzed using both Parametric and non Parametric correlation tests. The 0.05 level of significance was used for all statistical procedures.

Results

▼

Table 1 shows the mean values in MVCi, $\dot{V}O_{2max}$, the maximal aerobic power (P_{max}) and the power output at VT concerning the experimental group.

A quadratic relationship was observed between $\dot{V}O_2$ and cadence with the identification of the EOC at 63.5 ± 7.8 rpm significantly different from FCC (90.6 ± 9.1 rpm). No significant difference was found between FCC and NOC (93.5 ± 4.0 rpm) (Table 1). Relationships between dependant variables are presented in Table 2. Significant negative relationships were found between EOC and strength capacities (respectively for F_{max} , F_{max}/BM and the maximal velocity (V_{max}), $r = 0.75$; 0.67 and 0.73). Furthermore, a significant relationship was found between NOC, EOC and F_{max} (respectively $r = 0.69$ and 0.63), whereas FCC was only significantly related with $\dot{V}O_{2max}$ and BM (respectively $r = 0.59$ and 0.56).

A previously evocated, a significant relationship was found between resultant force applied on the pedal and F_{max} but only for 50 rpm (respectively for 50, 70, 90, 110 rpm, $r = 0.46_{[S]}$, $0.28_{[NS]}$, $0.11_{[NS]}$, $0.08_{[NS]}$).

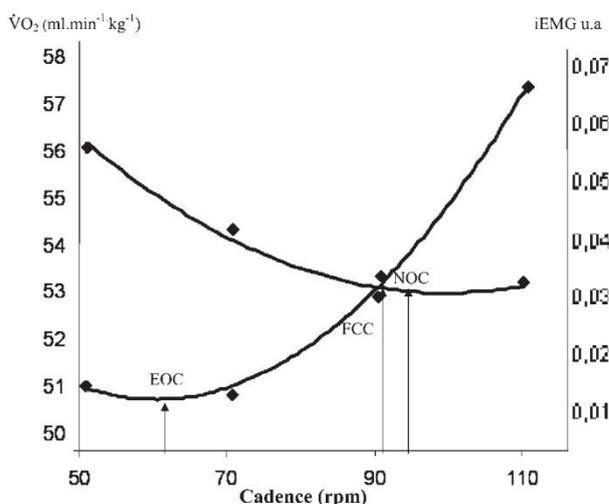


Fig. 1 Physiological optima and preferred cadence in the experimental population. EOC: energetically optimal cadence; NOC: neuromuscular optimal cadence; FCC: preferred cadence; $\dot{V}O_2$: oxygen uptake; iEMG: integrated EMG.

Discussion

Based on the hypothesis of Marsh and Martin [19], the objective of the current study was to examine the relationship between strength capacity and cadences corresponding to physiological optima or FCC. The main finding of this study was that energetically optimal cadence (EOC) at submaximal power in trained cyclists was significantly related with strength capacity and NOC whereas FCC was only correlated with P_{max} .

According to previous literature, our cyclists have naturally selected a cadence (range: 77–114 rpm) significantly higher than the EOC (range: 51–73 rpm) but not significantly different from NOC (range: 84–99 rpm) (● Fig. 1). Furthermore, no significant relationship was found between either EOC or NOC and FCC. These results support, on the one hand, the fact that minimization of aerobic demand is not a critical determinant of self-selected cadence during a cycling exercise of ~200 W in trained subjects [2,19,21,29,30]. In fact, during cycling a systematic difference is observed between EOC (50–60 rpm) and the self-selected cadence (80–90 rpm) reported either in trained cyclists and runners [19] or highly trained triathletes [30]. However, it seems that training and practicing level of the subjects affect the EOC. Indeed, the EOC (~80 rpm) of experimented [7,8] and professional road cyclists [18] was higher than the EOC found on Marsh and Martin's subjects [19]. On the other hand, complementary studies have tried to analyze the FCC using criteria other than the minimization of energy expenditure, such as an optimization of the force applied to the cranks, a minimization of the lower extremity net joint moments [21,23] or iEMG of the muscles [29]. In our study neuromuscular optimal values (93.5 ± 4.0 rpm) could be compared with previous results of the literature. For example, Takaishi et al. [29] noted a quadratic relationship with a reduced EMG activity (VL) at 80 and 90 rpm. However in our study no significant relationship was observed between NOC and FCC ($r = 0.15$, NS). This result could be linked for one part to the difficulty raised in the literature to obtain consistent results on NOC determination. In this context, Neptune et al. [22] showed that gluteus maximus and soleus muscles had

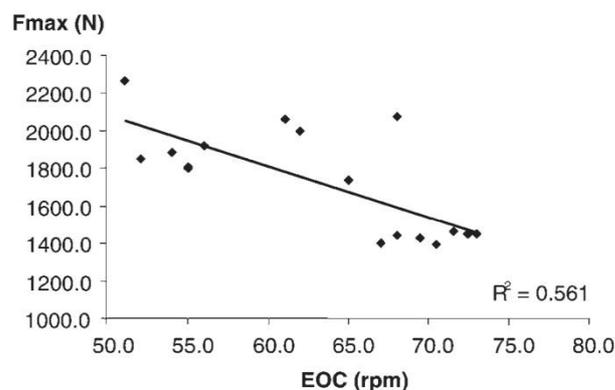


Fig. 2 Relationship between energetically optimal cadence and F_{max} ; F_{max} : maximal peak force; EOC: energetically optimal cadence.

significant quadratic trends with minimum values at 90 rpm whereas hamstring and vastus medialis muscles systematically increased muscle activity as pedaling cadence increased. Furthermore, Marsh and Martin [15] indicated a reduced EMG activity (VL, rectus femoris, soleus and gastrocnemius) at cadences ranging from 50 to 65 rpm for a power output of 200 W. These contradictory results obtained on various muscles and across different cadences make difficult the explanation of the FCC exclusively from the iEMG-based measures in trained cyclists.

In this study the only significant relationship was found between FCC and $\dot{V}O_{2max}$ values ($r = 0.54$). This result could be compared with previous results by Marsh and Martin [21] indicating that trained cyclists and runners of equal aerobic fitness level spontaneously adopt a similar cadence during cycling exercises conducted at a power output of 200 W. These authors concluded that the reduction of aerobic demand and cycling experience are not key determinants of self-selected cadence in trained subjects but could be linked to endurance training status. Force-velocity (F-V) properties of the lower extremity were often suggested to explain the choice of a particular cadence [16,19] muscles. Also, Marsh and Martin [19] hypothesized that the similar preferred cadences of trained cyclists and runners compared to less trained subjects are due to similarities in the F-V properties of the lower extremity muscles developed during endurance training (i.e. high repetitions or relatively fast joint angular velocities). Therefore, changes in the mechanical properties of muscle induced by the training characteristics may coincide with changes in FCC. Our results do not directly validate the hypothesis by Marsh and Martin [19] since no significant relationship was found between strength capacities and FCC. It must be noted that, in this investigation, the use of an isokinetic dynamometer did allow to assess only indirectly the F-V properties *in vivo* from a set of squat movements since the direct comparison with the F-V curves obtained *in vitro* has not been clearly established [25]. Therefore further studies conducted at different power outputs are necessary in attempt to validate the hypothesis regarding the influence of muscular properties on the self-selected cadence.

On the opposite, one interesting result of this study is the significant negative relationship between EOC and strength capacities (● Fig. 2). During moderate exercise, several factors could explain the change in energy cost with increasing cadence. On the one hand, the rise in the ventilation cost and/or the increase in internal work for repetitive limb movements have been classi-

cally hypothesized to explain the increase in energy cost [5,9]. Francescato et al. [9] indicated that the fraction of overall $\dot{V}O_2$ due to internal work for a subject cycling at 100 W and 60 rpm was about 0.2 whereas this fraction was around 0.6 at 100 rpm. In addition, Coast et al. [5] indicated that the cost of ventilation estimated from the increase in the work of breathing (i.e. variations in $\dot{V}E$) could explain at least 30% of the $\dot{V}O_2$ rise. Therefore for moderate cadence we could expect a rise in energy cost of locomotion with the increase in cadence. On the other hand, one of the factors often used to explain changes in energy cost of locomotion and pedal cadence manipulation is modification in muscle fiber recruitment [2,27]. Within this framework, Wolegde [33] has suggested that the shift from type I to type II fibers (which have a lower muscle efficiency than type I fibers) could be linked to a decrease in thermodynamic muscle efficiency leading to an increase in energy cost. Thus, in our study one hypothesis could relate the relationship between strength capacities and EOC with muscle fibers recruitment. It is well established that a reduction in forces application on the cranks, minimum values of the average individual muscle activation, occur at a cadence of 90 rpm during a submaximal steady-state cycling [23]. Therefore in stronger cyclists force applied on the pedals at low cadence corresponds to a lower percentage of the maximum strength capacity allowing them to recruit more type I fiber more economically; on the opposite, weaker cyclists need to increase pedal rate to decrease the force applied on the pedals. Thus in stronger cyclists at sub maximal intensities we can hypothesize that an increase in energy cost with pedal cadence is mainly related to the increase in internal work or ventilation whereas in weaker cyclists the relationship between cadence and energy cost results from both optimal force applied on the pedals and internal or ventilation work. This result gives indirect evidence to the fact that the relationship between cadence and energy cost is specific to the task constraints and the constraints of the performer. Further studies using different cycling intensities are necessary to validate this hypothesis.

References

- 1 *Abiss CR, Laursen PB.* Models to explain fatigue during prolonged endurance cycling. *Sports Med* 2005; 35: 1–32
- 2 *Brisswalter J, Hausswirth C, Smith D, Vercruyssen F, Vallier JM.* Energetically optimal cadence vs. freely-chosen cadence during cycling: effect of exercise duration. *Int J Sports Med* 2000; 21: 60–64
- 3 *Brisswalter J, Mottet D.* Energy cost and stride duration at preferred transition gait speed between walking and running *Can J Appl Physiol* 1996; 21: 471–480
- 4 *Coast JR, Cox RH, Welch HG.* Optimal pedalling rate in prolonged bouts of cycle ergometry. *Med Sci Sports Exerc* 1986; 18: 225–230
- 5 *Coast JR, Rasmussen SA, Krause KM, O Kroy JA, Loy RA, Rhodes J.* Ventilatory work and oxygen consumption during exercise and hyperventilation. *J Appl Physiol* 1993; 74: 793–798
- 6 *Di Prampero PE.* The energy cost of human locomotion on land and in water. *Int J Sports Med* 1986; 7: 55–72
- 7 *Foss O, Hallen J.* The most economical cadence increases with increasing workload. *Eur J Appl Physiol* 2004; 92: 443–451
- 8 *Foss O, Hallen J.* Cadence and performance in elite cyclists. *Eur J Appl Physiol* 2005; 93: 453–462
- 9 *Francescato MP, Girardis M, di Prampero PE.* Oxygen cost of internal work during cycling. *Eur J Appl Physiol* 1995; 72: 51–57
- 10 *Gregor RJ, Broker JP, Ryan MM.* The biomechanics of cycling. *Exerc Sport Sci Rev* 1991; 19: 127–168
- 11 *Grooten WJ, Puttermans V, Larsson RJ.* Reliability of isokinetic supine bench press in healthy women using the Ariel Computerized Exercise System. *Scand J Med Sci Sport* 2002; 12: 218–222
- 12 *Hansen EA, Andersen JL, Nielsen JS, Sjogaard G.* Muscle fiber type, efficiency, and mechanical optima affect freely chosen pedal rate during cycling. *Acta Physiol Scand* 2002; 176: 185–194
- 13 *Howley ET, Bassett DR Jr, Welch EG.* Criteria for maximal oxygen uptake: review and commentary. *Med Sci Sports Exerc* 1995; 27: 1292–1301
- 14 *Hunter AM, St Clair Gibson A, Lambert M, Noakes TD.* Electromyographic (EMG) normalization method for cycle fatigue protocols. *Med Sci Sports Exerc* 2002; 34: 857–861.
- 15 *Kelso JAS, Scholtz JP, Schöner G.* Dynamics governs switching among pattern of co-ordination in biological movement. *Phys Lett A* 1988; 134: 8–12
- 16 *Kohler G, Boutellier U.* The generalized force-velocity relationship explains why the preferred pedaling rate of cyclists exceeds the most efficient one. *Eur J Appl Physiol* 2005; 94: 188–195
- 17 *Lucia A, Hoyos J, Chicharro JL.* Physiology of professional road cycling. *Sports Med* 2001; 31: 325–337
- 18 *Lucia A, San Juan AF, Montilla M, Canete S, Santalla A, Earnet C, Perez M.* In professional road cyclists, low pedaling cadences are less efficient. *Med Sci Sports Exerc* 2004; 36: 1048–1054
- 19 *Marsh AP, Martin PE.* Effect of cycling experience, aerobic power, and power output on preferred and most economical cycling cadences. *Med Sci Sports Exerc* 1997; 29: 1225–1232
- 20 *Marsh AP, Martin PE.* The association between cycling experience and preferred and most economical cadences. *Med Sci Sports Exerc* 1993; 25: 1269–1274
- 21 *Marsh AP, Martin PE, Foley KO.* Effect of cadence, cycling experience, and aerobic power on delta efficiency during cycling. *Med Sci Sports Exerc* 2000; 32: 1630–1634
- 22 *Neptune RR, Kautz SA, Hull ML.* The effect of pedalling rate on coordination in cycling. *J Biomech* 1997; 30: 1051–1058
- 23 *Neptune RR, Hull ML.* A theoretical analysis of preferred pedaling rate selection in endurance cycling. *J Biomech* 1999; 32: 409–415
- 24 *Nesi X, Bosquet L, Pelayo P.* Preferred pedal rate: an index of cycling performance. *Int J Sports Med* 2004; 25: 46–49
- 25 *Osterning LR.* Isokinetic dynamometry: implications for muscle testing and rehabilitation. *Exerc Sport Sci Rev* 1986; 14: 45–80
- 26 *Patterson RP, Moreno MI.* Bicycle pedalling forces as a function of pedalling rate and power output. *Med Sci Sports Exerc* 1990; 22: 512–516
- 27 *Poole, DC, Richardson, RS.* Determinants of oxygen uptake. *Sports Med* 1997; 24: 308–320
- 28 *Ryan MM, Gregor RJ.* EMG Profiles of lower Extremity Muscles During Cycling at Constant Workload and Cadence. *J Electromyogr Kinesiol* 1992; 2: 69–80
- 29 *Takaishi T, Yasuda Y, Ono T, Moritani T.* Optimal pedalling rate estimated from neuromuscular fatigue for cyclists. *Med Sci Sports Exerc* 1996; 28: 1492–1497
- 30 *Vercruyssen F, Brisswalter J, Hausswirth C, Bernard T, Bernard O, Vallier JM.* Influence of cycling cadence on subsequent running performance in triathletes. *Med Sci Sports Exerc* 2002; 34: 530–536
- 31 *Wasserman K, Whipp BJ, Koyle SN, Beaver WL.* Anaerobic threshold and respiratory gas exchange during exercise. *J Appl Physiol* 1973; 35: 236–243
- 32 *Williams KR.* The relationship between mechanical and physiological energy estimates. *Med Sci Sports Exerc* 1985; 17: 317–325
- 33 *Wolegde RC.* Possible effects of fatigue on muscle efficiency. *Acta Physiol Scand* 1998; 162: 267–273

SYNTHESE



La première étude se base sur l'hypothèse de Marsh et Martin (1997) qui suggère que le choix de la cadence de pédalage pourrait être dépendante des propriétés contractiles des muscles des membres inférieurs. Notre étude rend compte de la relation entre un niveau de force maximal et la cadence de pédalage, chez des sujets spécialistes en cyclisme. Un groupe composé de 18 cyclistes entraînés a réalisé un premier test évaluant la force maximale isocinétique des membres inférieurs à partir d'un ergomètre isocinétique. Lors d'une seconde session, les sujets ont effectué un test incrémental visant à évaluer leur capacité maximale aérobie sur ergocycle. Enfin, cinq exercices courts et consécutifs de pédalage, à différentes cadence (4 min par cadence ; 50, 60, 70, 90, 110 rev.min⁻¹ et cadence librement choisie) et à une puissance de sortie correspondant au premier seuil ventilatoire, ont été réalisés lors d'une troisième session. Lors de ce dernier test, les paramètres cardio-respiratoires, neuromusculaires (EMG des muscles vastus lateralis et biceps femoris) et cinématique (cadence de pédalage) ont été enregistrés. Le principal résultat de cette étude montre que, contrairement à l'hypothèse émise par Marsh et Martin (1997), le choix d'une cadence de pédalage ne dépend pas du niveau de force maximale des membres inférieurs chez des sujets spécialistes entraînés, mais de la capacité maximale aérobie. Le niveau de force est cependant corrélé avec les valeurs de cadence correspondant aux optima énergétique et neuromusculaire. La corrélation négative entre la cadence énergétiquement optimale et le niveau de force maximale des membres inférieurs peut alors être expliquée à partir des variations du patron de recrutement des fibres musculaires. En effet, le faible coût énergétique associé aux faibles cadences est classiquement expliqué à partir de l'utilisation préférentielle des fibres de type I dont l'efficacité énergétique est élevée contrairement aux fibres II. Ainsi, les sujets présentant de hautes valeurs de force maximale des membres inférieurs appliqueraient une force sur les pédales correspondant à un faible pourcentage de leur capacité maximale de force, induisant un recrutement préférentiel des fibres de type I plus économiques énergétiquement. Au contraire, les sujets dont les valeurs de force maximale sont plus faibles sont obligés d'augmenter la cadence de pédalage pour diminuer la force appliquée sur les pédales, les obligeant à recruter un pourcentage plus important de fibres de type II, énergétiquement moins économiques. Nous émettons alors l'hypothèse que l'élévation du coût énergétique avec la cadence de pédalage chez les sujets « forts » serait principalement due à une augmentation du travail interne et/ou ventilatoire alors que, pour les sujets « faibles », la relation entre la cadence et le coût énergétique dépendrait à la fois de la force appliquée sur les pédales et du travail interne et/ou ventilatoire.

Cette première étude nous permet d'exclure les propriétés contractiles musculaires mesurées à partir d'un ergomètre isocinétique comme facteur principal du choix de la cadence de pédalage chez des

sujets spécialistes entraînés. Cependant, la cadence de pédalage est la résultante finale d'un ensemble d'adaptations physiologiques et biomécaniques liées aux contraintes de l'exercice. Ces adaptations peuvent alors avoir lieu à différents étages de la commande motrice et, notamment, au niveau de l'organisation neuromusculaire, comme le suggère l'étude de Ting et al (1999). Ainsi, une adaptation cinématique identique peut résulter d'une organisation neuromusculaire différente en fonction du niveau de force maximale.

B. ÉTUDE N°2 : ACTIVATION MUSCULAIRE EN CYCLISME A DIFFERENTES
CADENCES : EFFET DU NIVEAU DE FORCE MAXIMALE

**Muscle Activation during cycling at different cadences:
effect of maximal strength capacity**

François Bieuzen, Romuald Lepers, Fabrice Vercruyssen,
Christophe Hauswirth, Jeanick Brisswalter.

Article accepté pour publication dans
Journal of Electromyography and Kinesiology



ELSEVIER

Available online at www.sciencedirect.com

Journal of Electromyography and Kinesiology xxx (2006) xxx–xxx

 JOURNAL OF
 ELECTROMYOGRAPHY
 AND
 KINESIOLOGY
www.elsevier.com/locate/jelekin

Muscle activation during cycling at different cadences: Effect of maximal strength capacity

François Bieuzen^a, Romuald Lepers^b, Fabrice Vercreuyssen^a,
Christophe Hausswirth^c, Jeanick Brisswalter^{a,*}

^a Laboratoire d'Ergonomie Sportive, EA 3162, Université du Sud Toulon-Var, Avenue de l'Université, BP 132, 83957 LA GARDE Cedex, France

^b INSERM ERM207, UFR STAPS, Université de Bourgogne, Dijon Cedex, France

^c Laboratoire de Physiologie et Biomécanique, INSEP, France

Received 18 March 2006; received in revised form 28 June 2006; accepted 17 July 2006

Abstract

The purpose of this study was to examine the influence of maximal strength capacity on muscle activation, during cycling, at three selected cadences: a low cadence (50 rpm), a high cadence (110 rpm) and the freely chosen cadence (FCC). Two groups of trained cyclists were selected on the basis of the different maximal isokinetic voluntary contraction values (MVCi) of their lower extremity muscles as follow: F_{\min} (lower MVCi group) and F_{\max} (higher MVCi group). All subjects performed three 4-min cycling exercises at a power output corresponding to 80% of the ventilatory threshold under the three cadences. Neuromuscular activity of vastus lateralis (VL), rectus femoris (RF) and biceps femoris (BF) was studied quantitatively (integrated electromyography, IEMG) and qualitatively (timing of muscle bursts during crank cycle). Cadence effects were observed on the EMG activity of VL muscle and on the burst onset of the BF, VL and RF muscles. A greater normalized EMG activity of VL muscle was observed for the F_{\min} group than the F_{\max} group at all cadences (respectively F_{\min} vs. F_{\max} at 50 rpm: $17 \pm 5\%$ vs. $38 \pm 6\%$, FCC: $22 \pm 7\%$ vs. $44 \pm 5\%$ and 110 rpm: $21 \pm 6\%$ vs. $45 \pm 6\%$). At FCC and 110 rpm, the burst onset of BF and RF muscles of the F_{\max} group started earlier in the crank cycle than the F_{\min} group. These results indicate that in addition to the cadence, the maximal strength capacity influences the lower extremity muscular activity during cycling. © 2006 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: Cyclists; Freely chosen cadence; Torque; EMG; Force

1. Introduction

The underlying reasons leading to the choice of a particular pedaling cadence (freely chosen cadence, FCC) in cyclists have not yet been clearly established. Because the minimization of oxygen cost during cycling cannot be considered as the main factor determining FCC (e.g. Brisswalter et al., 2000), neuromuscular hypotheses have also been suggested to explain the choice of FCC, postulating that cycling at FCC could minimize electromyography (EMG) activity. For example, Takaishi et al. (1996)

reported that FCC could minimize neuromuscular fatigue of the vastus lateralis muscle. On the other hand, in a modelization study, Neptune and Hull (1999) demonstrated that muscular activity was minimized at 90 rpm in order to decrease muscle force applied on the crank. In contrast, Sarre et al. (2003) showed that in trained subjects, the neuromuscular activity of the knee extensor muscles was not significantly influenced by the changes in cadence, irrespective of the level of power output. It appears therefore that the influence of cadence on the level of EMG depends on the muscle considered and its functional role.

Currently, muscle activity on a range of selective cadence is quantitatively analyzed using EMG values as the dependant variable (e.g. Baum and Li, 2003; Billaut

* Corresponding author. Fax: +33 4 94 14 22 78.

E-mail address: Brisswalter@univ-tln.fr (J. Brisswalter).

et al., 2005; Neptune et al., 1997). Furthermore, many studies have proposed that muscle activation (burst onset, offset and duration) could be used to examine how the central nervous system responds to anatomical and geometrical constraints, and could therefore identify an efficient motor pattern (e.g. Li, 2004; Prilutsky and Gregory, 2000; Van Ingen Schenau, 1989a,b). Previous studies showed that EMG burst onset values shift earlier in the crank cycle with increasing cadences in cycling (e.g. Baum and Li, 2003; Neptune et al., 1997; Sarre and Lepers, 2005). In order to explain these results, Neptune et al. (1997) proposed the “activation dynamics hypothesis” suggesting that these coordination changes may allow subjects to develop torques in the same relative area of the crank cycle.

Previous work has shown that FCC varied widely among subjects, with the same training status but different experience in cycling (e.g. Marsh and Martin, 1995, 1997). These authors hypothesized that the similar preferred cadences of trained cyclists and runners compared to less trained subjects were related to muscle characteristics, in particular to similarities in the force–velocity (F – V) properties of the lower extremity muscles developed during endurance training (i.e. high repetitions or relatively fast joint angular velocities).

For each cadence at a given power output, there is a corresponding mean torque value and therefore a specific force applied on the pedals. This mean torque or force corresponds to a percentage of the maximum strength capacity that differs between subjects. Indeed, during cycling at the same cadence and power output, the corresponding mean torque will correspond to a lower percentage of maximal force capacity for the stronger cyclists. Therefore, the maximal strength capacity of cyclists could influence the level of neuromuscular activity when riding at a given cadence and power output levels. To our knowledge, no previous study has examined the relation between muscle activation and strength capacity of cyclists. We hypothesized that muscle activation during cycling might be influenced by the level of strength.

In this context, the purpose of the present study was to examine the influence of maximal strength capacity of leg muscles on EMG activity and muscle coordination when cycling at three different cadences: a low cadence (50 rpm), a high cadence (110 rpm) and the freely chosen cadence (FCC) in two groups of trained cyclists characterized by different maximal strength capacities.

2. Methods

2.1. Participants

Twenty-four trained and motivated male cyclists (age: 32 ± 5 years; mass: 72 ± 8 kg; height: 177 ± 6 cm) who currently took part in cycling competition at a national level participated in this study. Subjects were fully informed about the protocol, and informed consent was obtained prior to all testing. This study was approved by a local

research ethics committee. Each subject completed three laboratory-based testing sessions separated by at least a 48 h rest period.

2.2. Test procedure

The aim of the initial session was to evaluate the maximal isokinetic voluntary contraction level (MVCi) of the lower extremity limb during a squat movement conducted on a specific ergometer (Ariel Computerized Exercise System (ACES) “multifunction exercise”, Ariel Dynamics Inc., Trabucco Canyon, USA). The range of motion was standardized so that the movement started from a start position with a trunk/thigh and knee angles of 90° and finished upright with an extended lower limb (knee angle = 180°). Each subject performed three sets of two repetitions of maximal isokinetic squat at two different velocities (16 and 8 cm s^{-1}). A short rest time was imposed between each repetition (30 s) and each set (5 min). The subjects were instructed to push the bar “as fast as possible”, and they were encouraged during the whole movement. The maximal peak force values were obtained either for isokinetic velocities of 16 or 8 cm s^{-1} . Subsequently, the subjects were divided in two groups (2×12) based on their MVCi values (Table 1) as follow: F_{\min} (lower MVCi group) and F_{\max} (higher MVCi group). For all subjects, the right leg was their dominant leg, as determined by kicking a ball according to the method described by Daly and Cavanagh (1976).

During the second session, subjects had to perform an incremental cycling test at a self-selected cadence on an electromagnetically braked ergocycle (Excalibur sport, Lode, Gröningen, The Nederland). The handlebars and racing seat are fully adjustable both vertically and horizontally to reproduce conditions known from the subjects’ own bicycles. Moreover, this ergometer is equipped with individual racing pedals and toes clips allowing subject to wear their own cycling shoes. The ergometer allows subjects to maintain the power output constant independent of the selected cadence, by automatically adjusting torque to angular velocity. The test began with a warm-up at 100 W lasting 6-min, after which the power output was

Table 1
Characteristics of the two experimental groups (mean \pm SD)

	F_{\min} ($n = 12$)	F_{\max} ($n = 12$)	Difference between groups
Mass (kg)	67 ± 8	69 ± 6	NS
Height (cm)	174 ± 7	177 ± 5	NS
$\dot{V}O_{2\max}$ ($\text{mL min}^{-1} \text{kg}^{-1}$)	67 ± 10	69 ± 7	NS
MAP (W)	391 ± 29	421 ± 31	NS
VT_p (W)	216 ± 19	225 ± 26	NS
FCC (rpm)	87 ± 6	93 ± 12	NS
MVCi (N)	1415 ± 46	1993 ± 177	*

$\dot{V}O_{2\max}$: maximal oxygen uptake, MAP: maximal aerobic power output, VT_p : Power output at the ventilatory threshold, FCC: Freely chosen cadence and MVCi: Maximal isokinetic voluntary contraction.

* Significantly different between the two groups ($P < 0.05$).

increased by 30 W each minute until the subjects were exhausted. The criteria used for the determination of maximal oxygen uptake ($\dot{V}O_{2\max}$) were a plateau in $\dot{V}O_2$ despite an increase in work rate and a respiratory exchange ratio (RER) above 1.1 or a heart rate (HR) over 90% of the predicted maximal HR (e.g. Howley et al., 1995). The four highest consecutive $\dot{V}O_2$ values were summed in the last stage to determine ($\dot{V}O_{2\max}$). The ventilatory threshold (VT) was determined by using the criteria of an increase in $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ with non-concomitant increase in $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$ (e.g. Wasserman et al., 1973).

Before starting the third session, subjects were placed in a seated position and were securely strapped into the test chair to perform a right isometric knee extension and flexion using an isometric ergometer (Schnell Trainingsgeräte GmbH, Peutenhausen, Deutschland). The studied limb was the right leg. Subjects sat with a knee angle of 90° (0° being full leg extension), with the ankle attached to the ergometer arm. The knee axis was aligned with the dynamometer axis. EMG was recorded on the vastus lateralis (VL) and the rectus femoris (RF) muscles during the maximal voluntary contraction of the knee extensors (MVC), and on the biceps femoris (BF) during the MVC of the knee flexors. Subjects performed two maximal isometric contraction of short duration (2–3 s) of the knee flexor and extensor muscles. A 60-s period of rest was imposed between each contraction. The maximal force values of knee extension and flexion movement were measured using a strength sensor and the best of the two trials was selected as the maximal isometric voluntary contraction (MVC, in Newton). Maximal integrated EMG values were calculated for VL, RF and BF muscles during MVC (period of 500 ms) for the knee flexion exercise, and were used to normalize the neuromuscular activity recorded during cycling.

Subsequently, subjects performed a constant cycling exercise (12 min) conducted at three assigned cadences (4 min at 50, 110 rpm and FCC) and at a power output corresponding to 80% of the work rate reached at VT. The cadences were presented in a random order and no rest was allowed between the three trials. A computer with a cadence monitor provided feedback to the subjects so that the cadence of 50 or 110 rpm could be maintained within ± 1 rpm of the target cadence for the whole duration of the trial. During the FCC trial, the cadence monitor was covered and the subject had to choose a cadence considered as the most comfortable. The cadence was continuously monitored during the test. During the overall cycling bout, pulmonary gas exchanges were measured using a portable telemetric gas exchange system (Cosmed K4_{RQ}, Rome, Italy) previously validated by Hausswirth et al. (1997) and were recorded during the fourth minute of each trial.

2.3. Muscle activity

The muscles activities of the VL, RF and BF muscles of the right leg, selected for their high contribution to the pro-

pulsive cycling task (e.g. Ryan and Gregor, 1992), were monitored with surface EMG. The subjects were prepared for the placement of EMG electrodes by shaving the skin of each electrode site, cleaning it carefully with alcohol wipe and lightly abrading it to maintain a low inter-electrode resistance of <1000 Ω . Pairs of Ag/AgCl pre-gelled surface electrodes (Blue Sensor Q-00-S, Medicotest, Denmark) of 40 mm diameter with a center to center distance of 25 mm were applied along the fibers over the bellies of the three muscles for EMG data acquisition. The electrodes were secured with surgical tape and cloth wrap to minimize disruption during the movement. A ground electrode was placed on a bony site over the right anterior superior spine of the iliac crest.

2.4. Data collection and processing

EMG signals were pre-amplified close to detection site (Common Mode Rejection Ratio, CMRR = 100 dB; Z input = 10 G; gain = 600, bandwidth frequency = from 6 Hz to 1600 Hz). The signals were then filtered at 500 Hz with a third order, zero lag Butterworth antialiasing filter and digitized at 1000 Hz by using an acquisition board (DT 9800-series, Data Translation, Marlboro, USA). Subsequent analyses were performed with custom-written add-on software (Origin 6.1[®], OriginLab, Northampton, USA, EMG Toolbar add-on).

EMG data were collected from each muscle during 40 consecutive crank cycles within the last minutes of the trials at each cadence and were normalized (normalized EMG) according to muscle maximal EMG obtained during MVC test for each individual muscle.

Three discrete event parameters were then calculated and automatically detected with a specific software (Origin 6.1[®], OriginLab, Northampton, USA): EMG burst onset, offset and EMG burst duration. Before calculating these parameters, raw data were unbiased, full-wave-rectified, and then smoothed with a FFT low pass filter at 10 Hz, to create a linear envelope. The criteria for the onset and the offset values were based on a minimum threshold of 3 standard deviations from the resting baseline and a minimum burst duration of 50 ms according to the study of Neptune et al. (1997). Upon reaching the determined threshold, the muscle was considered active, and the muscle “burst” duration was defined as the duration between the onset and offset values. The end of the second muscle burst was considered as muscle deactivation when the subject exhibited a double-burst pattern according to the study of Sarre and Lepers (2005). Burst onset and offset timing and burst duration were expressed as a percentage of the total duration between two consecutive peak torques.

2.5. Torque measurement

The mechanical torque during pedaling was measured with the cycling ergometer. The strain-gauge force transducer equipped inside the crank produced an analog signal

that indicated the magnitude of the force perpendicular to the pedal (torque). Electric signals from a DC amplifier were simultaneously recorded with EMG signal on the data recorder. The crank angle value was provided by the cycle ergometer. When the right crank arm was at the top-dead centre, the crank angle was 0° . The mean peak torque for each cadence was determined by the average of the peak torque values recorded during the same period as EMG recording.

2.6. Statistical analysis

All data were expressed as mean \pm standard deviation (SD). A two-way analysis of variance (group \times cadence) for repeated measures was performed to analyze the effect of groups and cycling cadences by using physiological, biomechanical and EMG values as dependent variables. Tukey *post hoc* test was used to determine any differences among the cycling cadences and groups during exercise. A non-parametric test (Wilcoxon) was performed to select two significantly different groups from their MVCi values. Furthermore, trend analyses were performed wherever applicable to identify significant trends for cadence. The 0.05 level of significance was used for all statistical procedures.

3. Results

Table 1 shows the mean values of MVCi, $\dot{V}O_{2\max}$, HR_{max}, maximal aerobic power (MAP) and power output at the ventilatory threshold (VT_P) for the two groups. The MVCi values were significantly different between the two experimental groups (1415 ± 46 N and 1993 ± 177 N, respectively for the F_{\min} and F_{\max} groups, $P < 0.05$). No significant effect of group was found on $\dot{V}O_{2\max}$, MAP, VT_P and FCC values.

Right peak torque and the corresponding crank angle for the two groups are shown in Table 2. No significant differences between groups were found at each cadence. For each experimental group, a significant cadence effect ($p < 0.05$) was found on the right peak torque and its crank angle. Right peak torque was significantly lower at 110 rpm

Table 2
Changes in mean right peak torque and corresponding crank angle for the two groups (F_{\min} and F_{\max}) at three cadences (50, 110 rpm and FCC)

Cadence (rpm)	50	FCC	110
<i>Right peak torque (Nm)</i>			
F_{\min}	63 ± 5	$49^\circ \pm 5$	$43^\circ \pm 6$
F_{\max}	69 ± 14	$52^\circ \pm 11$	$46^\circ \pm 7$
<i>Crank angle of right peak torque ($^\circ$)</i>			
F_{\min}	80 ± 7	$93^\circ \pm 5$	$93^\circ \pm 7$
F_{\max}	74 ± 4	$93^\circ \pm 13$	$99^\circ \pm 9$

FCC: freely chosen cadence. (0° = right pedal at top-dead centre).
Group effect: no significant difference between the groups for all values.
Cadence effect: *, represents significant difference between 50 rpm ($p < 0.05$).

and FCC than at 50 rpm and it occurred significantly later in the cycle at 110 rpm and FCC than at 50 rpm.

3.1. Normalized EMG during cycling

Normalized EMG activity of the BF and RF muscles were not significantly ($p < 0.05$) affected by cadence (Fig. 1). In contrast, normalized EMG of VL muscle was significantly lower at 50 rpm compared to FCC and 110 rpm. A significant ($p < 0.05$) group effect was found on EMG activity of VL muscle only: it was lower for the F_{\max} group when compared to the F_{\min} group at 50, FCC and 110 rpm. No group effect was observed on RF and BF muscles.

3.2. Burst onset and offset

The patterns of all muscles activity across cadence and group conditions are displayed on Fig. 2. As pedaling cadence increased, BF, VL and RF showed significant

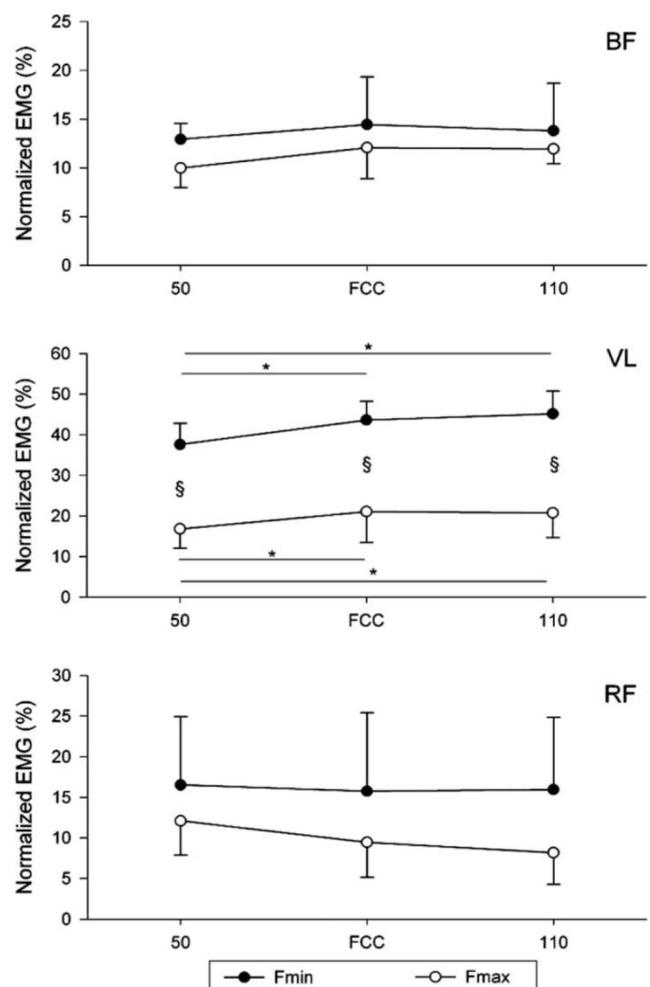


Fig. 1. Influence of cadence on the level of neuromuscular activity of vastus lateralis (VL), rectus femoris (RF) and biceps femoris (BF) for the two groups (F_{\min} and F_{\max}). *, significant difference between cadence ($p < 0.05$) §, significant difference between groups ($p < 0.05$).

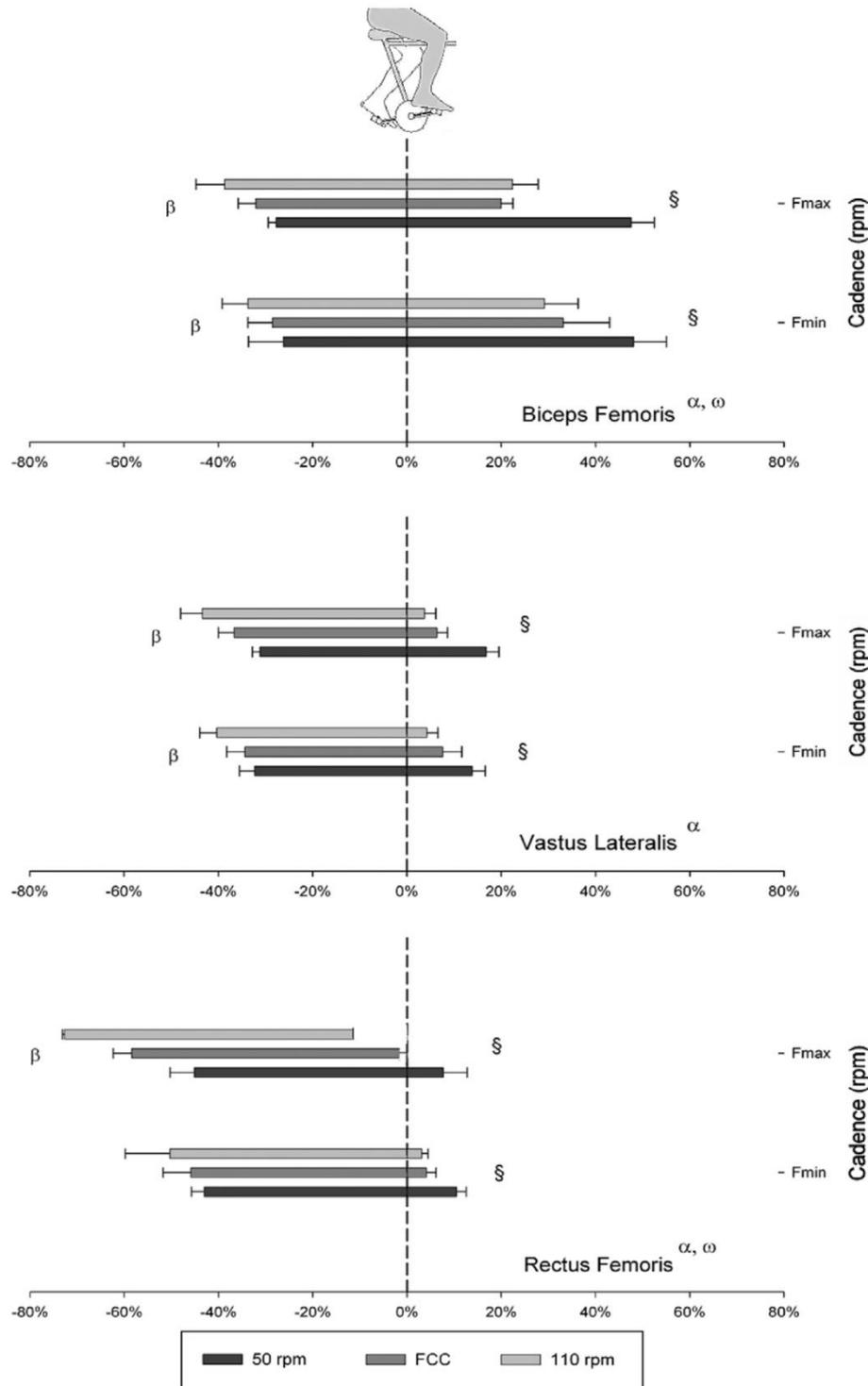


Fig. 2. Mean onset, offset, and duration of EMG linear envelopes of biceps femoris (BF), vastus lateralis (VL) and rectus femoris (RF) across cadence and group conditions. Values were expressed as a percentage of the total duration between two consecutive peak torques. The left and right edges of each rectangle represent mean onset and offset values, respectively. Errors bars represent one standard deviation of the mean onset and offset. β and \S indicate a statistically significant difference ($p < 0.05$) between cadences (50, FCC and 110 rpm) for onset and offset respectively. α, ω indicate a statistically significant difference ($p < 0.05$) at 110 rpm and FCC between group (F_{\min} and F_{\max}) for onset and offset respectively.

($p < 0.05$) changes in crank cycle of muscle burst onset and offset. Among these muscles and groups, all but the burst onset of RF of F_{\min} group exhibited a significant linear

trend ($p < 0.05$) with the onset and offset timing shifting to an earlier time with increased cadence. Significant differences ($p < 0.05$) in burst onset and offset due to MVCi con-

6

F. Bieuzen et al. / Journal of Electromyography and Kinesiology xxx (2006) xxx-xxx

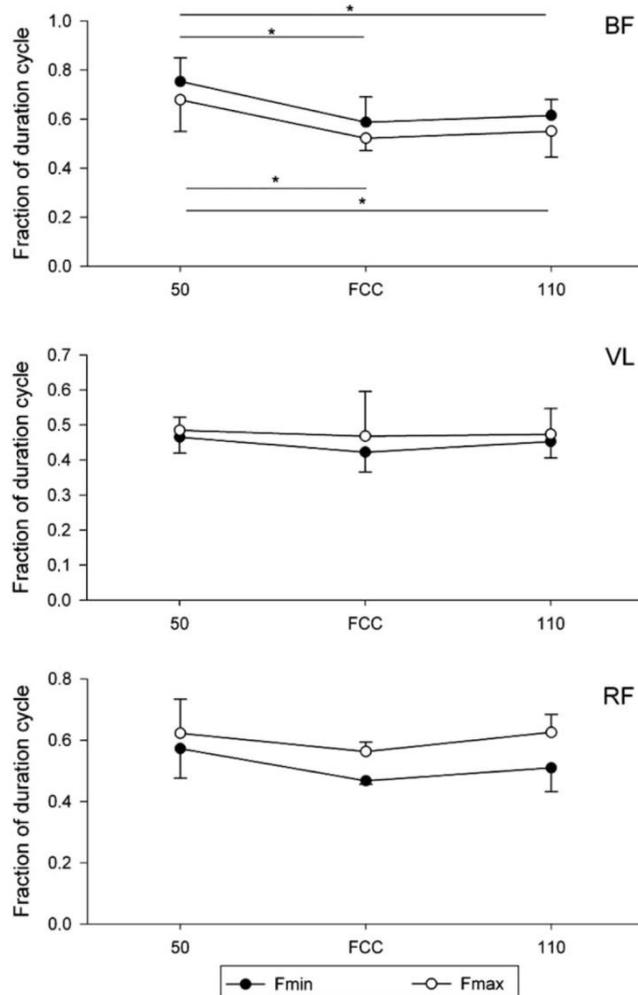


Fig. 3. Influence of cadence on the EMG burst duration of vastus lateralis (VL), rectus femoris (RF) and biceps femoris (BF) for the two groups (F_{\min} and F_{\max}). *, significant difference between cadence ($p < 0.05$). No significant difference between groups ($p < 0.05$).

ditions were observed in BF and RF at 110 rpm and FCC. Specifically, burst onset and offset of F_{\max} group for BF and RF muscles respectively started and ended significantly earlier ($p < 0.05$) in the crank cycle than in the F_{\min} group at 110 rpm and FCC. No significant difference ($p < 0.05$) in the offset timing between groups was observed on VL. No significant difference ($p < 0.05$) in the onset and offset timing between groups was observed at 50 rpm on BF, VL and RF Fig. 3.

3.3. Burst duration

The burst duration of VL and RF muscles displayed no significant differences ($p < 0.05$) according to cadence. On BF muscle, burst duration was significantly longer at 50 rpm compared to FCC and 110 rpm for each group.

Whatever the cadence, no significant ($p < 0.05$) group effect was observed on burst duration of BF, VL and RF muscles.

4. Discussion

The purpose of the present study was to investigate the interaction between maximal strength capacity and the muscle activation at three pedaling rates: 50 rpm, FCC and 110 rpm. The results showed that the neuromuscular activity of the VL muscle was influenced by the maximal strength level, with a higher EMG activity for the F_{\min} group than the F_{\max} group. Concerning the muscle activation pattern, it appeared that at FCC and 110 rpm, the EMG burst onset of BF and RF muscles of the F_{\max} group started earlier in the crank cycle than the F_{\min} group.

The first interesting result of this study was the differences observed between 50, FCC and 110 rpm. At FCC and 110 rpm compared to 50 rpm, our results showed greater normalized EMG values of VL muscle associated with a decrease in the right peak torque that occurred later in the crank cycle. Furthermore, whatever the muscle investigated, we have observed a systematic shift to an earlier time of bursts onset and offset with increasing cadence. Finally, burst duration of the BF muscle was shorter at FCC and 110 rpm compared to 50 rpm. Many reasons detailed below could explain these observations.

Neuromuscular activities of the BF, VL and RF muscles were differently affected by cadence selection. In the present study, the EMG activity of the VL muscle increased with cadence whereas the EMG of the BF and RF muscles remained unchanged. Our results corroborate these of Marsh and Martin (1995) who observed similar results on the VL muscle with an increase in IEMG values with increasing cadence. In contrast to previous studies (e.g. Marsh and Martin, 1995; Neptune et al., 1997; Takaiishi et al., 1998), a minimization of the EMG activity at FCC was not found in the present study. Furthermore, the EMG activity of BF and RF muscles did not change with cadence in accordance with previous results for low power output (<250 W) (e.g. Neptune et al., 1997; MacIntosh et al., 2000; Sarre et al., 2003). These results could be related to those observed by Citterio and Agostoni (1984) who suggested that there was a derecruitment of slow motors units with a recruitment of a smaller number of fast ones when the speed of movement is increased at constant power output. Thus, a possible shift in recruitment within each muscle based on fiber characteristics could have occurred here.

Comparing quantitative EMG activity against maximal strength level showed an interesting finding. For the VL muscle, the EMG activity of the F_{\min} group was twice higher than the F_{\max} group at each cadence. This original result could be related to the fact that for the weaker cyclists the corresponding mean torque will correspond to a greater percentage of maximal force capacity and therefore a greater percentage of maximal neuromuscular activity. In contrast the EMG activity of BF and RF muscles was not influenced by the level of strength. This observation showed that the neuromuscular activity of the RF

and BF biarticular muscles during cycling was independent of the maximal strength of the subjects. This difference might be explained by the anatomical specificity of each muscle. Indeed, the monoarticular vastii muscles produce the torque during the extension phase whereas the biarticular muscles propel the pedal crank through the top and bottom dead centre position (e.g. Van Ingen Schenau et al., 1995).

Concerning muscle coordination, the results showed a shift of the burst onset that occurred earlier in the crank cycle with increasing cadence for the BF, VL and RF muscles, whatever the experimental group. This finding is in accordance with previous results (e.g. Neptune et al., 1997; Baum and Li, 2003; Sarre et al., 2005) and could be explained by a phase advance to account for the activation dynamics rather than indicative of a change mechanical muscle function (e.g. Neptune et al., 1997). The EMG burst onset at FCC followed the general linear trends of the effect of cadence manipulation on muscular coordination and no specific pattern appeared at FCC. Concerning the relative burst duration, a significant decrease with increasing cadence was found for the antagonist BF muscle (e.g. Baum and Li, 2003), while burst duration of the RF and VL muscles remained stable among cadences. It would seem that the increase in the speed of movement corrupts the muscular coordination by making it less efficient. So, on high cadences, the activation of BF would be weaker due to a less efficient muscular coordination. An original finding of the present study was the influence of maximal strength capacity on EMG activation pattern. Indeed, the burst onset of the BF and RF muscles in the F_{\max} group began significantly earlier in the crank cycle than for the F_{\min} group at 110 rpm and FCC. It should be noted that these different patterns occurred between the two groups while no change in the mean peak torque (F_{\min} : 49 ± 5 Nm vs. F_{\max} : 52 ± 11 Nm) and in the corresponding crank angle (F_{\min} : $93 \pm 5^\circ$ vs. F_{\max} : $93 \pm 13^\circ$) was observed. Therefore, differences in EMG burst timing between groups could be mainly related to maximal strength capacity. In contrast to BF and RF muscles, the activation pattern of VL muscle was not influenced by the level of strength. One explanation for this lack of effect on VL muscle could be related to the anatomical specificity of this muscle. Previous studies (e.g. Baum and Li, 2003; Raasch and Zajac, 1999) have suggested that the role of a muscle during cycling movement depends on its anatomical specificity. Raasch et al. (1997) showed that one pair of muscle groups (the vastii muscles) produce the energy needed to propel the crank through limb extension and flexion, with some energy to accelerate the limb segments first. In contrast, the role of the RF and BF muscles is more complex. These muscles facilitate the transfer of energy to the crank produced by the other muscles and also produce energy to propel the crank directly, near the end of the extension and during the limb transition from extension to flexion (BF) and near the end of flexion and during the flexion-to-extension transition (RF). There-

fore, it appeared that at cadences higher than FCC stronger cyclists had an earlier burst onset in the crank cycle for bi-articular RF and BF muscles compared to weaker cyclists. Further investigations on greater number of muscles of the lower limb and at different power output are necessary to identify the factors that could explain this finding.

In conclusion, the present results suggested that maximal strength level could influence the muscle activation during cycling. The effects of the maximal strength capacity depended on the cadence and the role of the considered muscle. Indeed, the stronger the cyclist, the lower the EMG activity of the mono-articular VL muscle whereas it was unchanged for the BF and RF bi-articular muscles. On the contrary, when considering neuromuscular patterns, only bi-articular muscles were affected by the maximal strength level with the EMG burst onset starting earlier in the crank cycle for the stronger cyclists at high cadence ($>FCC$). Further studies are required to investigate the interaction between the maximal strength capacity, cadence and neuromuscular activities for pedaling exercise performed at different power outputs or for longer duration.

References

- Baum BS, Li L. Lower extremity muscle activities during cycling are influenced by load and frequency. *J Electromyogr Kinesiol* 2003;13(2):181–90.
- Billaut F, Basset FA, Falgairette G. Muscle coordination changes during intermittent cycling sprints. *Neurosci Lett* 2005;380(3):265–9.
- Brisswalter J, Hausswirth C, Smith D, Vercruyssen F, Vallier JM. Energetically optimal cadence vs. freely-chosen cadence during cycling: effect of exercise duration. *Int J Sports Med* 2000;21(1):60–4.
- Citterio G, Agostoni E. Selective activation of quadriceps muscle fibers according to bicycling rate. *J Appl Physiol* 1984;57(2):371–9.
- Daly DJ, Cavanagh PR. Asymmetry in bicycle ergometer pedaling. *Med Sci Sports Exerc* 1976;8(3):204–8.
- Hausswirth C, Bigard A, Le Chevalier JM. The Cosmed K4 telemetry system as an accurate device for oxygen uptake measurements during exercise. *Int J Sports Med* 1997;18(16):449–53.
- Howley ET, Bassett Jr DR, Welch HG. Criteria for maximal oxygen uptake: review and commentary. *Med Sci Sports Exerc* 1995;27(9):1292–301.
- Li L. Neuromuscular control and coordination during cycling. *Res Q Exerc Sport* 2004;75(1):16–22.
- MacIntosh BR, Neptune RR, Horton JF. Cadence, power, and muscle activation in cycle ergometry. *Med Sci Sports Exerc* 2000;32(7):1281–7.
- Marsh AP, Martin PE. The relationship between cadence and lower extremity EMG in cyclists and noncyclists. *Med Sci Sports Exerc* 1995;27(2):217–25.
- Marsh AP, Martin PE. Effect of cycling experience, aerobic power, and power output on preferred and most economical cycling cadences. *Med Sci Sports Exerc* 1997;29(9):1225–32.
- Neptune RR, Kautz SA, Hull ML. The effect of pedaling rate on coordination in cycling. *J Biomech* 1997;30(10):1051–8.
- Neptune RR, Hull ML. A theoretical analysis of preferred pedaling rate selection in endurance cycling. *J Biomech* 1999;32(4):409–15.
- Prilutsky BI, Gregory RJ. Analysis of muscle coordination strategies in cycling. *IEEE Trans Rehabil Eng* 2000;8(3):362–70.

ARTICLE IN PRESS

8

F. Bieuzen et al. / Journal of Electromyography and Kinesiology xxx (2006) xxx-xxx

- Raasch CC, Zajac FE, Ma B, Levine WS. Muscle coordination of maximum-speed pedaling. *J Biomech* 1997;30(6):595–602.
- Raasch CC, Zajac FE. Locomotor strategy for pedalling: muscle groups and biomechanical functions. *J Neurophysiol* 1999; 82(2):515–25.
- Ryan MM, Gregor RJ. EMG profiles of lower extremity muscles during cycling at constant workload and cadence. *J Electromyogr Kinesiol* 1992;2:69–80.
- Sarre G, Lepers R, Maffiuletti N, Millet G, Martin A. Influence of cycling cadence on neuromuscular activity of the knee extensors. *Eur J Appl Physiol* 2003;88(4–5):476–9.
- Sarre G, Lepers R. Neuromuscular function during prolonged pedaling exercise at different cadences. *Acta Physiol Scand* 2005; 185(4):321–8.
- Takaishi T, Yasuda Y, Ono T, Moritani T. Optimal pedalling rate estimated from neuromuscular fatigue for cyclists. *Med Sci Sports Exerc* 1996;28(12):1492–7.
- Takaishi T, Yamamoto T, Ono T, Ito T, Moritani T. Neuromuscular, metabolic, and kinetic adaptations for skilled pedaling performance in cyclists. *Med Sci Sports Exerc* 1998;30(3):442–9.
- Van Ingen Schenau GJ. From rotation to translation: constraints on multi-joint movements and the unique action of bi-articular muscles. *Hum Mov Sci* 1989a;8:301–37.
- Van Ingen Schenau GJ. From rotation to translation: implications for theories of motor control. *Hum Mov Sci* 1989b;8:423–42.
- Van Ingen Schenau GJ, Dorssers WM, Welter TG, Beelen A, de Groot G, Jacobs R. The control of mono-articular muscles in multijoint leg extensions in man. *J Physiol* 1995;484(Pt 1):247–54.
- Wasserman K, Whipp BJ, Koysl SN, Beaver WL. Anaerobic threshold and respiratory gas exchange during exercise. *J Appl Physiol* 1973;35(2):236–43.



François Bieuzen is Ph.D student in the University of Toulon, France. His research interests focus on the relationship between muscular factors and energy cost of locomotion.



Romuald Lepers is Assistant Professor in the National Institute of Health and Medical Research at the University of Dijon in Burgundy, France. His research interests focus on the mechanisms of human fatigue during prolonged exercises such as cycling and running, and the neuromuscular adaptations to sustained sub-maximal contractions.



Fabrice Vercauysen is Assistant Professor at the University of Toulon, France. His research interests focus on the relationship between neuromuscular fatigue and energy cost of locomotion.



Christophe Hauswirth is researcher at the national Institute for Sports and physical education in Paris, France. His research interests focus on the mechanisms underlying performance especially in elite athletes and triathletes.



Jeanick Brisswalter is Professor and Head of the Department of Ergonomics at the University of Toulon, France. His research interests focus on the mechanisms underlying the energy cost of locomotion during prolonged exercises.

SYNTHESE



Cette seconde étude tente de caractériser le rôle des propriétés musculaires sur les plans de coopération EMG des muscles des membres inférieurs au cours d'un exercice de pédalage à plusieurs cadences. L'objectif principal est d'approcher indirectement la façon dont le système nerveux central répond aux contraintes anatomiques et mécaniques qui lui sont imposées. Dans un premier temps, deux groupes de 12 sujets entraînés en cyclisme ont été formés à partir des niveaux de force maximale des membres inférieurs (Groupes F_{min} : faible valeur de force maximale volontaire isocinétique et F_{max} : haute valeur de force maximale volontaire isocinétique). Dans un second temps, trois exercices de pédalage court consécutifs, à différentes cadences de pédalage (4 min par cadence ; 50, 110 $rev.min^{-1}$ et cadence librement choisie) et à une puissance de sortie correspondant à 80 % du premier seuil ventilatoire ont été réalisés. Les résultats montrent que le niveau de force maximal des muscles des membres inférieurs influence les plans de coopération musculaire lors d'un exercice de pédalage. Cette influence du niveau de force maximal varie en fonction de deux paramètres : la cadence de pédalage et la fonction anatomique du muscle sollicité. En effet, à chaque cadence, les sujets dont les valeurs de force maximale sont les plus faibles présentent une activité EMG du vastus lateralis deux fois supérieures à l'autre groupe. Ceci peut être interprété par le fait que pour les sujets plus faibles, la force moyenne appliquée sur les pédales correspondrait à un pourcentage supérieur de leur capacité de force maximale nécessitant une activité neuromusculaire supérieure. De plus, ce résultat n'affecte que les muscles mono-articulaires utilisés lors de la phase d'extension. Concernant les plans de coopération musculaire, seule les cadences élevées permettent d'observer des modifications liées au niveau de force maximale des membres inférieurs. Ces modifications se traduisent par une activation plus précoce pour les sujets présentant de hautes valeurs de force maximale, seulement sur le biceps femoris et le rectus femoris. Il apparaît donc que le niveau de force musculaire influence les plans de coopération uniquement pour les muscles bi-articulaires et seulement pour des cadences supérieures à la cadence librement choisie.

Les études 1 et 2 montrent que lors d'un exercice de locomotion porté sans fatigue musculaire, le choix d'une cadence de pédalage ne dépend pas directement des propriétés musculaires. Cependant, bien qu'aucun lien direct ne puisse être établi entre ces propriétés et le choix de la cadence, l'observation des plans de coopération montre que l'organisation neuromusculaire pour une même cadence varie avec le niveau de force musculaire. Ces adaptations sont toutefois dépendantes du rôle fonctionnel du muscle sollicité ainsi que de la vitesse d'exécution du geste. Lors de ces deux premières études, les sujets ont été placés dans des situations où l'exercice de locomotion était de très courte durée. On peut alors supposer que la fatigue musculaire générée par ces exercices est négligeable et

n'est pas la cause principale des adaptations observées. Ainsi, en nous appuyant sur les travaux observant d'autres modes de locomotion tels que la marche ou la course à pied (Hannon et al, 1985 ; MacIntyre et al, 1987) nous pouvons envisager un effet de la fatigue musculaire sur les adaptations du patron locomoteur lors d'un exercice de pédalage. L'objectif des travaux expérimentaux suivants est alors d'observer les adaptations énergétiques, neuromusculaires et cinématique lors d'un exercice de pédalage suite à différents exercices induisant une altération musculaire liée à la fatigue.

C. ÉTUDE N°3 : EFFET DE DEUX TYPES DE CONTRACTIONS MUSCULAIRES FATIGANTES (CONCENTRIQUE VS. EXCENTRIQUE) SUR LE PATRON LOCOMOTEUR EN CYCLISME

Prior muscular exercises affects cycling pattern

François Bieuzen, Christophe Hauswirth, Antoine Couturier, Jeanick Brisswalter.

Article accepté pour publication dans
International Journal of Sports Medicine

ABSTRACT



The aim of this study was to investigate the effect of concentric or eccentric fatiguing exercise on cycling pattern. Eleven well trained cyclists completed three sessions of cycling (control cycling test (CTRL), cycling following concentric (CC) or eccentric (ECC) knee contractions) at a mean power of 276.8 ± 26.6 Watts. Concentric and eccentric knee contractions were performed at a load corresponding to 80% of one repetition maximum with both legs. Before and after CTRL, CC or ECC knee contractions and after cycling, a maximal voluntary contraction (MVC) test was performed. Cardiorespiratory, mechanical and electromyographic activity (EMG) of the rectus femoris, vastus lateralis and biceps femoris muscles were recorded during cycling. A significant decrease in MVC values was observed after CC and ECC exercises and after the cycling. ECC exercise induced a significant decrease in EMG root mean square during MVC and a decrease in pedal rate during cycling. EMG values of the three muscles were significantly higher during cycling exercise following CC exercise when compared to CTRL. The main finding of this study was that a prior ECC exercise induces a greater neuromuscular fatigue than a CC exercise, and changes in cycling pattern.

INTRODUCTION



Muscle fatigue was defined as an exercise-induced reduction in maximal voluntary muscle force [9]. During the last decade, many investigators have observed the effect of muscle fatigue on locomotor tasks and more particularly during cycling [2, 7, 19, 24, 28]. Within this framework, it is well documented that muscle fatigue appearance is associated with changes in locomotor pattern. For example, Lepers et al. [19] have observed the effects of a prolonged exercise (2h cycling exercise) on neuromuscular properties of the quadriceps muscle and the freely-chosen cadence (FCC). Their results have shown a decrease of FCC during cycling associated with a loss of maximal muscular quadriceps torque during isokinetic test ranging from 12 to 13% immediately after the cycling exercise. To describe the effect of muscle fatigue on locomotor pattern modifications, many studies have investigated the effect of a prior exercise on a subsequent locomotor task [12, 26]. In the literature, this effect was mainly observed using two different prior exercises: cycling or running. On the one hand, studies have reported that cycling before running leads to a significant modification of the running pattern, when compared with an isolated run [12]. Furthermore, the characteristics of the cycling exercise, such as a cadence changes or drafting is associated with a particular locomotor adaptation without any effect on metabolic efficiency [36]. On the other hand, when the previous exercise was a running bout, results showed an increase in electromyography activity (EMG) and a decrease in running efficiency during the subsequent run associated with a particular re-organization

of the running pattern [13]. These investigators have related these effects to a modification of the locomotor pattern due to structural damage induced by the previous run and a modification of the pattern of motor unit recruitment. The main difference between these investigations was the locomotor mode involved during prior exercises. Indeed, cycling is characterized by longer phase of concentric (CC) muscular contraction, whereas running involves successive phases of eccentric (ECC)-concentric muscular actions [3]. Thus, it could be expected that different muscle contraction (ECC and CC) induced distinct changes in the locomotor pattern. To our knowledge, only one study has examined the effect of an ECC fatiguing exercise on a subsequent cycling exercise [26]. These investigators have observed the effect of an eccentric squatting exercise on the efficiency of muscle contraction. They have showed that ECC exercise does not reduce cycling efficiency (from 17.1 ± 0.3 % to 16.0 ± 0.4 %, NS) although an intense delayed soreness and loss of muscle strength (-15%) was observed. In the scientific literature, the effects of type of contractions on muscle fatigue are well documented. Within these frameworks, it has been classically reported in experimental studies focusing on ECC contractions effects on muscle function, that ECC exercise induces delayed-onset muscle soreness, muscle fibre disruption, and functional impairment, as shown by the concomitant decrease in maximal voluntary contraction (MVC) [30]. However, results on the effect of ECC exercise compared to CC exercise on muscle function remains contradictory. For example, Komi and Viitasalo [16] and more recently Lavender and Nosaka [18] showed that eccentric maximal repeated contractions caused a greater reduction in muscle tension than the corresponding concentric exercise. These authors reported that the decrease in MVC was greater after repeated ECC contractions, suggesting greater muscle fatigue than after CC contractions. In contrast, previous researches [17, 34] have compared the magnitude of force decline between ECC and CC muscle actions. They reported a greater loss of force production after isokinetic CC contractions due to greater metabolic and neural demands than after ECC contractions. This result suggests that one part of the muscle fatigue could be ascribed to neuromuscular fatigue. These differences could be, in part, explained by different methodological procedures, but the effect of muscle contraction on muscle function remains unclear. As consequence, it could be speculated that the effect of muscle fatigue on locomotor pattern could be different after CC or ECC contractions. The purpose of the present study was therefore to investigate the effect of concentric or eccentric fatiguing exercise on cycling pattern.

METHOD



Subjects

Eleven well trained male cyclists (age: 33.5 ± 7.2 yrs; height: 175.2 ± 5.6 cm; weight: 69.1 ± 7.1 kg) participated in this study. They had been competing at the national level for at least 5 years. The participants were all familiarized with laboratory testing. They were fully informed of the procedures of the experiment and gave written informed consent prior testing. The project was approved by a local ethic committee for the protection of individuals.

Overview

Each athlete completed four testing sessions in the morning separated by a rest period of at least 72h (Fig. 1). Before the test, subjects were asked to get up three hours before starting the test, to take a light breakfast 2 hours before exercise and a light dinner the day before. Moreover subjects were asked to abstain from intensive training 24h before each experimental session.

During the first visit, subject performed a leg dominance test following by an incremental test of maximal oxygen uptake ($\dot{V}O_{2max}$) determination. On their second visit the subjects underwent a 10 min control cycling test (CTRL) and were evaluated for their knee extension one repetition maximum (1RM). On their third and fourth visit, all subjects performed, in a random order, a prior bout of either an eccentric (ECC) or concentric (CC) knee contractions with both legs followed by 10 min of cycling.

Determination of leg dominance and $\dot{V}O_{2max}$

On their first visit to the laboratory the cyclists underwent two tests. The first test aimed to determine their leg dominance, in which the 11 participants were classified by kicking dominance according to the method describe by Daly and Cavanagh [6]. The second test was an incremental cycling test at a self-selected cadence on an electromagnetically braked ergocycle (Excalibur sport, Lode, Gröningen, The Nederland). The handlebars and racing seat are fully adjustable both vertically and horizontally to reproduce conditions known from the subjects' own bicycles. Moreover, this ergometer is equipped with individual racing pedals and toes clips allowing subject to wear their own cycling shoes. The ergometer allows subjects to maintain the power output constant independent of the selected cadence, by automatically adjusting torque to angular velocity. No feedback was given to the subjects concerning their pedal rate during the entire ride. The test began with a warm-up of 100 W lasting 6 min, after which the power output was increased by 30 W each minute until the subjects were exhausted. Minute ventilation (\dot{V}_E), oxygen uptake ($\dot{V}O_2$) and, carbon dioxide production ($\dot{V}CO_2$) were recorded using the Cosmed K4b² telemetric system (Rome, Italy) validated

by MacLaughlin et al. [22]. The criteria used for the determination of $\dot{V}O_{2max}$ were a plateau in $\dot{V}O_2$ despite an increase in workrate and a respiratory exchange ratio (RER) above 1.1 or a heart rate (HR) over 90% of the predicted maximal HR [15]. From breath by breath data, the four highest consecutive $\dot{V}O_2$ values were averaged in the last stage to determine $\dot{V}O_{2max}$. In addition, the first ventilatory threshold (VT_1) was determined by using the criteria of an increase $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ with non-concomitant increase of $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$ [18] and the second ventilatory threshold (VT_2) was determined by using the criteria of a concomitant increase of $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ and $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$ [37].

Control exercise and 1RM knee evaluation

The 10 min control cycling test (CTRL) was performed on the electromagnetically braked ergocycle. For this test, a load designed to elicit a power output corresponding to:

$$P_{\text{exercise}} = (\text{Power output corresponding to } VT_1 (P_{VT_1}) + \text{Power output corresponding to the } VT_2 (P_{VT_2})) / 2.$$

Immediately before (CTRL_{Pre}) and after (CTRL Post cycling) the control cycling test, subjects were placed in a seated position and were securely strapped into the test chair to perform a maximal voluntary isometric knee extension and flexion of their dominant leg using an isometric dynamometer (Type: Schnell Trainingsgeräte GmbH, Peutenhausen, Deutschland). Subjects sat with a 90° knee angle (0° as full leg extension), with the ankle attached to the ergometer arm. The knee axis was aligned with the ergometer axis. EMG was recorded on vastus lateralis (VL) and rectus femoris (RF) muscles during the knee extensors MVC and on biceps femoris (BF) during the knee flexors MVC. Subjects performed two MVC of short duration (2 – 3 s) of the knee flexor and extensor muscles. A 60 s period of rest was imposed between each contraction. The maximal force values in knee extension and flexion movement were measured using a strain gauge (Type: TME F501TC, Toulon, France) and the best performance consecutive to the two trials was selected as the MVC. Root mean square (RMS_{MVC}) and maximal integrated EMG values were calculated for VL, RF and BF muscles during MVC (period of 500 ms).

One hour after the end of the previous test, subjects were evaluated for their 1RM during inertial knee extension exercise on a leg ergometer (Type: Schnell Trainingsgeräte GmbH, Peutenhausen, Deutschland) using method described by Bishop et al. [4]. Following ten submaximal warm-up contractions, each subject's 1RM was determined by gradually increasing the resistance until the subject could only achieve full knee extension once (1RM) and not twice. This was recorded as the subject's 1RM.

Eccentric and Concentric exercises

On their third and fourth visit to the laboratory the cyclists underwent 2 submaximal randomized sessions. All subjects performed a prior bout of ECC or CC knee contractions with both legs subsequently followed by 10 min of cycling on the electromagnetically braked ergocycle at intensity equal to that of the control test. Sessions were separated by at least 72h. In both knee contraction exercises, eight sets of eight muscle actions with 3 min rest between sets were performed at a load corresponding to 80% of 1RM [10]. Ranges of motion for CC knee extensions and ECC knee flexions were from 110° to 0° and from 0° to 110°, respectively. Immediately before (CC_{Pre} and ECC_{Pre}) and after (CC_{Post} and ECC_{Post}) the CC or ECC knee contractions and after cycling following CC and ECC exercises, subjects performed two MVC of short duration (2 – 3 s) of the knee flexor and extensor muscles. Exactly like during the CTRL session, EMG was recorded, measured and analysed on vastus lateralis (VL), rectus femoris (RF) and on biceps femoris (BF) muscles.

Data collection and processing

The muscles activities of VL, RF, BF muscles of the dominant leg, selected for their high contribution to the propulsive cycling task [31], were monitored with surface EMG. The subjects were prepared for placement of EMG electrodes by shaving the skin of each electrode site, cleaning it carefully with alcohol wipe and lightly abrading it to maintain a low inter-electrode resistance of $<1000 \Omega$. Pairs of Ag/AgCl pre-gelled surface electrodes (Medicotest, type Blue Sensor, Q-00-S, Copenhagen, Denmark) of 40 mm diameter with a center to center distance of 25 mm were applied along the fibres over the bellies of the three muscles for EMG data acquisition according to the SENIAM – European Guidelines for Surface Electromyography recommendations [14]. The electrodes were secured with surgical tape and cloth wrap to minimize disruption during the movement. A ground electrode was placed on a bony site over the right anterior superior spine of the iliac crest. EMG signals were pre-amplified closed to detection site (Common Mode Rejection Ratio, CMRR = 100 dB; Z input = 10 G Ω ; gain = 600, bandwidth frequency = from 6 Hz to 1600 Hz). Prior to acquisition, a third order, zero lag Butterworth antialiasing filter at 500 Hz was applied. EMG data were collected from each muscle, digitized through an acquisition board (DT 9800-series, Data Translation, Marlboro, VT, USA) and stored on a computer to be analyzed using custom-written add-on software (Origin 6.1[®], OriginLab, Northampton, MA, USA). The EMG data were sampled at 1000 Hz and besides integrated. According to Hausswirth et al. [13], we normalized all integrated EMG value expressed with regard to the burst duration (integrated EMG/burst duration): these values were considered as the measurement of muscle activity. These values were named “ \dot{Q}_iEMG ”. The criteria for the onset and the offset values were based on a minimum threshold of 3 standard deviations from the resting baseline and a minimum burst duration of 50 ms according to the study of Neptune et al. [27]. Upon reaching the

determined threshold, the muscle was considered active, and the muscle “burst” duration was defined as the duration between the onset and offset values. The end of the second muscle burst was considered as muscle deactivation when the subject exhibited a double-burst pattern according to the study of Sarre and Lepers [33].

Torque measurement

During cycling, power output is continuously calculated as shown in Equation (1):

$$\text{Power (W)} = \text{Torque (Nm)} \times \text{Angular Velocity (rad.s}^{-1}\text{)} \quad (1)$$

The torque generated at the crank axle is measured by strain gauges developed and bonded on to the crank arm by the ergocycle’s manufacturer. Pedal rate and torque data were stored every revolution and every 2° per recorded revolution and recorded by the power control unit. The Lode ergometer was calibrated prior to each trial. From these data, several parameters were calculated for each pedal revolution:

- The maximal (peak) value of the resultant torque exerted during the downstroke of the dominant leg (PTD, in Nm) and during the downstroke of the nondominant leg (PTND, in Nm).
- The arm crank angle corresponding to PTD (AD, in degrees) and PTND (AND, in degrees). Crank angle was reference to 0° at top dead center (TDC) of the right crank arm and to 180° at the TDC of the leg crank arm (thus the right leg downstroke was from 0° to 180° and the left downstroke was from 180° to 360°). Then, the crank angle for the left leg downstroke was expressed relative to the TDC of the left crank arm (i.e., 180° was subtracted to the value obtained).

The following variables: PTD, PTND, AD, AND, \dot{V}_E , $\dot{V}O_2$, $\dot{Q}iEMG$ of BF, VL and RF were computed during the last 30 s of the ninth minutes (i.e. time corresponding to a steady state for all variables) of each cycling trials (CTRL, cycling following ECC and CC exercises).

Statistical analysis

All variables were expressed as mean and standard deviation ($M \pm SD$). Difference in biomechanical, physiological and EMG parameters between sessions (CTRL, CC exercise followed by a cycling test and ECC exercise followed by a cycling test) were analyzed using a two-way analysis of variance ANOVA 2R [session x period]. Tukey *post hoc* test was used to determine any differences among the exercise and time. The level of confidence was set at $p < 0.05$.

RESULTS



During the maximal cycling test, the mean value of $\dot{V}O_{2max}$ and maximal aerobic power were respectively: $65.3 \pm 2.3 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$ and $401.9 \pm 36.1 \text{ W}$. During the evaluation of the 1RM, the mean force value was $908.4 \pm 179.4 \text{ N}$. The cycling exercises and the ECC or CC knee contractions were respectively performed at a mean power of $276.8 \pm 26.6 \text{ W}$ and a mean force of $726.9 \pm 136.8 \text{ N}$.

Figures 2 and 3 show MVC and RMS_{MVC} values during CTRL and cycling sessions. No significant difference on MVC and RMS_{MVC} values were observed between CTRL_{Pre} , CC_{Pre} and ECC_{Pre} tests ($p > 0.05$). All MVC values recorded during the maximal voluntary isometric knee extension test were significantly lower after CC and ECC exercises ($p < 0.05$) without any difference between conditions (CC_{Post} : -18.3% and ECC_{Post} : -15.5%) whereas only the ECC exercise induced a significantly decrease of RMS_{MVC} of VL and BF. No difference was observed on MVC or RMS_{MVC} after cycling following CC and ECC exercises when compared to the values measured immediately after these exercises.

During cycling following the ECC exercise, pedal rate was lower than during CTRL trial (respectively $80.1 \pm 7.6 \text{ rpm}$ vs. $90.2 \pm 10.7 \text{ rpm}$) and an increase of the resultant peak torques (PTD and PTDN) was observed whereas no significant difference was recorded during cycling following the CC exercise (Table 1). Moreover, during cycling following the ECC exercise, $\dot{V}O_2$ values were significantly lower than during the CTRL trial ($p < 0.05$).

Integrated EMG signal expressed with regard to burst duration ($\dot{Q}iEMG$) was presented on figure 4. Significant differences were shown between CTRL and cycling following CC exercise for RF, VL, BF muscles. $\dot{Q}iEMG$ values of these muscles were significantly higher during cycling following CC exercise than during CTRL trial. On contrary, no difference of $\dot{Q}iEMG$ was observed between cycling following the ECC exercise and CTRL trial

During cycling following the ECC exercise, $\dot{V}O_2$ was lower than during CTRL trial but no difference was observed between trials on \dot{V}_E .

No difference was observed between trials on the biomechanical parameters recorded from ergometer, the asymmetry of the legs (i.e. dominant vs. nondominant side).

Table 1 – Mean values of physiological and biomechanical parameters recorded during the control cycling exercise (CTRL) and during cycling following CC and ECC exercises.

	CTRL	Cycling following CC exercise	Cycling following ECC exercise
$\dot{V}O_2$ (ml.min ⁻¹ .kg ⁻¹)	57.3 ± 4.4	55.6 ± 6.5	52.9 ± 7.3 ^a
\dot{V}_E (l.min ⁻¹)	107.0 ± 10.2	107.5 ± 9.5	105.9 ± 14.3
Pedal Rate (rpm)	90.2 ± 10.7	87.5 ± 10.2	80.1 ± 7.6 ^a
PTD (Nm)	59.2 ± 6.5	61.6 ± 11.0	69.7 ± 11.3 ^a
PTND (Nm)	56.5 ± 7.9	59.3 ± 7.7	66.5 ± 8.4 ^a
AD (degrees)	86.5 ± 9.2	88.9 ± 6.0	86.7 ± 7.9
AND (degrees)	83.1 ± 13.0	84.7 ± 10.1	82.2 ± 13.2

$\dot{V}O_2$, oxygen uptake; \dot{V}_E , minute ventilation; PTD, maximal peak torque of the dominant leg; PTND, maximal peak torque of the nondominant leg; AD, arm crank angle corresponding to PTD; AND arm crank angle corresponding to PTND.

Significantly different, $p < 0.05$: ^a from CTRL trial; No significant difference between dominant and nondominant legs.

Table 2 – Summary of sessions, time, and interaction effects for each dependent variable as obtained from ANOVA repeated measures.

Dependent variable	Sessions		Time		Sessions x Time	
	F(2,30)	P	F(2,60)	P	F(4,60)	P
MVC	2.60	NS	31.53	*	2.76	†
RMS _{MVC} - Biceps Femoris	0.79	NS	21.81	*	7.32	*
RMS _{MVC} - Rectus Femoris	0.32	NS	0.84	NS	0.08	NS
RMS _{MVC} - Vastus Lateralis	1.10	NS	3.44	†	2.52	NS

NS: Statistically nonsignificant, $P \geq 0.05$

*, $P < 0.01$

†, $0.01 \leq P < 0.05$

Figure 1 – Graphic representation of the experimental protocol. CTRL, Control cycling exercise; $\dot{V}O_{2max}$, maximal oxygen uptake test; CC, concentric knee contractions; ECC, eccentric knee contractions; MVC, maximal voluntary contraction; 1RM, one repetition maximum; R, rest.

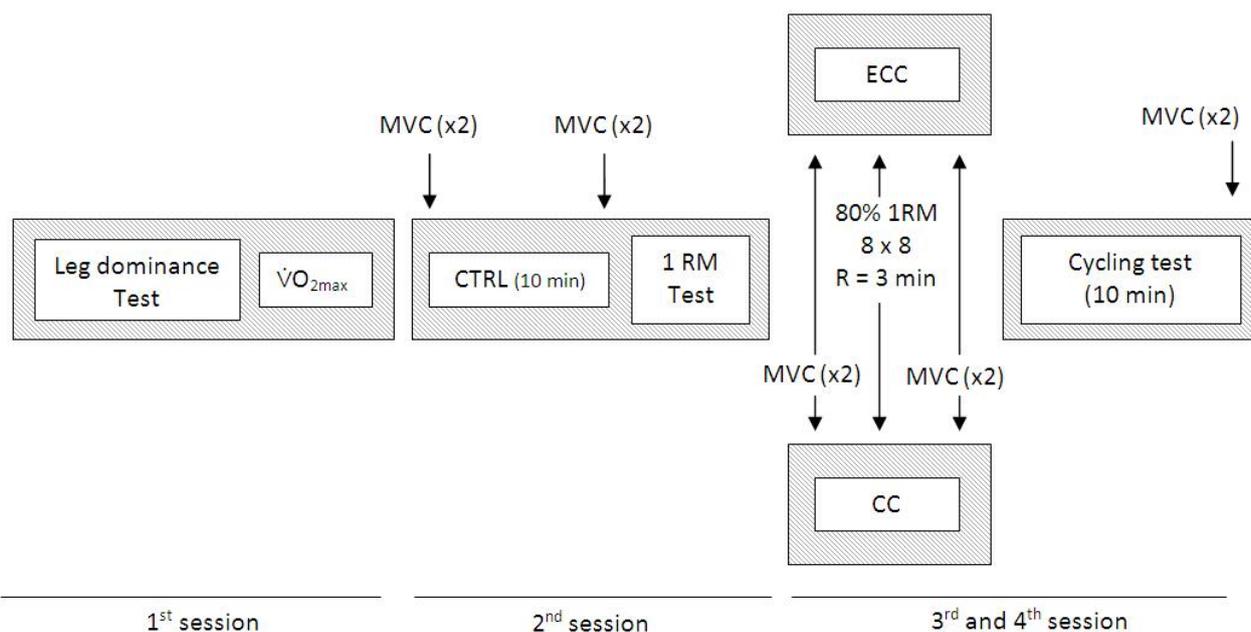
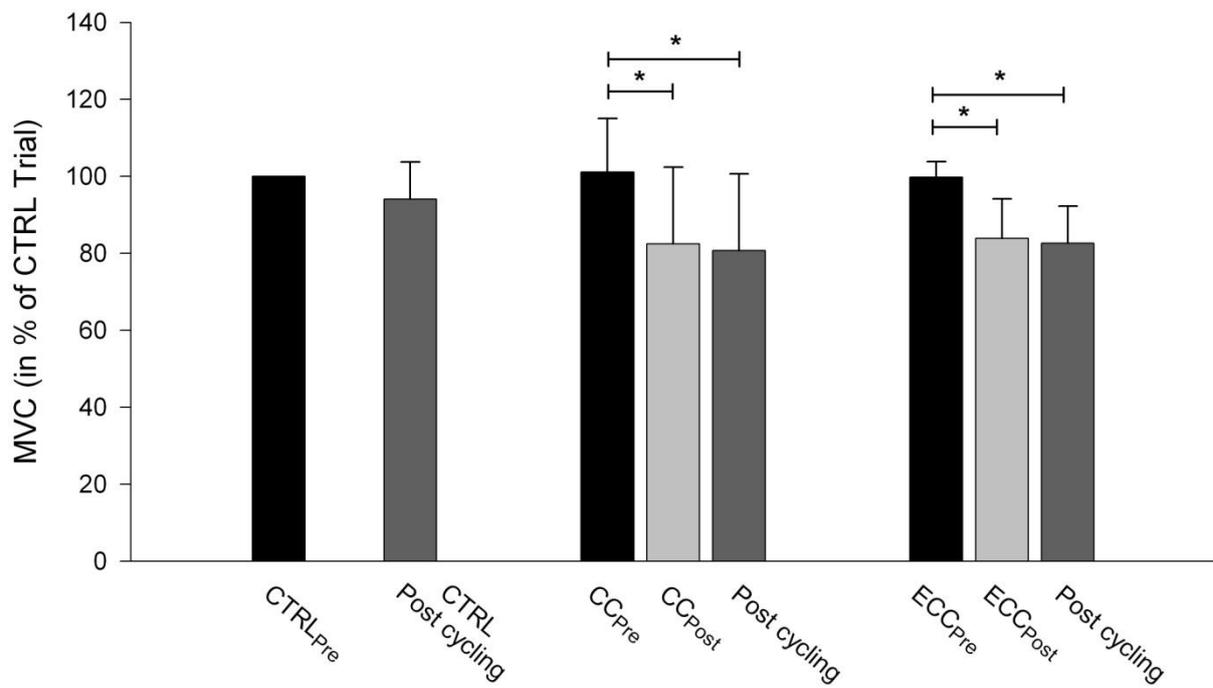


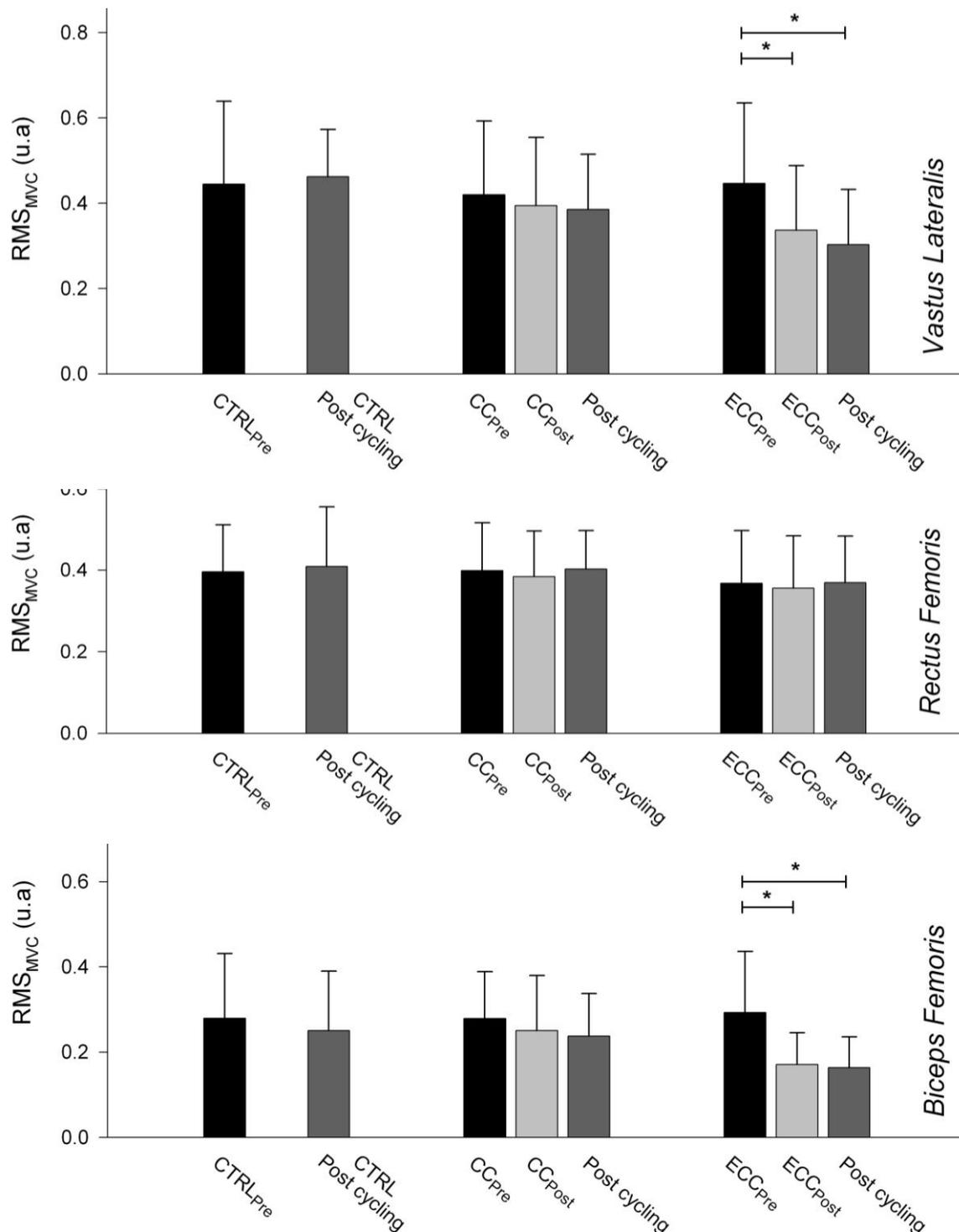
Figure 2 – Mean values of maximal voluntary contraction (MVC) recorded during the maximal voluntary isometric knee extension test before (CTRL_{pre}) and after (CTRL Post cycling) the control exercise, before (CC_{pre} and ECC_{pre}) and after (CC_{post} and ECC_{post}) the CC or ECC knee contractions and after cycling following ECC and CC exercises (Post cycling) (expressed in % of CTRL trial).



No significant difference between CTRL, CC_{pre} and ECC_{pre} values ($p > 0.05$).

*, Significantly different from the pre-values.

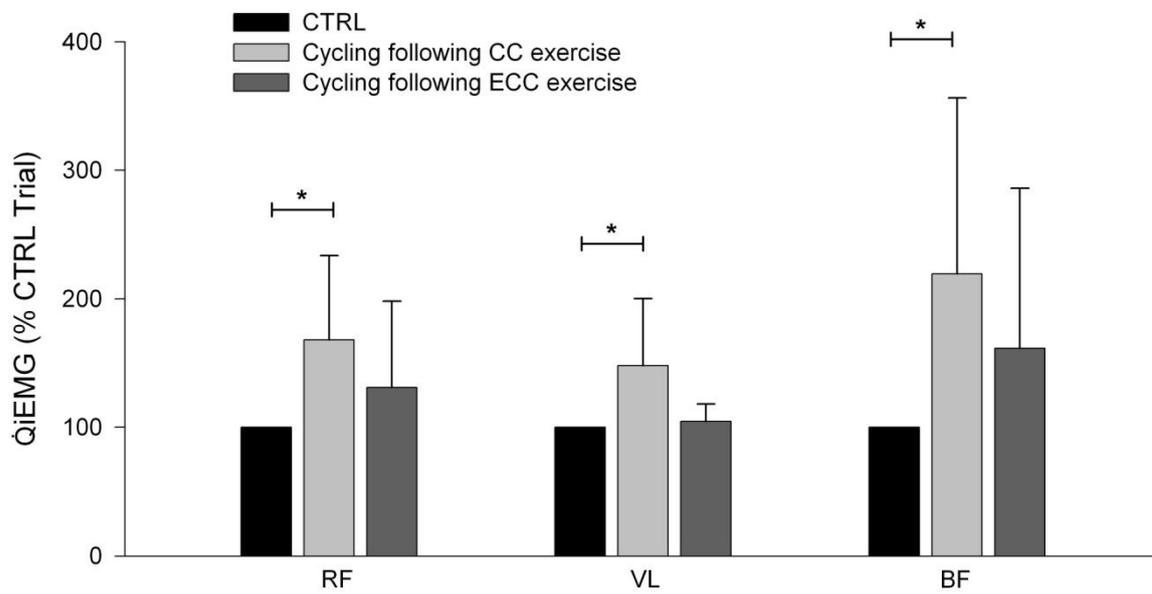
Figure 3 – Mean values of EMG root mean square during the maximal voluntary contraction (RMS_{MVC}) of Vastus Lateralis (VL), Rectus Femoris (RF) and Biceps Femoris (BF) muscles recorded during the MVC tests: before ($CTRL_{pre}$) and after ($CTRL_{Post\ cycling}$) the control exercise, before (CC_{pre} and ECC_{pre}) and after (CC_{post} and ECC_{post}) the CC or ECC knee contractions and after cycling following ECC and CC exercises (Post cycling).



VL, BF and RF: No significant difference between $CTRL$, CC_{pre} and ECC_{pre} values ($p > 0.05$).

*, Significantly different from the pre-values.

Figure 4 – Mean values of integrated EMG expressed with regard to the burst duration (\dot{Q} iEMG) of rectus femoris (RF), vastus lateralis (VL), biceps femoris (BF) muscles recorded during the control cycling exercise (CTRL) and cycling following ECC and CC exercises (expressed in % of CTRL trial).



Significantly different, $p < 0.05$: * from CTRL trial

DISCUSSION



The present study aimed to analyse the effect of two different muscular fatiguing exercises on mechanical and electromyographic activity during cycling.

Main findings were 1) MVC values decreased after CC and ECC but, only ECC exercise induced a significant decrease of RMS_{MVC} ; 2) MVC and RMS_{MVC} values were not different between the end of CC or ECC exercises and the end of the cycling exercises following the ECC and CC knee contractions 3) Pedal rate was lower only during cycling following the ECC exercise when compared with CTRL exercise 4) $\dot{Q}iEMG$ was increased only during cycling following the CC exercise.

The first interesting observation is a similar decrease of the MVC after the two knee contractions exercises (CC_{Post} : -18.3% and ECC_{Post} : -15.5%). These results indicate a comparable mechanical effect of muscle fatigue after ECC and CC exercises. The reduction of force production after eccentric or concentric exercises was classically observed in the literature [11, 32]. For example, Lavender and Nosaka [30] reported a loss of MVC after concentric and eccentric repeated actions respectively of 28.5 % and 63.1 %. Many reasons were evocated to explain this torque loss. After an eccentric exercise, strength decrease was mainly ascribed to excitation-contraction coupling impairment and ultrastructural damages, such as wavy Z-band, A-band disruptions and over-stretched sarcomeres [0, 24]. On the opposite, after concentric exercise, no ultrastructural damages was observed and peripheral fatigue was mainly due to depressed actin-myosin cross-bridge formation and could originate from a metabolic inhibition of the contractile process [23].

However, despites a similar decrease of MVC values after ECC and CC exercises, our results showed different decreases of RMS_{MVC} after CC and ECC exercises with a significant decrease in RMS_{MVC} values observed after ECC exercise. This result could indicate a greater neuromuscular fatigue after ECC exercise than after CC exercise. Among the different hypothesis proposed, the main hypothesis regarding a greater reduction of RMS_{MVC} after ECC exercise was an alteration of the neural input but also a decreased in excitability (alteration of the M-wave and isometric twitch) [19]. However, other factors could also explain the reduction of force production after an eccentric exercise, such as peripheral failure (for example, changes in organization of the sarcomeres structure, in excitation-contraction (E-C) coupling [24, 29]) [10]. This study was mainly descriptive and it was not possible to analyse factors affecting RMS_{MVC} decrease after different contraction type exercises. Further works are necessary to distinguish peripheral or central mechanism related to this effect [20].

The second interesting result of our study was that a decrease of the pedal rate was observed only during cycling following the ECC exercise. A decrease in pedal rate was classically observed in the literature after prolonged exercise [2, 19, 21, 24]. For example, Lepers et al. [19] and

Argentin et al. [2] have respectively observed a decrease of pedal rate of 21 % and 22 % during the last 20 min of a 2h cycling test. Our results could be compared to these previous studies. In our study, this effect was observed only during cycling following the ECC exercise (-12.6 %) and was associated with a greater torque applied on the pedal (PTD: +13.2 % and PTND: +12.2 %). The main hypothesis classically proposed, relates this shift to factors affecting the relationship between the energetically optimal cadence (EOC) and the freely chosen cadence (FCC) [19, 35]. In these previous studies, authors showed that at the beginning of a short duration cycling exercise, subjects adopted a pedal rate corresponding to the minimum of the integrated EMG slope for VL muscle, called neuromuscular optimal cadence (NOC). On the opposite, after a prolonged cycling exercise, they observed a decrease in pedal rate close to the EOC. From these results, these authors interpreted the decrease of pedal rate with muscle fatigue like an adaptation of the movement pattern to minimize the energy cost rather than the “neuromuscular cost”. Our results were indirectly in agreement with this hypothesis since a significantly lower oxygen uptake (-8.3 %) was observed during cycling following the ECC exercise when compared with CTRL trial. The main factors proposed in the literature to explain this decrease of oxygen uptake at EOC when compared to NOC is the decrease in the ventilation cost and/or in internal work for repetitive limb movements [5, 8]. For example, Francescato et al. [8] indicated that the fraction of overall $\dot{V}O_2$ due to internal work for a subject cycling at 100 W and 60 rpm was about 0.2 whereas this fraction was around 0.6 at 100 rpm. However, in our study, decrease in the ventilation cost cannot explain the decrease of oxygen uptake at EOC because \dot{V}_E was not different between trials. Consequently, this previous observation can be only related to the increase in internal work.

The third result of our study showed an increase of \dot{Q}_{iEMG} of each tested muscle during cycling only after CC exercise. This result could be directly related to the type of prior exercise (CC vs. ECC) and indirectly to the pedal rate adopted by the cyclist. Indeed, MVC results showed that after the two prior exercises, a muscle fatigue appears but only ECC exercise induces a neuromuscular fatigue sufficient to reduce the RMS_{MVC} . As we described previously, this loss of muscular capacity after ECC exercise was generally due to an alteration of the neural input and constrains the cyclist to mechanical adaptations (i.e. decrease of pedal rate). On the opposite, after CC contractions, no significant cadence modification was observed despite a loss of maximal strength capacities. Therefore, cycling at 87.5 rpm seems to conduct to a greater recruitment of motor units (increase number and/or discharging rate) to maintain a high pedal rate close to the pedal rate adopted without prior fatigue (90.2 rpm).

On conclusion, despite a similar effect of CC and ECC on the force-generating capacity, prior ECC exercise induces a greater neuromuscular fatigue than CC exercise. This greater neuromuscular fatigue induces a decrease of the pedal rate toward a more economical cadence. In contrast, CC

exercise does not induce any modification of the freely chosen cadence. In this condition, to maintain a high cadence, muscle activity increases. This increase can be explained by a greater recruitment in motor unit and/or a change in muscle activation strategy. It could be interesting to investigate the mechanisms underlying these observations, using for example, the twitch interpolation technique to distinguish the role of peripheral or central fatigue.

REFERENCES



- 1 Allen DG. Eccentric muscle damage: mechanisms of early reduction of force. *Acta Physiol Scand* 2001; 171: 311-319.
- 2 Argentin S, Hausswirth C, Bernard T, Bieuzen F, Leveque JM, Couturier A, Lepers R. Relation between preferred and optimal cadences during two hours of cycling in triathletes. *Br J Sports Med* 2006; 40: 293-298.
- 3 Bijker KE, De Groot G, Hollander AP. Difference in leg muscle activity during running and cycling in humans. *Eur J Appl Physiol* 2002; 87: 556-561.
- 4 Bishop D, Jenkins DG, Mackinnon LT, McEniery M, Carey MF. The effects of strength training on endurance performance and muscle characteristics. *Med Sci Sports Exerc* 1999; 31: 886-891.
- 5 Coast JR, Rasmussen SA, Krause KM, O'Kroy JA, Loy RA, Rhodes J. Ventilatory work and oxygen consumption during exercise and hyperventilation. *J Appl Physiol* 1993; 74: 793-798.
- 6 Daly DJ, Cavanagh PR. Asymmetry in bicycle ergometer pedaling. *Med Sci Sports Exerc* 1976; 8: 204-208.
- 7 Delextrat A, Tricot V, Bernard T, Vercruyssen F, Hausswirth C, Brisswalter J. Modification of cycling biomechanics during a cycle-to-swim trial. *J Appl Biomech* 2005; 21: 297-308.
- 8 Francescato MP, Girardis M, di Prampero PE. Oxygen cost of internal work during cycling. *Eur J Appl Physiol* 1995; 72: 51-57.
- 9 Gandevia SC. Spinal and Supraspinal Factors in Human Muscle Fatigue. *Physiol Rev* 2001; 81: 1725-1789.
- 10 Gibala MJ, MacDougall JD, Tarnopolsky MA, Stauber WT, Elorriaga A. Changes in human skeletal muscle ultrastructure and force production after acute resistance exercise. *J Appl Physiol* 1995; 78: 702-708.
- 11 Hamlin MJ, Quigley BM. Quadriceps concentric and eccentric exercise 1: changes in contractile and electrical activity following eccentric and concentric exercise. *J Sci Med Sport* 2001; 4: 88-103.
- 12 Hausswirth C, Bigard AX, Guezennec CY. Relationships between running mechanics and energy cost of running at the end of a triathlon and a marathon. *Int J Sports Med* 1997; 18: 330-339.
- 13 Hausswirth C, Brisswalter J, Vallier JM, Smith D, Lepers R. Evolution of electromyographic signal, running economy, and perceived exertion during different prolonged exercises. *Int J Sports Med* 2000; 21: 429-436.
- 14 Hermens HJ, Freriks B, Disselhorst-Klug C, Rau G. Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures. *J Electromyogr Kinesiol* 2000; 10: 361-374.

- 15 Howley E, Basset D, Welch E. Criteria for maximal oxygen uptake: review and commentary. *Med Sci Sports Exerc* 1995; 27: 1292-1301.
- 16 Komi PV, Viitasalo JT. Changes in motor unit activity and metabolism in human skeletal muscle during and after repeated eccentric or concentric action. *Acta Physiol Scand* 1977; 100: 246-254.
- 17 Kraemer WJ, Gardiner DF, Gordon SE, Koziris LP, Sebastianelli W, Putukian M, Newton RU, Ratamess NA, Volek JS, Hakkinen K. Differential effects of exhaustive cycle ergometry on concentric and eccentric torque production. *J Sci Med Sport* 2001; 4: 301-309.
- 18 Lavender AP, Nosaka K. Changes in fluctuation of isometric force following eccentric and concentric exercise of the elbow flexor. *Eur J Appl Physiol* 2006; 96: 235-240.
- 19 Lepers R, Hausswirth C, Maffiuletti N, Brisswalter J, van Hoecke J. Evidence of neuromuscular fatigue after prolonged cycling exercise. *Med Sci Sports Exerc* 2000; 32: 1880-1886.
- 20 Lepers R, Millet GY, Maffiuletti NA. Effect of cycling cadence on contractile and neural properties of knee extensors. *Med Sci Sports Exerc* 2001; 33: 1882-1888.
- 21 Lepers R, Maffiuletti NA, Rochette L, Brugniaux J, Millet GY. Neuromuscular fatigue during a long-duration cycling exercise. *J Appl Physiol*. 2002; 92: 1487-1493.
- 22 McLaughlin JE, King GA, Howley ET, Bassett DR, Ainsworth BE. Validation of the Cosmed K4b2 portable metabolic system. *Int J Sports Med* 2001; 22: 280-284.
- 23 Michaut A, Pousson M, Millet G, Belleville J, Van Hoecke J. Maximal voluntary eccentric, isometric and concentric torque recovery following a concentric isokinetic exercise. *Int J Sports Med* 2003; 24: 51-56.
- 24 Millet GY, Millet GP, Lattier G, Maffiuletti NA, Candau R. Alteration of neuromuscular function after a prolonged road cycling race. *Int J Sports Med*. 2003; 24: 190-194.
- 25 Morgan DL, Allen, DG. Early events in stretch-induced muscle damage. *J Appl Physiol* 1999; 87: 2007-2015.
- 26 Moysi JS, Garcia-Romero JC, Alvero-Cruz JR, Vicente-Rodriguez G, Ara I, Dorado C, Calbet JA. Effects of eccentric exercise on cycling efficiency. *Can J Appl Physiol* 2005; 30: 259-275.
- 27 Neptune RR, Kautz SA, Hull ML. The effect of pedaling rate on coordination in cycling. *J Biomech* 1997; 30: 1051-1058.
- 28 Peeling PD, Bishop DJ, Landers GJ. Effect of swimming intensity on subsequent cycling and overall triathlon performance. *Br J Sports Med* 2005; 39: 960-964.
- 29 Proske U, Morgan DL. Muscle damage from eccentric exercise: mechanical signs, adaptation and clinical adaptation. *J Physiol* 2001; 537: 333-345.
- 30 Rodenburg JB, Bar PR, De Boer RW. Relations between muscle soreness and biomechanical and functional outcomes of eccentric exercise. *J Appl Physiol* 1993; 74: 2976-2983.

- ³¹ Ryan MM, Gregor RJ. EMG profiles of lower extremity muscles during cycling at constant workload and cadence. *J Electromyogr Kinesiol* 1992; 2: 69-80.
- ³² Sahlin K, Seger JY. Effects of prolonged exercise on the contractile properties of human quadriceps muscle. *Eur J Appl Physiol* 1995; 71: 180-186.
- ³³ Sarre G, Lepers R. Neuromuscular function during prolonged pedaling exercise at different cadences. *Acta Physiol Scand* 2005; 185: 321-328.
- ³⁴ Tesch PA, Dudley GA, Duvoisin MR, et al. Force and EMG signal patterns during repeated bouts of concentric or eccentric muscle actions. *Acta Physiol Scand* 1990; 138: 263-271.
- ³⁵ Vercruyssen F, Hausswirth C, Smith D, Brisswalter J. Effect of exercise duration on optimal pedal rate choice in triathletes. *Can J Appl Physiol* 2001; 26: 44-54.
- ³⁶ Vercruyssen F, Suriano R, Bishop D, Hausswirth C, Brisswalter J. Cadence selection affects metabolic responses during cycling and subsequent running time to fatigue. *Br J Sports Med* 2005; 39: 267-272.
- ³⁷ Wasserman K, Mac Ilroy MB. Detecting the threshold of anaerobic metabolism in cardiac patients during exercise. *Am J Cardiol* 1964; 14: 844-852.
- ³⁸ Wasserman K, Whipp BJ, Koysl SN, Beaver WL. Anaerobic threshold and respiratory gas exchange during exercise. *J Appl Physiol* 1973; 35: 236-243

SYNTHESE



Cette étude permet de caractériser les effets de deux exercices, générant une fatigue musculaire issue de deux types de contraction musculaire distincts, sur les indices énergétiques, neuromusculaires et cinématiques enregistrés lors d'une activité de locomotion.

11 sujets cyclistes entraînés ont réalisé trois sessions de test. Un exercice de pédalage sous maximal de 10 min utilisé comme exercice contrôle a été réalisé lors de la première session. Les deux sessions suivantes ont repris l'exercice de pédalage réalisé lors de la première session précédé soit d'un exercice fatigant de flexion des membres inférieurs de type excentrique, soit d'un exercice fatigant d'extension des membres inférieurs en condition concentrique. Immédiatement avant les exercices générant une fatigue musculaire ainsi qu'avant et après l'exercice de cyclisme, des contractions maximales volontaires isométriques (CMV) a été réalisées. Lors des exercices de pédalage, les paramètres EMG des muscles biceps femoris, rectus femoris et vastus lateralis, cardio-respiratoires et cinématiques ont été enregistrés. Pendant les CMV, l'activité EMG maximale des muscles biceps femoris, rectus femoris et vastus lateralis ainsi que le moment maximal développé par les muscles extenseurs du genou ont également été mesurés. Les résultats montrent que l'expression de la fatigue musculaire est dépendante du mode de contraction musculaire mais également que les adaptations cinématiques et neuromusculaires observés lors de l'exercice de pédalage sont dépendantes du type de contractions fatigantes préalables. Ainsi, les plus faibles valeurs RMS observées suite à l'exercice fatigant de type excentrique lors des tests CMV montrent une altération neuromusculaire supérieure par rapport à l'exercice concentrique. Ces résultats sont associés à une diminution de la cadence de pédalage uniquement après l'exercice excentrique suggérant une adaptation locomotrice visant à diminuer le coût énergétique. A l'inverse, la fatigue musculaire induite par l'exercice concentrique ne modifie pas la cadence de pédalage. Cette absence de modification se traduit alors par une augmentation de l'activité EMG des muscles de la cuisse en réponse à la fatigue musculaire.

Ainsi, un exercice fatigant de type excentrique induit une fatigue neuromusculaire supérieure à un exercice concentrique. Ceci se traduit ensuite lors d'une activité de locomotion, par une adaptation de la cinématique du geste tendant à diminuer la cadence pour optimiser le coût énergétique.

Cette troisième étude nous permet de distinguer les effets de deux types de contraction musculaire différents sur un exercice de locomotion portée. Ainsi, aux travers de ces trois premières études, nos résultats font apparaître deux adaptations spécifiques du patron locomoteur directement liées à la présence ou à l'absence de fatigue musculaire. D'une part, lors d'un exercice de pédalage et en l'absence de fatigue musculaire, ces adaptations se traduisent par un effet des caractéristiques musculaires uniquement sur les synergies neuromusculaires. D'autre part, lorsque ces caractéristiques

musculaires sont altérées par un exercice musculairement fatigant, nos résultats montrent que le sujet s'adapte également sur le plan cinématique. Cette dernière adaptation est directement liée au mode de contraction musculaire. L'objectif des études suivantes est, dans un premier temps, de générer, localiser et quantifier une fatigue musculaire sur deux populations susceptibles de présenter des propriétés musculaires différentes puis dans un second temps d'observer l'effet de cette fatigue sur un exercice de pédalage.

D. ÉTUDE N°4 : EFFET D'UN EXERCICE FATIGANTE SUR LA FONCTION MUSCULAIRE CHEZ DES SUJETS AGES VS. JEUNES.

INTRODUCTION AUX ETUDES 4 ET 4BIS



L'objectif des études 4 et 4bis, est de comparer les effets d'un exercice musculairement fatigant sur la fonction musculaire et la locomotion dans deux populations entraînées en endurance dont les propriétés musculaires sont différentes (*i.e.* sujets jeunes vs. sujets âgés). Si la littérature montre clairement un effet d'une activité physique régulière sur la diminution de l'altération des propriétés musculaires liée à l'âge, l'effet de la fatigue sur ces dernières apparaît plus controversé. En effet, certains travaux (Bemben et al, 1996 ; Kent-Braun et al, 2002 ; Laforest et al, 1990 ; Lanza et al, 2004) montrent que les sujets âgés présentent une fatigue musculaire supérieure aux sujets jeunes alors que d'autres montrent que cette fatigue est similaire (Allman et Rice, 2001, Larsson et Karlsson, 1978 ; Lindström et al, 1997) ou bien inférieure (Cupido et al, 2002, Davies et White, 1983 ; Lennmarken et al, 1985). Dans un premier temps, nous proposons d'observer les effets d'un exercice musculairement fatigant sur les propriétés contractiles des membres inférieurs, en comparant des sujets jeunes et des sujets âgés (Etude 4 – Résultats soumis à publication). Ensuite, à partir des résultats de nos travaux précédents montrant un effet différencié de la fatigue musculaire sur le patron locomoteur en fonction des propriétés musculaires, nous nous proposons d'observer les effets de cette fatigue sur les indices cinématiques et neuromusculaires du geste de pédalage pour ces deux populations (Etude 4bis – Résultats non publiés). Nous présentons ce travail expérimental en deux parties complémentaires comprenant pour chacune d'elle, une partie introduction, méthode, résultats et discussion.

**Effect of fatigue task on neuromuscular properties of the
knee extensor muscle in young versus old adults**

François Bieuzen, Elodie Gauche, Christophe Hauswirth,
Romuald Lepers, Jeanick Brisswalter.

Article soumis pour publication dans
European Journal of Applied Physiology

ABSTRACT



The purpose of this study was to examine the effect of a fatiguing task on neuromuscular properties of knee extensor muscles in young versus old adults. The investigation was conducted on 26 healthy male subjects: 16 elderly (Age, 66.1 ± 5.8 yr) and 10 young (Age, 25.4 ± 4.6 yr) adults. Subjects performed a fatiguing exercise composed of 10 sets of 10 knee extensors contractions on a horizontal leg press at an intensity corresponding to 70% of the individual one repetition maximum. Maximal voluntary contractions (MVC) and evoked contractions of the knee extensor muscle were performed before and after the exercise. The reduction in MVC force was similar for both groups (elderly: -9.7 % and young: -14.3 %). The decrease in maximal root mean square (RMS) electromyography activity of the vastus lateralis muscle normalized to the RMS of the M-wave was not different between the two groups. The peak twitch was reduced (-25.8 %, $p < 0.05$) for old adults but not for young adults, while M-Wave properties do not change in both groups. The present study shows that the maximal strength capacities were similarly reduced in elderly and young adults after the fatiguing knee extensor exercise. Central fatigue was similar for both groups while a more important alteration of the excitation-contraction coupling processes was observed for elderly adults.

Keywords: Aging - Electrical stimulation - Strength training - Electromyographic activity - Maximal voluntary contraction

INTRODUCTION



With increasing age, individuals experience an impaired mobility, increased risk of falls and hip fractures and may require assistance with everyday activities. Because of the increasing number of older men and women in our society, the possibility of reducing or even preventing these age-related troubles received increased interest. Within this framework, a greater attention has been focused on the need to design a strategy to increase muscle performance in older population (Henwood and Taffe 2006; Yardley et al. 2006). For example, Henwood and Taffe (2006) have compared the effects of different experimental protocols like resistance training or functional training on strength development and functional performances (i.e. stairs climb, walk, chair rise). The main results showed an enhancement of muscle function associated with an improvement in physical performance even after a modest gymnasium training frequency (Henwood and Taffe 2006). The positive effect of regular activities on physical performance of elderly adults is well known. However,

the effect of exercises such a resistance strength training session on neuromuscular function in this population seems more controversial.

On elderly adults, debates exist over the effect of a fatiguing exercise on neuromuscular properties in comparison to young adults. Some studies have suggest that older adults fatigue less than young (Bemben et al. 1996; Ditor and Hicks 1992; Kent-Braun et al. 2002; Laforest et al. 1990; Lanza et al. 2004) whereas other investigators have observed that older men and women fatigue more than young (Cupido et al. 1992; Davis and White 1983; Lennmarken et al. 1985) and some other studies have demonstrated similar fatigability in young and elderly adults (Allman and Rice 2001; Larsson and Karlsson 1978; Lindstrom et al. 1997). For one part methodological differences could explain this apparent inconsistency in experimental results. Firstly, most of the studies showing a more important relative impairment of the maximal force-generating capacities in young compared to elderly adults have used an intermittent task with alternatively one contraction and one rest period (Bemben et al. 1996; Ditor and Hicks 1992; Kent-Braun et al. 2002). Thus, these results expressed more the capacity of the subject to repeat an intermittent resistance exercise than a neuromuscular adaptation to a heavy-fatiguing task. Secondly, the subjects present different backgrounds and levels of fitness. For example, the subjects of Ditor et al.' study (1992) were "active" and practiced at least twice weakly a supervised exercise training whereas in the study of Allman et al. (2001), subjects did not practice any particular exercise.

Classically in these studies the effect of fatigue on muscular function was assessed by the decrease of the maximal force-generating capacities. More recently, in addition to this parameter, many studies have relied on the electromyography and electrical stimulation techniques (Ferri et al. 2006; Kent-Braun et al. 2002; Lanza et al. 2004; Simoneau et al. 2005). These non-invasive techniques use the measurements of M-wave amplitude, duration and contractile properties to better understand the origin of muscular fatigue (Gandevia 2001).

Within this context, the purpose of this study was to analyze the effect of a resistance strength training session (10 sets of 10 repetitions) on neuromuscular fatigue of the knee extensors muscles in young and old adults..

MATERIALS AND METHODS



SUBJECTS AND OVERALL DESIGN – The investigation was conducted on 16 healthy elderly men (Age, 66.1 ± 5.8 yr; height, 1.75 ± 0.06 m; body mass, 76.4 ± 7.1 kg) and on 10 young men (Age, 25.4 ± 4.6 yr; height, 1.80 ± 0.06 m; body mass, 75.0 ± 8.6 kg). All subjects had to be free from present or past neuromuscular conditions that could affect motor function. Subjects were fully informed about the

protocol, and informed consent was obtained prior to all testing. This study was approved by a local research ethics committee. Particular care was taken in recruiting young and elderly individuals with similar activity level and body stature. The individuals selected for this investigation (both young and elderly) were physically active subjects engaged in sporting activities at least two times per week and were not reticent to perform the fatiguing task.

PROCEDURES – Subjects had to perform an exercise composed of 10 sets of 10 repetitions on a horizontal leg press (Technogym, Gambettola, Italy), at an intensity of 70% of the individual one repetition maximum (1 RM) (Ferri et al. 2006). The rest between sets was 90-s. The exercise consisted of a 3-s concentric contraction followed by a 3-s eccentric contraction. Neutral position was defined as an angle of knee flexion of 110° measured with a goniometer. Each contraction started from a position of 100° of knee flexion to reach to a knee flexion of 170°. The subjects were verbally encouraged to carry out all the sets.

Before (Pre) and after (Post) the exercise, neuromuscular tests including voluntary and evoked contractions were performed.

NEUROMUSCULAR PERFORMANCES

Force measurements – A force transducer was used to measure maximal isometric force in the right knee extensor (KE) muscles generated voluntarily and with electrical stimulation. Subjects were seated in an experimental chair with a 110° hip angle and a 90° knee angle (0° as full leg extension). The knee axis was aligned with the dynamometer axis and the ankle was attached to the ergometer leg arm extending from the transducer. In the testing session the subjects were asked to perform maximal isometric contractions (0 rad.s⁻¹) of the KE muscles of 2-3-s duration. The best performance of the three trials was defined as MVC. The subjects were strongly encouraged and the three trials were executed with a 1-min rest period between each trial.

Electrically Evoked Contractions. – Electrical stimulation was applied to the right femoral nerve with a monopolar cathode ball electrode (0.5-cm diameter) pressed into the femoral triangle by the experimentalist. A high-voltage stimulator (model DS7, Digitimer, Hertfordshire, United Kingdom) was used to deliver a square-wave pulse of 1 ms duration, 400 V maximal voltages, and intensity ranging from 50 to 110 mA. The optimal intensity of stimulation was set by progressively increasing the stimulus intensity until the maximal isometric twitch force was achieved. The same intensity was used for the other testing sessions. The anode was a 50 cm² (10 x 5 cm) rectangular electrode (Medicomplex, Ecublens, Switzerland) located in the gluteal fold opposite the cathode. After the optimal intensity of stimulation was found, three single twitches separated by two seconds were applied at rest.

The following parameters were obtained from the mechanical response of the evoked twitch: (1) peak twitch (Pt), i.e. the highest value of twitch tension production; (2) contraction time (Ct), i.e. the time from the origin of the mechanical response to Pt; (3) half-relaxation time (HRT), i.e. the time to obtain half of the decline in twitch maximal force.

Electromyographic recordings. – The electromyographic activity of the vastus lateralis (VL) muscle of the right leg was monitored with surface EMG using material previously described (Bieuzen et al. 2006). The subjects were prepared for placement of EMG electrodes by shaving the skin of each electrode site, cleaning it carefully with alcohol wipe and lightly abrading it to maintain a low inter-electrode resistance of <math><1000 \Omega</math>. Pairs of Ag/AgCl pre-gelled surface electrodes (Medicotest, type Blue Sensor, Q-00-S, Denmark) of 40 mm diameter with a center to center distance of 25 mm were applied along the fibers over the belly of the muscle for EMG data acquisition. The electrodes were secured with surgical tape and cloth wrap to minimize disruption during the movement. A ground electrode was placed on a bony site over the right anterior superior spine of the iliac crest. EMG signals were pre-amplified close to detection site (Common Mode Rejection Ratio, CMRR = 100 dB; Z input = 10 G Ω ; gain = 600, bandwidth frequency = from 6 Hz to 1600 Hz). Prior to acquisition, a third order, zero lag Butterworth antialiasing filter at 500 Hz was applied. EMG data were collected from each muscle, digitized through an acquisition board (DT 9800-series, Data Translation, Marlboro, USA) and stored on a computer to be analyzed using custom-written add-on software (Origin 6.1[®], OriginLab, Northampton, USA). EMG signals were pre-amplified and EMG data were sampled at 1000 Hz and quantified by using the root mean square (RMS). Maximal RMS EMG of VL muscle was calculated during the MVC (period of 500 ms).

Peak-to-peak amplitude (PPA), peak-to-peak duration (PPD) and RMS of the M-wave (RMSM) were determined for the VL muscle during the control twitches performed before the MVC.

The maximal RMS EMG of VL muscle was normalized to the RMSM using the ratio RMS/RMSM. A reduction in the RMS without a reduction in RMSM may be interpreted as a central activation failure.

STATISTICAL ANALYSIS – All data were expressed as mean \pm standard deviation (SD). A two-way analysis of variance (group x time) for repeated measures was performed to analyze the effect of groups and exercise using mechanical and EMG values as dependent variables. Tukey post-hoc test was used to determine any differences among the Pre and Post fatiguing exercise and groups..

RESULTS



MVC FORCE – A significant effect of aging was observed on MVC before and after the fatiguing exercise, with lower MVC values for elderly than young people (Pre: -29.4 % and Post: -25.6 %)

($p < 0.05$, Figure 1a). Moreover, a significant decrease in MVC was observed after exercise ($p < 0.01$) without any difference between groups: 9.7 % for elderly adults (from 257 ± 30 N to 232 ± 31) and 14.3 % for young (from 364 ± 68 N to 312 ± 62 N).

CENTRAL ACTIVATION – RMS/RMSM ratio did not differ between groups before and after the fatiguing exercise (Figure 1b). However, a significant difference was observed after the fatiguing exercise when compared to the pre-exercise in elderly and young adults.

MUSCULAR TWITCH PROPERTIES – No significant effect of aging was observed on peak twitch values before the exercise but a slower Ct was observed for elderly adults compared to young people ($p < 0.05$). The fatiguing exercise reduced Pt by 25.8 % ($p < 0.05$) in elderly adults without any change in Ct and HRt when compared with pre-exercise. In contrast, no significant alteration of Pt, Ct and HRt was observed for young adults after the fatiguing exercise (Table 1).

M-WAVE PROPERTIES – No significant effect of age was observed on peak-to-peak amplitude (PPA) and duration (PPD) of the M-wave for the VL muscle (Table 1). The fatiguing exercise did not change the M-wave properties (PPA and PPD) for elderly and young adults..

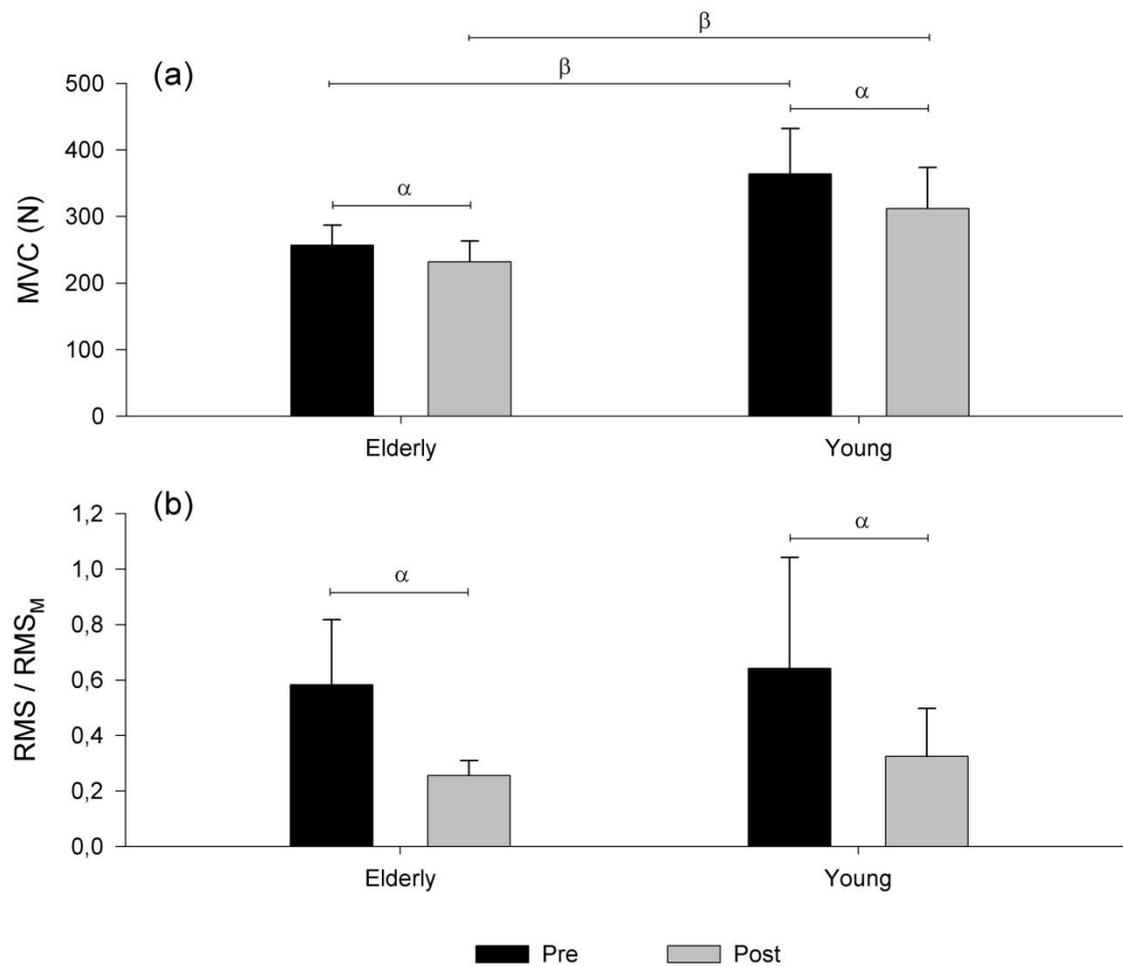
Table 1 Muscular twitch and vastus lateralis muscle M-wave parameters (peak twitch, *i.e.* Pt; contraction time, *i.e.* Ct; half-relaxation time, *i.e.* HRt, peak to peak amplitude, *i.e.* PPA; peak to peak duration, *i.e.* PPD) before and after the fatiguing exercise.

		Twitch			M-wave	
		Pt (N)	Ct (ms)	HRt (ms)	PPA (mV)	PPD (ms)
Before	Young	53.8 ± 17.3	57 ± 18	68 ± 14	1.29 ± 0.57	57.8 ± 18.5
	Elderly	54.6 ± 11.3	76 ± 18*	85 ± 28	1.88 ± 0.88	63.8 ± 15.3
After	Young	54.2 ± 20.4	47 ± 21	52 ± 18	1.28 ± 0.61	47.3 ± 25.8
	Elderly	34.4 ± 16.3*,†	68 ± 8*	79 ± 36	1.78 ± 0.81	62.3 ± 17.5

*, indicate significant difference between groups ($p < 0.05$).

†, indicate significant difference with before trial ($p < 0.05$).

Figure 1 Mean values of the MVC **(a)** and the RMS/RMS_M ratio **(b)** before and after the fatiguing exercise for elderly and young adults groups.



β , indicate significant difference between groups ($p < 0.05$).

α , indicate significant difference between sessions ($p < 0.05$).

DISCUSSION



The objective of the present study was to examine the effect of resistance strength training exercise on neuromuscular fatigue of the knee extensor muscles in young and old adults. The main results of our study are i) A similar decrease in the MVC force and central activation between the groups, ii) A reduction in peak twitch for elderly adults but not for young adults after exercise, iii) An absence of changes in M-wave properties regardless of the group.

MVC FORCE – MVC of elderly adults was ~ 29 % low compared to the young before exercise. Despite the fact that our subjects were physically active, this result is in accordance with the literature where a ~15 % to ~35 % decrease with age is classically observed (Allman and Rica 2001; Connelly et al. 1999; Hicks et al. 1991; Kent-Braun et al. 2002; Lanza et al. 2004). Thus, unlike resistance strength training, the reduction in maximal isometric muscle strength is generally observed after the age of 60 years on the quadriceps muscle group (Porter et al. 1995; Hakkinen and Keskinen 1989). Many studies have observed an atrophy of the vastus lateralis muscle related to a change in size numbers and proportions of muscle fiber type (Lexell 1995; Porter et al. 1995) and a reduction in muscle volume and cross-sectional area (Hakkinen and Keskinen 1989).

In agreement with Lindstrom et al. study (1997) who have observed a similar reduction of the relative muscle force for elderly adults and young after a fatiguing exercise, our results show a decrease in strength of 11.1 % for young and 13.8 % for older. In the literature, the comparison of the effect of fatigue with different groups of age leads to contradictory results. Recently, Lanza et al. (2004) have observed that elderly adults fatigued less than young. The authors have indicated that there is a task dependency of the fatiguing exercise with more frequently difference between young and elderly adults being observed after intermittent isometric exercise (Bemben et al. 1996; Kent-Braun et al. 2002). Within this framework, Lanza et al. (2004) observed a greater effect of fatigue for the young after a dynamic fatiguing exercise (90 MVC at 90°.s⁻¹ of the ankle dorsiflexors muscles). This difference between these results and our study could be related to the training status of the subjects. In Lanza's study (2004), young and old subjects were sedentary and practiced exercise less than 20 min/day twice a week whereas in our study, all subjects were physically active.

CENTRAL ACTIVATION – Before the fatiguing exercise, the young and elderly adults presented no difference in RMS/RMSM ratio values. This result is in accordance with the literature (Connelly et al. 1999; Kent-Braun and Le Blanc 1996; Kent-Braun et al. 2002; Lanza et al. 2004) and in particular with the study of Simoneau et al. showing that, regardless of the ankle joint angle, the RMS/RMSM ratio of the triceps surae muscle was not different between elderly and young adults at rest. Similarly, no

difference between groups was observed on this ratio after the fatiguing exercise. This lack of difference is in accordance with the results of Lanza et al. (2004) who observed no difference in the central activation ratio between elderly and young adults after a dynamic exercise. However, in contrast to Lanza et al. (2004) study, both groups showed a significant decrease in the RMS/RMSM ratio after the exercise, that could partly contribute to the decrease in the maximal knee extensor force. This result suggests that for elderly and young adults, neural drive to the VL muscle was similarly diminished. As recently reviewed by Gandevia (2001), central fatigue can originate from a supraspinal site and/or from the spinal level. In addition, fatigue at the spinal level might result from peripheral reflex inhibition of the α -motoneurons by muscle-spindle afferents.

MUSCULAR TWITCH AND M-WAVE – Our results showed different alteration of the twitch properties after the fatiguing exercise between groups. Indeed, elderly adults showed a decrease in Pt suggesting that this impairment was related to a failure in excitation-contraction coupling processes, such as reduced Ca²⁺ release from the sarcoplasmic reticulum (Westerblad et al. 1993), change in metabolites (H⁺, inorganic phosphate), and reduced capacity of cross bridges to form strong binding (Metzger and Moss 1990). On contrary, Pt of young adults remains unchanged after the exercise. As recently shown at similar knee flexion angle (Place et al. 2005), this lack of decrease could suggest that fatigue was counterbalanced by potentiation for young adults, whereas twitch potentiation of elderly was too low to counterbalance the fatigue (Baudry et al. 2005, Shima et al. 2007). Furthermore, others results on the twitch properties are in agreement with previous studies since we have observed that contraction time (Ct) and half-relaxation time (HRt) of the older compared with young subjects were greater in the unfatigued (Ct: +34 %; HRt: +43 %) condition. One of the main explanations of this increase has been proposed by Jakobsson et al. (1988) and Lexell (1995) indicating an age-related shift toward a higher percentage of type I fiber that could be enhanced by the training specificity of the subjects (Lattier et al. 2003).

Before the fatiguing exercise no difference was observed between young and elderly subjects on the M-wave characteristics (i.e. PPA and PPD). This result is different from those obtained on sedentary subjects, showing an age-related reduction of 20-40% in PPA (Allman and Rice 2001; Cupido et al. 1992; Ditor and Hicks 2000). Thus, we could suggest that for elderly healthy adults who are regularly practicing physical activities, there is no age-related alteration in the neuromuscular propagation or in the muscle fiber sarcolemmal chloride, potassium, and sodium permeabilities. This result is in accordance with the study of Hicks et al. (1992) that showed an increase in M-wave size (amplitude and area) of elderly adults after 12 weeks of strength and endurance training. Moreover, a second interesting result is that there is no potentiation of the amplitude and duration of the M-wave after the fatiguing exercise. Despite very different results that have shown decrease, increase or no

change of the amplitude of M-wave during fatigue, a great majority showed a greater relative M-wave amplitude potentiation for elderly (Ditor and Hicks 2000; Hicks et al. 1992). Thus, our results suggest that a strength training do not induce a neuromuscular properties failure in elderly or young population who are regularly practicing physical activities.

In conclusion, the main result of our study showed a similar reduction of the maximal strength capacities of knee extensor muscles for elderly and young adults after a resistance strength training session. Central fatigue appeared similar in both groups but the alteration of the excitation-contraction coupling processes was greater in elderly adults.

REFERENCES



1. Allman BL, Rice CL (2001) Incomplete recovery of voluntary isometric force after fatigue is not affected by old age. *Muscle Nerve* 24: 1156-1167
2. Baudry S, Klass M, Duchateau J (2005) Postactivation potentiation influences differently the nonlinear summation of contractions in young and elderly adults. *J Appl Physiol* 98: 1243-1250
3. Bemben MG, Massey BH, Bemben DA, Misner JE, Boileau RA (1996) Isometric intermittent endurance of four muscle groups in men aged 20-74 yr. *Med Sci Sports Exerc* 28: 145-154
4. Bieuzen F, Lepers R, Vercruyssen F, Hausswirth C, Brisswalter J (2006) Muscle activation during cycling at different cadences: Effect of maximal strength capacity. *J Electromyogr Kinesiol* doi:10.1016/j.jelekin.2006.07.007
5. Connelly DM, Rice CL, Roos MR, Vandervoort AA (1999) Motor unit firing rates and contractile properties in tibialis anterior of young and old men. *J Appl Physiol* 87: 843-852
6. Cupido CM, Hicks AL, Martin J (1992) Neuromuscular fatigue during repetitive stimulation in elderly and young adults. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 65: 567-572
7. Davies CT, White MJ (1983) Contractile properties of elderly human triceps surae. *Gerontology*. 29: 19-25
8. Ditor DS, Hicks AL (2000) The effect of age and gender on the relative fatigability of the human adductor pollicis muscle. *Can J Physiol Pharmacol* 78: 781-790
9. Ferri A, Narici M, Grassi B, Pousson M (2006) Neuromuscular recovery after a strength training session in elderly people. *Eur J Appl Physiol* 97: 272-279
10. Gandevia SC (2001) Spinal and Supraspinal Factors in Human Muscle Fatigue. *Physiol Rev* 81: 1725-1789

11. Hakkinen K, Keskinen KL (1989) Muscle cross-sectional area and voluntary force production characteristics in elite strength- and endurance-trained athletes and sprinters. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 59: 215-220
12. Henwood TR, and Taaffe DR (2006) Short-term resistance training and the older adult: the effect of varied programmes for the enhancement of muscle strength and functional performance. *Clin Physiol Funct Imaging* 26: 305-313
13. Hicks AL, Cupido CM, Martin J, Dent J (1992) Muscle excitation in elderly adults: the effects of training. *Muscle Nerve* 15: 87-93
14. Hicks AL, Cupido CM, Martin J, Dent J (1991) Twitch potentiation during fatiguing exercise in the elderly: the effects of training. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 63: 278-281
15. Jakobsson F, Borg K, Edstrom L, Grimby L (1988) Use of motor units in relation to muscle fiber type and size in man. *Muscle Nerve* 11: 1211-1218
16. Kent-Braun JA, Le Blanc R (1996) Quantitation of central activation failure during maximal voluntary contractions in humans. *Muscle Nerve* 19: 861-869
17. Kent-Braun JA, Ng AV, Doyle JW, Towse TF (2002) Human skeletal muscle responses vary with age and gender during fatigue due to incremental isometric exercise. *J Appl Physiol* 93: 1813-1823
18. Laforest S, St-Pierre DM, Cyr J, Gayton D (1990) Effects of age and regular exercise on muscle strength and endurance. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 60: 104-111
19. Lanza IR, Russ DW, Kent-Braun JA (2004) Age-related enhancement of fatigue resistance is evident in men during both isometric and dynamic tasks. *J Appl Physiol* 97: 967-975
20. Larsson L, Karlsson J (1978) Isometric and dynamic endurance as a function of age and skeletal muscle characteristics. *Acta Physiol Scand* 104: 129-136
21. Lattier G, Millet GY, Maffiuletti NA, Babault N, Lepers R (2003) Neuromuscular differences between endurance-trained, power-trained, and sedentary subjects. *J Strength Cond Res* 17: 514-521
22. Lennmarken C, Bergman T, Larsson J, Larsson LE. (1985) Skeletal muscle function in man: force, relaxation rate, endurance and contraction time-dependence on sex and age. *Clin Physiol* 5: 243-255
23. Lexell J (1995) Human aging, muscle mass, and fiber type composition. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci* 50: 11-16
24. Lindstrom B, Lexell J, Gerdle B, Downham D (1997) Skeletal muscle fatigue and endurance in young and old men and women. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci* 52: B59-B66
25. Metzger JM, Moss RL (1990) PH modulation of the kinetics of a Ca^{2+} sensitive cross-bridge state transition in mammalian single skeletal muscle fibres. *J Physiol (Lond)* 428: 751-764

26. Porter MM, Vandervoort AA, Lexell J (1995) Aging of human muscle: structure, function and adaptability. *Scand J Med Sci Sports* 5: 129-142
27. Place N, Maffiuletti NA, Ballay Y, Lepers R (2005) Twitch potentiation is greater after a fatiguing submaximal isometric contraction performed at short vs. long quadriceps muscle length. *J Appl Physiol* 98: 429-436
28. Shima N, Mcneil CJ, Rice CL (2007) Mechanomyographic and electromyographic responses to stimulated and voluntary contractions in the dorsiflexors of young and old men. *Muscle Nerve* 35: 371-378
29. Simoneau E, Martin A, Van Hoecke J (2005) Muscular performances at the ankle joint in young and elderly men. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci* 60: 439-447
30. Simoneau E, Martin A, Van Hoecke J (2007) Effects of joint angle and age on ankle dorsi- and plantar-flexor strength. *J Electromyogr Kinesiol* 17: 307-316
31. Westerblad H, Duty S, Allen DG (1993) Intracellular calcium concentration during low-frequency fatigue in isolated single fibers of mouse skeletal muscle. *J Appl Physiol* 75: 382-388
32. Yardley L, Bishop FL, Beyer N, Hauer K, Kempen GI, Piot-Ziegler C, Todd CJ, Cuttelod T, Horne M, Lanta K, Holt AR (2006) Older People's Views of Falls-Prevention Interventions in Six European Countries. *Gerontologist* 46: 650-660

SYNTHESE



Cette étude a permis d'identifier les sites de la fatigue musculaire chez deux populations entraînées, aux propriétés musculaires différentes, suite à un exercice fatigant des membres inférieurs alternant successivement des contractions concentrique et excentrique. La première population se compose de 10 sujets jeunes entraînés en cyclisme alors que la seconde se compose de 16 sujets âgés entraînés en cyclisme dont les propriétés musculaires sont susceptibles d'être altérés comme le montre classiquement la littérature. L'ensemble des sujets a réalisé un exercice générant une fatigue musculaire à partir de 10 séries de 10 répétitions de flexion-extension des jambes sur une presse horizontale à une intensité correspondant à 70 % d'une répétition maximale. Immédiatement avant et après cet exercice, les sujets ont réalisé des contractions maximales volontaires (CMV). Des tests neuromusculaires incluant une stimulation électrique du nerf moteur ont été effectués au repos et lors de la CMV. Les résultats montrent que les capacités de force maximale et les propriétés contractiles sont altérées de façon plus importante chez les sujets âgés par rapport aux sujets jeunes en condition non fatiguée. L'ajout d'un exercice très fatigant alternant des contractions concentrique et excentrique permet d'observer une chute relative de la force maximale identique entre les deux populations. Cependant, une altération supérieure des propriétés contractiles est observée chez les sujets âgés entraînés. Au contraire, aucune modification de l'onde M ni du niveau d'activation centrale n'apparaît. Bien que les deux populations soient entraînées, l'ensemble de ces résultats suggèrent que les mécanismes associés à la diminution de secousse mécanique évoquée sont amplifiés par un exercice fatigant chez le sujet âgé. Cependant, il apparaît que pour un sujet âgé régulièrement entraîné en endurance, un exercice musculairement fatigant ne contribue pas à l'altération de la transmission neuromusculaire.

Cette étude permet d'identifier les sites de la fatigue musculaire pour deux populations entraînées dont l'âge est différent. Comme nous le suggérons dans l'introduction de cette étude, les sujets âgés présentent effectivement une altération de leurs propriétés musculaires bien que ceux-ci soient régulièrement entraînés en endurance. L'ajout d'un exercice fatigant permet d'observer que la sensibilité des sujets âgés à une fatigue musculaire est supérieure aux sujets jeunes. L'hypothèse avancée suggère que ces observations pourraient être dues à une diminution du re-largage des ions calcium du réticulum sarcoplasmic, des variations des métabolites (H^+ et phosphate inorganique) ou une encore altération de la solidité des ponts actine-myosine formés. Ainsi, après identification des sites de localisation de la fatigue musculaire chez ces deux populations, la suite de cette étude a pour objectif d'observer les effets de cette fatigue sur les paramètres cinématique et neuromusculaire caractéristiques d'une activité de locomotion.

E. ÉTUDE N°4 BIS : EFFET D'UNE FATIGUE AIGUE SUR LA LOCOMOTION
CHEZ DES SUJETS AGE ENTRAINES EN ENDURANCE

**Age-related effect of acute fatigue on cycling pattern in
endurance-trained young and elderly adults**

Résultats non publiés

INTRODUCTION



Aging is known to alter the muscular function and particularly the maximal force-generating capacities and the contractile properties of the muscle. The majorities of studies working on the effect of age on the neuromuscular function have shown an impairment of the maximal force-generating capacities in elderly compared to young adults [10, 5, 19]. This alteration was generally associated with a slowing contraction time (Ct) and half-relaxation time (HRT) on limb muscle for elderly than young probably reflecting the shift toward a higher proportion of type I muscle fiber content [17]. Apparition of fatigue can modify this first observation, but the diversity of the results in the literature does not allow concluding on the age-related effect of fatigue on muscular properties. For example, some studies have suggest that older adults fatigue less than young [3, 8, 17, 18, 19] whereas other investigators have observed that older men and women fatigue more than young [16, 18, 37] and some other studies have demonstrated similar fatigability in young and elderly adults [1, 35, 40]. Within this framework, a greater attention has been focused on the need to design a strategy to increase muscle performance in older population [5, 20, 12, 55]. For example, Henwood and Taaffe [12] have compared the effects of different experimental protocols like resistance training or functional training on strength development and functional performances (*i.e.* stairs climb, walk, chair rise). The main results showed an enhancement of muscle function associated with an improvement in physical performance even after a modest gymnasium training frequency [12].

During locomotion activities like cycling, muscular properties were often suggested as a factor that could influence the locomotor pattern, in particular the choice of the cadence (FCC). Indeed, the choice of the cadence during cycling asks a lot of questions. On contrary to running or walking activities [11], the choice of a particular cadence does not seem to be linked to the search of the lowest energy cost. Indeed, in cycling the energetically optimal cadence (EOC) ranges from 40 rpm to 80 rpm in trained or untrained cyclists [12, 14, 26, 42] but, observations of cyclists often reveal a significant difference between their preferred and most economical cadences [24]. During cycling without fatigue, numerous functional assumptions have been made to explain this apparent conflict: changes in pedaling forces [47], neuromuscular activation [52], aerobic power or cycling experience [43]. Although these parameters could influence the relationship between energy cost and cadence, the lack of consistence of literature results highlights the difficulty in identifying precisely explain factors of the difference [1, 42, 41]. In fact, optimisation principles governing locomotion for cycling are probably as numerous as for other forms of locomotion, and it has been classically described in motor control studies that the adoption of a specific locomotor pattern could be seen as a function of (a) the task constraints and (b) the constraints of the performer [31]. Within this framework, Marsh and Martin [42] hypothesized that preferred cadence could be related to muscular properties

of the lower extremity muscles. Recently, some studies have tried to test this hypothesis from indirect measures of the muscular properties [8, 9]. Results of these investigations, using the strength capacities as indicators of the muscular properties, did not indicate any relationship between the strength capacities and the FCC [9] but only a relationship with the neuromuscular activation pattern [8]. However, if strength capacities do not seem to be related to the FCC, some other indices characterizing the contractile properties of the muscle (*i.e.* peak twitch, contraction time and relaxation time) could influence this choice.

In the literature, a second factor directly related to the muscular properties [23] has been proposed to affect the choice of a particular cadence. Indeed, few studies have suggested that the muscular fatigue could modify the FCC [6, 12, 53]. Results of the study of Vercruyssen et al. [53] confirmed this hypothesis showing a decrease of the FCC to a cadence close to the EOC with the apparition of muscular fatigue. The main reason evoked to explain this shift is the necessity for the cyclist to reduce the energy cost rather than the muscular stress. Basing on numerous studies which have shown that muscular fatigue is directly related to the muscular properties [23], we can suggest that different muscular and contractile properties could differently affect the shift of the FCC with the apparition of fatigue.

Within this framework, the purpose of this study was to observe the effect of the age-related contractile properties alterations on the choice of a particular cadence and the muscular activity during cycling with and without muscular fatigue. We tested the following hypothesis a) elderly trained subjects could adopt a lower freely chosen cadence associated with lower muscular activity than young adults b) this difference could be enhanced by an heavy-fatiguing exercise.

MATERIALS AND METHODS



DETERMINATION OF LEG DOMINANCE AND VO_{2MAX} – On their first visit to the laboratory the cyclists underwent two tests. The first test was to determine their leg dominance, in which the participants were classified by kicking dominance according to the method describe by Daly and Cavanagh [6]. The second test was an incremental cycling test at a self-selected cadence on an electromagnetically braked ergocycle (Excalibur sport, Lode, Gröningen, The Nederland). The handlebars and racing seat are fully adjustable both vertically and horizontally to reproduce conditions known from the subjects' own bicycles. Moreover, this ergometer is equipped with individual racing pedals and toes clips allowing subject to wear their own cycling shoes. The ergometer allows subjects to maintain the power output constant independent of the selected cadence, by automatically adjusting torque to angular velocity. The test began with a warm-up of 100 W lasting 6 min, after which the power output was increased by 30 W each minute until the subjects were exhausted. The criteria used for

the determination of VO_{2max} were a plateau in VO_2 despite an increase in workrate and a respiratory exchange ratio (RER) above 1.1 or a heart rate (HR) over 90% of the predicted maximal HR [15]. The mean of the four highest consecutive VO_2 values in the last stage were used to determine VO_{2max} . In addition, the first ventilatory threshold (VT_1) was determined by using the criteria of an increase V_E/VO_2 with non-concomitant increase of V_E/VCO_2 [54] and the second ventilatory threshold (VT_2) was determined by using the criteria of a concomitant increase of V_E/VO_2 and V_E/VCO_2 [54]. During this incremental cycling test, V_E and VO_2 were recorded using the Cosmed K4b² telemetric system (Rome, Italy) validated by MacLaughlin et al. [22].

CONTROL EXERCISE AND 1RM KNEE EXTENSION EVALUATION – On their second visit to the laboratory the subjects underwent a 10 min control cycling test (CTRL) at a self-selected cadence on the electromagnetically braked ergocycle. For this test, a load designed to elicit corresponding to: $P_{exercise} = [Power\ output\ corresponding\ to\ VT_1\ (P_{VT_1}) + Power\ output\ corresponding\ to\ the\ VT_2\ (P_{VT_2})] / 2$. Immediately before (MVC_{Ctrl}) and after ($MVC_{Ctrl\ Post}$) the control cycling test, subjects were placed in a seated position and were securely strapped into the test chair to perform a maximal voluntary isometric (MVC) knee extension and flexion of their dominant leg using an isometric ergometer (Type: Schnell Trainingsgeräte GmbH, Peutenhausen, Deutschland). Subjects sat with a 90° knee angle (0° as full leg extension), with the ankle attached to the ergometer arm. The knee axis was aligned with the ergometer axis. EMG was recorded on *vastus medialis* (VM), *vastus lateralis* (VL) and *rectus femoris* (RF) muscles during the knee extensors MVC and on *biceps femoris* (BF) during the knee flexors MVC. Subjects performed three MVC of short duration (2-3 sec) of the knee flexor and extensor muscles. A 60 sec period of rest was imposed between each contraction. The maximal force values in knee extension and flexion movement were measured using a strength sensor and the best performance consecutive to the three trials was selected as the maximal isometric voluntary contraction (MVC, in Newton). Maximal integrated EMG (EMGi) values were calculated for VM, VL, RF and BF muscles during MVC (period of 500 ms).

One hour after end of the previous test, subjects were evaluated for their 1RM during inertial knee extension exercise on a leg ergometer (Type: Schnell Trainingsgeräte GmbH, Peutenhausen, Deutschland) using method described by Bishop et al. [1]. Following ten submaximal warm-up contractions, each subject's 1RM was determined by gradually increase the resistance until the subject could only achieve full knee extension once (1RM) and not twice. This was recorded as the subject's 1RM.

FATIGUING EXERCISE AND CYCLING EXERCISE – On their third visit to the laboratory the subjects had to perform a heavy-fatiguing exercise composed of 10 sets of 10 repetitions on a horizontal leg press (Technogym, Gambettola, Italy), at an intensity of 70% of the individual one repetition maximum (1 RM). The rest between sets was 90-s. The exercise consisted of a 3 sec concentric contraction followed by a 3 sec eccentric contraction. Neutral position was defined as an angle of knee flexion of 110° measured with a goniometer. Each contraction started from a position of 100° of knee flexion to reach to a knee flexion of 170°. The subjects were verbally encouraged to carry out all the sets. Immediately after the heavy-fatiguing exercise, all subjects performed 10 min of cycling on the electromagnetically braked ergocycle at intensity equal to that of the control test.

Immediately after ($MVC_{\text{Fatigue Post}}$) the heavy-fatiguing exercise and after the cycling exercise ($MVC_{10\text{-min Post}}$), subjects performed three MVC of short duration (2-3 sec) of the knee extensor muscles.

Electromyographic recordings – The muscles activities of the *vastus medialis* (VM), the *rectus femoris* (RF), the *vastus lateralis* (VL) and the *biceps femoris* (BF) muscles of the dominant leg, selected for their high contribution to the propulsive cycling task [31], were monitored with surface EMG. The subjects were prepared for placement of EMG electrodes by shaving the skin of each electrode site, cleaning it carefully with alcohol wipe and lightly abrading it to maintain a low inter-electrode resistance of $<1000 \Omega$. Pairs of Ag/AgCl pre-gelled surface electrodes (Medicotest, type Blue Sensor, Q-00-S, Denmark) of 40 mm diameter with a center to center distance of 25 mm were applied along the fibers over the bellies of the three muscles for EMG data acquisition. The electrodes were secured with surgical tape and cloth wrap to minimize disruption during the movement. A ground electrode was placed on a bony site over the right anterior superior spine of the iliac crest. EMG signals were pre-amplified closed to detection site (Common Mode Rejection Ratio, CMRR = 100 dB; Z input = 10 G Ω ; gain = 600, bandwidth frequency = from 6 Hz to 1600 Hz). Prior to acquisition, a third order, zero lag Butterworth antialiasing filter at 500 Hz was applied. EMG data were collected from each muscle, digitized through an acquisition board (DT 9800-series, Data Translation, Marlboro, USA) and stored on a computer to be analyzed using custom-written add-on software (Origin 6.1[®], OriginLab, Northampton, USA). EMG signals were pre-amplified and EMG data were sampled at 1000 Hz. EMG data were collected from each muscle during 40 consecutive crank cycles between the 4th min to the 5th min, and between the 9th to the 10th min of the two trials and were normalized (normalized EMGi) according to muscle maximal EMGi obtained during MVC test for each individual muscle. Subsequently, we made an average with the values of the first period (4th to the 5th min) and the second period (9th to the 10th min) of the two cycling exercises.

STATISTICAL ANALYSIS. – All data were expressed as mean \pm standard deviation (SD). A two-way analysis of variance (group \times session) for repeated measures was performed to analyze the effect of groups and heavy-exercise using MVC, cadence and EMG values as dependent variables. Tukey post-hoc test was used to determine any differences among the Pre and Post heavy-fatiguing exercise and groups.

RESULTS



CADENCE – No effect of aging was observed on FCC during the Ctrl and 10-min cycling exercise. In contrast, the fatiguing exercise leads to significant increases of the FCC for the two groups (Elderly: from 80.9 ± 12.5 rpm to 88.5 ± 13.4 rpm and Young: from $72.5.9 \pm 12.5$ rpm to 80.5 ± 12.4 rpm) (Figure 2).

NORMALIZED EMGI – No effect of age was observed on the normalized EMGi of the agonist muscles (*i.e.* VL, RF, VM). An effect of age was observed on the BF muscles with a significantly lower value for young people when compared to elderly adults during the control cycling exercise (Figure 3).

However, fatiguing exercise alters differently the muscular activity of these two groups. The heavy-fatiguing exercise did not modify the muscular activity of the agonist muscles (VM, RF, VM) of the elderly when compared to control exercise whereas a significant decrease of the normalized EMGi of the antagonist muscle (BF: -16.9%) was observed. On contrary, muscular activity of young people increased significantly for two of the three agonist muscles (RF: +24.8% and VL: +11.6%) after the fatiguing exercise when compared to control exercise whereas nothing is observed on the antagonist muscle (BF).

Table 1 Population characteristics: age, anthropometric data, MVC and contractile properties: peak twitch (Pt), contraction time (Ct) and half-relaxation time (HRt) of the vastus lateralis, before and after the heavy-fatiguing exercise.

	Age (Year)	Height (m)	Mass (Kg)	MVC (N)	Pt (N)	Ct (ms)	HRt (ms)
Before							
Young	25.7 ± 4.8	181.6 ± 6.7	74.9 ± 9.2	364 ± 68	53.8 ± 17.3	57 ± 18	68 ± 14
Elderly	67.8 ± 6.7	175.6 ± 6.4	75.2 ± 4.5	257 ± 30*	54.6 ± 11.3	76 ± 18*	97 ± 35*

*, indicate significant difference between groups ($p < 0.05$).

Figure 1 – Graphic representation of the experimental protocol. CTRL, Control cycling session; VO_{2max} , maximal oxygen uptake test; MVC, maximal voluntary contraction; 1RM, one more-repetition-maximal; R, rest.

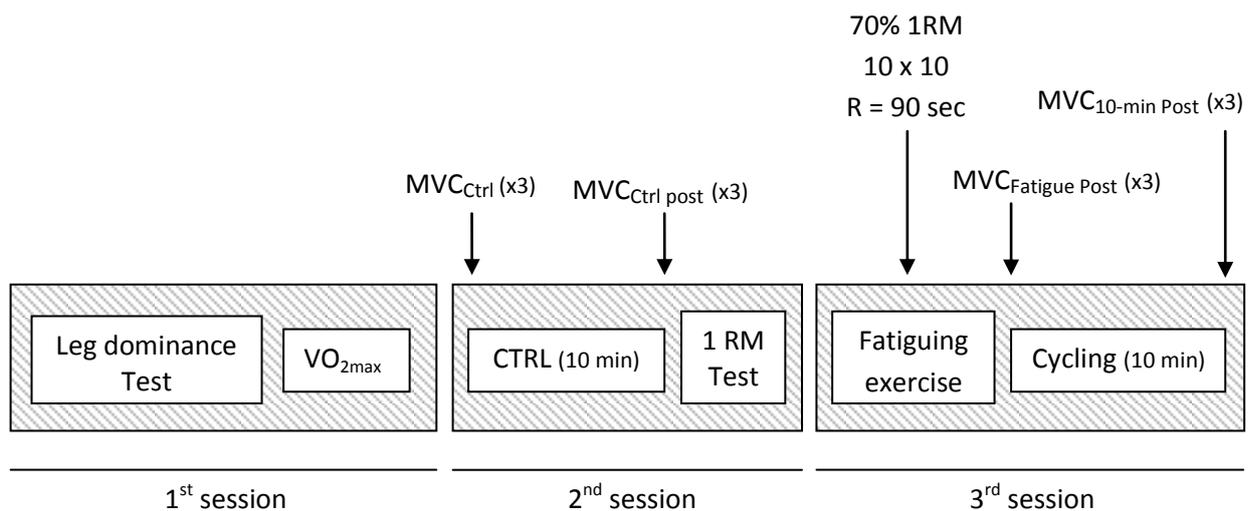
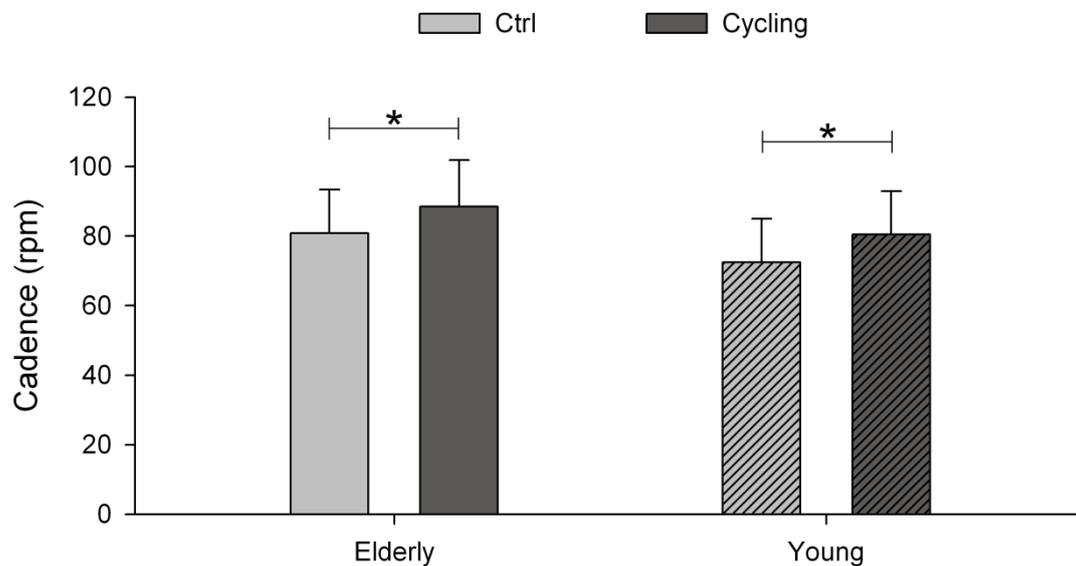
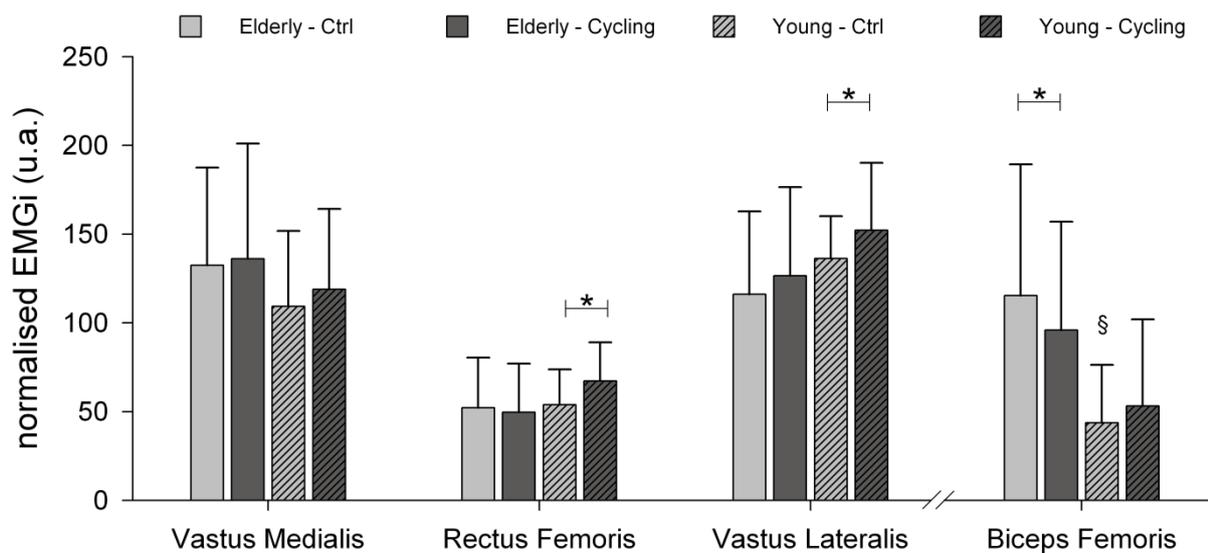


Figure 2 – Evolution of cadence during the control cycling exercise (Ctrl) and the after the heavy-fatiguing exercise (Cycling) for young and elderly adults. Values expressed are means \pm SE.



* , significantly different from control exercise ($p < 0.05$)

Figure 3 – Evolution of the electromyography activity (normalised EMGi) during the control cycling exercise (Ctrl) and the after the heavy-fatiguing exercise (cycling) for young and elderly adults. Values expressed are means \pm SE.



* , significantly different from control exercise ($p < 0.05$)

§ , significantly different from elderly control exercise ($p < 0.05$)

Discussion



The present study aimed to analyze the effect the age-related alteration of lower limb muscular properties on cadence and muscular activity during cycling before and after a heavy-fatiguing exercise.

Main findings were 1) the FCC did not change with age, and increase after the fatiguing exercise for the two groups, 2) Only the muscular activity of the BF muscle was affected by age with higher value for elderly than young adults in non-fatiguing condition. On contrary, after the heavy-fatiguing exercise the two groups modified their muscular activity: For elderly men, only the muscular activity of the antagonist muscle decreased whereas for young adults the EMGi was modified only for the agonist muscles with an increase of the muscular activity.

CADENCE – In non-fatiguing condition, young and elderly adults adopt a similar FCC with no statistically difference related to the age. For these two groups, the cadence adopted, close to 85 rpm, is in agreement with the literature where FCC values are generally in a range from 80 rpm to 100 rpm [6, 9, 12, 41, 52]. This result confirms previous studies [9] showing that the choice of a particular cadence is not related to a maximal strength capacity. However, on contrary to our hypothesis, different contractile properties measured from Pt, Ct and HRt do not modify the FCC. To explain this result two main reasons are evoked in the literature. The first one has been suggested by Marsh and Martin [42] who attributed the choice of the cadence to the type of training. Indeed, these authors speculate that force-velocity properties and more particularly the velocity of the muscular contraction (*i.e.*, high repetitions, relatively low forces and relatively fast joint angular velocities) developed during training can explain the FCC. In our study, despite different maximal contractile properties, young and elderly adults could use similar muscular abilities because of their identical past training. The second reason that can explain the similar FCC between groups have been proposed by studies observing the relationship between cadence and muscular activities of lower limb [52, 53]. These studies show that cadences close to 90 rpm correspond to a muscular optimum with lowest EMGi activity of the VL muscle. For these authors, during non-fatiguing cycling exercise, trained subject would try to adopt the more economical muscular cadence rather than an energetically optimal cadence [53]. However, this observation may be considered cautiously because no muscular optimum at 90 rpm is observed on the other muscles involved in the propulsive task [50].

After the heavy-fatiguing exercise a similar increase of the FCC was observed for young and elderly adults. This original result is in opposition with previous studies comparing the relationship between fatigue and FCC [6, 12, 53]. In these investigations, the fatigue was generated by a prolonged cycling exercise inducing a decrease of the pedal rate with time. According to these authors, a prolonged

cycling exercise lead to a necessity to decrease the energy cost to maintain the power output. Therefore, studies have shown that the main adaptation to decrease the energy cost is to decrease the cadence toward a pedal rate close to 50 or 60 rpm [12, 53]. In our study the choice of the cadence does not seem to answer to the same constraints because of the specificity of the fatiguing exercise. Indeed, in contrast to previous studies where the fatigue gradually appeared, the fatiguing exercise realized during this study induces a brief acute muscular fatigue characterized by a decrease of the maximal strength capacities. One solution to compensate this high muscular fatigue is to decrease the force necessary to execute the locomotor task. In cycling, for a constant power output of 200 W, Paterson and Moreno [47] have shown that the resultant pedal force and the crank force decrease with increasing cadence. For these authors, the increase of cadence could permit to minimize the muscular fatigue by operating at a lower percentage of the person's maximal strength. Within this framework, our results suggest that the aim of the subject after a heavy-fatiguing exercise is to decrease the muscular tension by increasing the cadence rather than decreasing the cadence to optimize their energy cost. Furthermore, contrary to our hypothesis, it seems that this locomotor adaptation is not related to the age for endurance-trained subjects but function of the task constraints.

NORMALIZED EMGI – Results of the muscular activity show no effect of age on the agonist muscles (VM, RF and VL) in non-fatigued condition. In contrast, muscular activity on the antagonist muscle (BF) of elderly adults is twice as much important than young people. During cycling, the role of the BF muscle is multiple. Li [39] showed that the BF muscle is stimulated and shortening during the first part of the down stroke (from 0° to 240°), therefore serving simultaneously as both hip extensor and knee flexor. This observation indicates the greater contribution of the BF muscle during the crank cycle when compared to other lower limb muscle. Moreover, studies [22, 46] showed that muscular activity of the BF muscle increase with cadence. Within these frameworks, we can suggest that the greater activity of the BF muscle observed in non-fatiguing condition may be attributed to higher FCC value (+ 11.6 %, no significant difference) measured on the elderly than young adults.

Observation of the muscular activity after the heavy-fatiguing exercise provides interesting results. Our results show that elderly and young adults adopt different muscular strategy with the apparition of fatigue. For young adults, the increase of the muscular activity of the agonist muscle could be directly related to the apparition of muscular fatigue. Indeed, some studies [2, 19] have observed that muscular fatigue lead to a greater recruitment of motor units (increase number and/or discharging rate) to maintain a high pedal rate. Furthermore, this previous observation could be enhancing by the increase of the cadence due to the muscular fatigue [22, 46]. Indeed, studies have shown that for numerous muscles like the quadriceps muscles, EMGi activity increasing with cadence. For example, Ericson et al. [22] observed a 23% and 16% of increases for EMG activity of RF

and VM muscles respectively when the pedal rate increases from 60 rpm to 100 rpm. However, if the increase of EMG activity of RF muscle could be attributed both to the apparition of fatigue and to the increase of cadence, the increase of muscular activity of VL muscle is more discuss. Indeed, numerous results have observed that the EMG activity of the VL muscle presents a neuromuscular optimum close to the FCC during short and prolonged cycling exercise [50, 52, 53]. Within framework, we cannot attribute the increase of the muscular activity of the VL to the increase of the FCC but rather to the muscular fatigue.

In contrast to observations realized on young adults, the results observed on elderly men are more difficult to interpret. One explication of the decrease of the EMGi activity of the BF muscle could be related to a shift of the fiber type. Ahlquist et al. [4] have shown that a decrease of the cadence related to an increase of the force applied on the pedal lead to a greater recruitment of type II fiber. Within this framework, despite the apparition of muscular fatigue conducting to an increase of the pedal rate, elderly adults decrease the force applied on the pedal leading to a decrease of the muscular activity of their antagonist muscle (BF) combined with a shift in the recruitment of the fiber type.

On conclusion, the choice of particular cadence does not seem to be related to the age with or without neuromuscular fatigue. However, the muscular activity is modified by the age with a reorganization of the neuromuscular pattern dependant of the role of the considered muscle.

REFERENCES



1. **Abiss CR, Laursen PB.** Models to explain fatigue during prolonged endurance cycling. *Sports Med* 35: 1-32, 2005.
2. **Adam A, De Luca CJ.** Recruitment order of motor units in human vastus lateralis muscle is maintained during fatiguing contractions. *J Neurophysiol* 90: 2919-2927, 2003.
3. **Allman BL, Rice CL.** Incomplete recovery of voluntary isometric force after fatigue is not affected by old age. *Muscle Nerve* 24: 1156-1167, 2001.
4. **Ahlquist LE, Bassett DR Jr, Sufit R, Nagle FJ, Thomas DP.** The effect of pedaling frequency on glycogen depletion rates in type I and type II quadriceps muscle fibers during submaximal cycling exercise. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 65: 360-364, 1992.
5. American College of Sports Medicine Position Statement. Exercise and physical activity for older adults. *Med Sci Sports Exerc* 30: 992-1008, 1998.
6. **Argentin S, Hausswirth C, Bernard T, Bieuzen F, Leveque JM, Couturier A, Lepers R.** Relation between preferred and optimal cadences during two hours of cycling in triathletes. *Br J Sports Med* 40: 293-298, 2006.

7. **Bemben MG, Massey BH, Bemben DA, Misner JE, Boileau RA.** Isometric intermittent endurance of four muscle groups in men aged 20-74 yr. *Med Sci Sports Exerc* 28: 145-154, 1996.
8. **Bieuzen F, Lepers R, Vercruyssen F, Hausswirth C, Brisswalter J.** Muscle activation during cycling at different cadences: Effect of maximal strength capacity. *J Electromyogr Kinesiol* in press, 2006.
9. **Bieuzen F, Vercruyssen F, Hausswirth C, Brisswalter J.** Relationship between Strength Level and Pedal Rate. *Int J Sports Med* in press, 2007.
10. **Bilodeau M, Henderson TK, Nolte BE, Pursley PJ, Sandfort GL.** Effect of aging on fatigue characteristics of elbow flexor muscles during sustained submaximal contraction. *J Appl Physiol* 91: 2654-2664, 2001.
11. **Bishop D, Jenkins DG, Mackinnon LT, McEniery M, Carey MF.** The effects of strength training on endurance performance and muscle characteristics. *Med Sci Sports Exerc* 31: 886-891, 1999.
12. **Brisswalter J, Hausswirth C, Smith D, Vercruyssen F, Vallier JM.** Energetically optimal cadence vs. freely-chosen cadence during cycling: effect of exercise duration. *Int J Sports Med* 21: 60-64, 2000.
13. **Brisswalter J, Mottet D.** Energy cost and stride duration at preferred transition gait speed between walking and running *Can J Appl Physiol* 21: 471-480, 1996.
14. **Coast JR, Cox RH, Welch HG.** Optimal pedalling rate in prolonged bouts of cycle ergometry. *Med Sci Sports Exerc* 18: 225-230, 1986.
15. **Connelly DM, Rice CL, Roos MR, Vandervoort AA.** Motor unit firing rates and contractile properties in tibialis anterior of young and old men. *J Appl Physiol* 87: 843-852, 1999.
16. **Cupido CM, Hicks AL, Martin J.** Neuromuscular fatigue during repetitive stimulation in elderly and young adults. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 65: 567-572, 1992.
17. **Daly DJ, Cavanagh PR.** Asymmetry in bicycle ergometer pedaling. *Med Sci Sports Exerc* 8: 204-208, 1976.
18. **Davies CT, White MJ.** Contractile properties of elderly human triceps surae. *Gerontology* 29: 19-25, 1983.
19. **de Ruyter CJ, Elzinga MJ, Verdijk PW, van Mechelen W, de Haan A.** Changes in force, surface and motor unit EMG during post-exercise development of low frequency fatigue in vastus lateralis muscle. *Eur J Appl Physiol* 94: 659-669, 2005.
20. **DiFrancisco-Donoghue J, Werner W, Douris PC.** Comparison of once-weekly and twice-weekly strength training in older adults. *Br J Sports Med* 41: 19-22, 2007.
21. **Ditor DS, Hicks AL.** The effect of age and gender on the relative fatigability of the human adductor pollicis muscle. *Can J Physiol Pharmacol* 78: 781-790, 2000.

22. **Ericson MO, Nisell R, Arborelius UP, Ekholm J.** Muscular activity during ergometer cycling. *Scand J Rehabil Med* 17: 53-61, 1985.
23. **Garrandes FD, Colson SS, Pensini M, Seynnes O, Legros P.** Neuromuscular Fatigue Profile in Endurance-Trained and Power-Trained Athletes. *Med Sci Sports Exerc* 39: 149-158, 2007.
24. **Gregor RJ, Broker JP, Ryan MM.** The biomechanics of cycling. *Exerc Sport Sci Rev* 19: 127-168, 1991.
25. **Hakkinen K, Keskinen KL.** Muscle cross-sectional area and voluntary force production characteristics in elite strength- and endurance-trained athletes and sprinters. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 59: 215-220, 1989.
26. **Hansen EA, Andersen JL, Nielsen JS, Sjogaard G.** Muscle fiber type, efficiency, and mechanical optima affect freely chosen pedal rate during cycling. *Acta Physiol Scand* 176: 185-194, 2002.
27. **Henwood TR, and Taaffe DR.** Short-term resistance training and the older adult: the effect of varied programmes for the enhancement of muscle strength and functional performance. *Clin Physiol Funct Imaging* 26: 305-313, 2006.
28. **Hicks AL, Cupido CM, Martin J, Dent J.** Twitch potentiation during fatiguing exercise in the elderly: the effects of training. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 63: 278-281, 1991.
29. **Howley E, Basset D, Welch E.** Criteria for maximal oxygen uptake: review and commentary. *Med Sci Sports Exerc* 27: 1292-1301, 1995.
30. **Jakobsson F, Borg K, Edstrom L, Grimby L.** Use of motor units in relation to muscle fiber type and size in man. *Muscle Nerve* 11: 1211-1218, 1988.
31. **Kelso JAS, Scholtz JP, Schöner G.** Dynamics governs switching among pattern of co-ordination in biological movement. *Phys Lett A* 134: 8-12, 1988.
32. **Kent-Braun JA, Ng AV, Doyle JW, Towse TF.** Human skeletal muscle responses vary with age and gender during fatigue due to incremental isometric exercise. *J Appl Physiol* 93: 1813-1823, 2002.
33. **Lafortest S, St-Pierre DM, Cyr J, Gayton D.** Effects of age and regular exercise on muscle strength and endurance. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 60: 104-111, 1990.
34. **Lanza IR, Russ DW, Kent-Braun JA.** Age-related enhancement of fatigue resistance is evident in men during both isometric and dynamic tasks. *J Appl Physiol* 97: 967-975, 2004.
35. **Larsson L, Karlsson J.** Isometric and dynamic endurance as a function of age and skeletal muscle characteristics. *Acta Physiol Scand* 104: 129-136, 1978.
36. **Lattier G, Millet GY, Maffiuletti NA, Babault N, Lepers R.** Neuromuscular differences between endurance-trained, power-trained, and sedentary subjects. *J Strength Cond Res* 17: 514-521, 2003.

37. **Lenmarken C, Bergman T, Larsson J, Larsson LE.** Skeletal muscle function in man: force, relaxation rate, endurance and contraction time-dependence on sex and age. *Clin Physiol* 5: 243-255, 1985.
38. **Lexell J.** Human aging, muscle mass, and fiber type composition. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci* 50: 11-16, 1995.
39. **Li L.** Neuromuscular control and coordination during cycling. *Res Q Exerc Sport* 75: 16-22, 2004.
40. **Lindstrom B, Lexell J, Gerdle B, Downham D.** Skeletal muscle fatigue and endurance in young and old men and women. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci* 52: B59-B66, 1997.
41. **Marsh AP, Martin PE, Foley KO.** Effect of cadence, cycling experience, and aerobic power on delta efficiency during cycling. *Med Sci Sports Exerc* 32: 1630-1634, 2000.
42. **Marsh AP, Martin PE.** Effect of cycling experience, aerobic power, and power output on preferred and most economical cycling cadences. *Med Sci Sports Exerc* 29: 1225-1232, 1997.
43. **Marsh AP, Martin PE.** The association between cycling experience and preferred and most economical cadences. *Med Sci Sports Exerc* 25: 1269-1274, 1993.
44. **McLaughlin JE, King GA, Howley ET, Bassett DR, Ainsworth BE.** Validation of the Cosmed K4b2 portable metabolic system. *Int J Sports Med* 22: 280-824, 2001
45. **Narici MV, Maganaris CN, Reeves ND, Capodaglio P.** Effect of aging on human muscle architecture. *J Appl Physiol* 95: 2229-2234, 2003.
46. **Neptune RR, Kautz SA, Hull ML.** The effect of pedaling rate on coordination in cycling. *J Biomech* 30: 1051-1058, 1997.
47. **Patterson RP, Moreno MI.** Bicycle pedalling forces as a function of pedalling rate and power output. *Med Sci Sports Exerc* 22: 512-516, 1990.
48. **Porter MM, Vandervoort AA, Lexell J.** Aging of human muscle: structure, function and adaptability. *Scand J Med Sci Sports* 5: 129-142, 1995.
49. **Ryan MM, Gregor RJ.** EMG profiles of lower extremity muscles during cycling at constant workload and cadence. *J Electromyogr Kinesiol* 2: 69-80, 1992.
50. **Sarre G, Lepers R.** Neuromuscular function during prolonged pedalling exercise at different cadences. *Acta Physiol Scand* 185: 321-328, 2005.
51. **Sleivert GG, Backus RD, Wenger HA.** Neuromuscular differences between volleyball players, middle distance runners and untrained controls. *Int J Sports Med* 16: 390-398, 1995.
52. **Takaishi T, Yasuda Y, Ono T, Moritani T.** Optimal pedalling rate estimated from neuromuscular fatigue for cyclists. *Med Sci Sports Exerc* 28: 1492-1497, 1996.
53. **Vercruyssen F, Hauswirth C, Smith D, Brisswalter J.** Effect of exercise duration on optimal pedalling rate choice in triathletes. *Can J Appl Physiol* 26: 44-54, 2001.

54. **Wasserman K, Whipp BJ, Koys SN, Beaver WL.** Anaerobic threshold and respiratory gas exchange during exercise. *J Appl Physiol* 35: 236-243, 1973.
55. **Yardley L, Bishop FL, Beyer N, Hauer K, Kempen GI, Piot-Ziegler C, Todd CJ, Cuttelod T, Horne M, Lanta K, Holt AR.** Older People's Views of Falls-Prevention Interventions in Six European Countries. *Gerontologist* 46: 650-660, 2006.

SYNTHESE



Cette dernière partie de l'étude 4 se centre sur la comparaison des indices cinématiques et neuromusculaires relevés lors d'un exercice de locomotion réalisé en condition de fatigue musculaire, chez deux populations aux propriétés musculaires différentes. La partie précédente de cette étude (Etude 4) a permis de montrer que des sujets âgés et des sujets jeunes présentaient une altération différente des propriétés contractiles musculaires suite à un exercice fatigant. À partir de ce résultat, les deux populations de l'étude précédente (10 sujets jeunes et 16 sujets âgés) ont réalisé un exercice de cyclisme sous-maximal de 10 min immédiatement après l'exercice générant une fatigue musculaire de l'étude 4. Un exercice contrôle de cyclisme de même durée sans fatigue musculaire préalable a également été réalisé. La cadence de pédalage ainsi que l'activité EMG des muscles rectus femoris, vastus lateralis, vastus medialis et biceps femoris ont été enregistré lors de l'exercice de cyclisme. Les résultats montrent des effets de l'exercice fatigant lié à l'âge identiques à ceux observés lors de l'étude précédente. Cette fatigue induit ensuite un effet similaire sur les paramètres cinématique du cyclisme pour les deux populations se traduisant par une augmentation de la cadence de pédalage. L'activité EMG des muscles est, quant à elle, différemment affectée par l'exercice fatigant selon la population. Ainsi, l'exercice fatigant diminue l'activité EMG du muscle antagoniste biceps femoris des sujets âgés mais ne modifie pas l'activité EMG de leurs muscles agonistes. A l'inverse, les sujets jeunes présentent une augmentation de l'activité EMG des muscles agonistes alors qu'aucune variation n'est observée sur le muscle antagoniste.

L'augmentation de la cadence de pédalage suite à l'exercice fatigant semble répondre au besoin de diminuer la force exercée sur les pédales afin de diminuer la tension musculaire. Suite à ce type d'exercice, nos résultats montrent que cette adaptation cinématique est indépendante de l'âge et donc des propriétés contractiles musculaires. Cependant, la modification cinématique du geste de pédalage induit une adaptation neuromusculaire spécifique aux propriétés contractiles de la population. Les explications principalement proposées tendent, chez les sujets âgés, vers une modification du type de fibres majoritairement recrutées. Au contraire, l'augmentation de l'activité des muscles agonistes des sujets jeunes avec la fatigue témoignerait d'un recrutement supérieur des unités motrices (du nombre ou de la fréquence de décharge) pour maintenir une cadence de pédalage élevée.

Cette étude permet de compléter les résultats de l'étude n°1 en montrant que le choix d'une cadence de pédalage, avec ou sans présence de fatigue musculaire, n'est pas directement lié aux propriétés musculaires des membres inférieurs. En revanche, ces dernières induisent des adaptations neuromusculaires caractérisées par une modification des plans de coopération musculaires.

CHAPITRE IV : CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

CONCLUSIONS



L'ensemble de ce travail de thèse s'est attaché à déterminer l'influence des propriétés musculaires des membres inférieurs sur l'adaptation du patron locomoteur. Nous avons centré nos travaux sur l'étude du geste de pédalage associé ou non à une fatigue musculaire.

La première étude a permis de caractériser la relation entre les paramètres cinématiques caractéristiques du patron locomoteur et les propriétés musculaires estimées indirectement. L'originalité de ces premières études repose sur la mesure indirecte de la relation entre la cadence de pédalage et le niveau de force maximale. En effet, la majeure partie des hypothèses explicatives du choix de la cadence de pédalage rencontrées dans la littérature s'appuie sur les travaux de Marsh et Martin (1993, 1995, 1997), suggérant une relation entre les propriétés de force-vitesse des muscles et le choix d'une cadence de pédalage. Leurs résultats, obtenus sur diverses populations et montrant des choix de cadence libre différents en fonction du niveau d'entraînement (sédentaires et entraînés) mais similaires pour des modes d'entraînement proches (coureur à pied vs. cyclistes), peuvent effectivement suggérer une adaptation cinématique liée aux propriétés musculaires des sujets. On pouvait donc supposer que pour des populations possédant des modes d'entraînement identiques mais des propriétés musculaires différentes, le choix d'une cadence de pédalage serait différent.

Ainsi, contrairement à ce qui est classiquement suggéré, nos résultats ne montrent aucun lien entre le niveau de force maximale des membres inférieurs et le choix d'une cadence de pédalage. En revanche, une corrélation entre le niveau de force et les optima énergétique et neuromusculaire est observée. Cette corrélation peut être interprétée comme le témoin d'une adaptation, relative au niveau de force maximale, du recrutement des types de fibres musculaires lors d'un exercice de pédalage.

Après avoir mis en évidence l'absence de relation entre le niveau de force et le choix d'une cadence de pédalage, les résultats de la seconde étude suggèrent une adaptation du système nerveux central dépendante du niveau de force des membres inférieurs. Ainsi, la comparaison de deux populations aux propriétés musculaires différentes montre que les plans de coopération musculaire, aux cadences supérieures à la cadence librement choisie, varient avec le niveau de force maximale des sujets. Par exemple, une activation plus tardive est ainsi enregistrée sur les muscles bi-articulaires des sujets présentant de faibles niveaux de force maximale des membres inférieurs. Ces premiers

travaux expérimentaux permettent de suggérer que, lors d'un exercice de locomotion sans fatigue musculaire, le choix d'une cadence de pédalage ne dépend pas directement des propriétés musculaires. Cependant, bien qu'aucun lien direct ne puisse être établi entre ces propriétés et le choix du patron locomoteur, l'observation des plans de coopération montre que l'organisation neuromusculaire est spécifique au niveau de force musculaire. Ces adaptations sont toutefois dépendantes du rôle fonctionnel du muscle sollicité ainsi que de la vitesse d'exécution du geste.

La seconde partie de nos travaux expérimentaux prolonge et complète les études précédentes en étudiant l'adaptation d'individus présentant une altération préalable de la fonction musculaire. Ainsi, la troisième étude précise la relation entre une fatigue générée par un type de contraction musculaire (concentrique vs. excentrique) et les adaptations cinématiques et neuromusculaires lors d'un mode de locomotion essentiellement concentrique. Nos résultats montrent qu'un exercice excentrique préalable génère une fatigue neuromusculaire plus importante qu'un exercice concentrique. Celle-ci induit alors une adaptation cinématique du patron locomoteur visant à diminuer la cadence de pédalage pour tendre vers un meilleur coût énergétique. Au contraire, suite à l'exercice concentrique, aucune adaptation cinématique n'est observée. Ceci provoque alors une augmentation de l'activité neuromusculaire traduisant un besoin plus important de fibres rapides de type II et/ou une élévation de la fréquence de décharge des unités motrices, afin de maintenir l'intensité de l'exercice malgré une dégradation de l'efficacité musculaire.

Dans la continuité de l'étude précédente, l'objectif des études 4 et 4bis est d'analyser l'influence d'une fatigue musculaire sur l'adaptation locomotrice dans deux populations aux propriétés musculaires différentes. L'étude 4 a permis de caractériser les effets de l'âge sur les propriétés musculaires de sujets entraînés en endurance à la fois en condition de repos et de fatigue musculaire. Les résultats montrent que les sujets âgés présentent effectivement une altération de leurs propriétés musculaires au repos par rapport aux sujets jeunes, malgré un niveau d'entraînement en endurance élevé. Ce résultat, qui a été classiquement observé dans la littérature sur des sujets non entraînés mais jamais, à notre connaissance, sur des sujets âgés entraînés en endurance, se caractérise par une diminution de leur capacité de force maximale isométrique associée à une altération des propriétés contractiles (augmentation du temps de contraction et relâchement musculaire). Après l'exercice générant une fatigue musculaire, nos résultats montrent une altération des propriétés contractiles plus prononcée chez les sujets âgés. Ceci tendrait à indiquer une altération supérieure dans le processus de re-largage du Ca^{2+} du réticulum sarcoplasmic, des variations des métabolites ou encore une altération de la solidité des ponts actine-myosine formés chez les sujets âgés. Nos résultats suggèrent donc qu'un entraînement régulier en

endurance ne minimise pas la dégradation de la fonction musculaire liée au vieillissement, que se soit en présence ou non de fatigue musculaire.

Au cours de l'étude 4bis, le protocole de fatigue musculaire est identique à celui de l'étude 4. A la suite de l'exercice fatigant, les adaptations cinématiques, neuromusculaires et énergétiques lors d'un exercice de pédalage sous maximal ont été étudiées. Les résultats montrent que les deux populations augmentent systématiquement leur cadence de pédalage à la suite de l'exercice fatigant, diminuant ainsi les forces appliquées sur les pédales. Cependant, bien que l'adaptation cinématique soit similaire, l'activité EMG des muscles de la cuisse diffère chez les sujets âgés. Celle-ci se caractérise par une diminution de l'activité EMG du muscle antagoniste (*biceps femoris*) sans modification de l'activité EMG des muscles agonistes (*rectus femoris*, *vastus lateralis* et *vastus medialis*). L'une des hypothèses envisagées pour tenter d'expliquer ce résultat suggère une modification du type de fibres majoritairement recrutées. Au contraire, sur les sujets jeunes, l'augmentation de l'activité EMG relevée uniquement sur les muscles agonistes témoigne d'un recrutement supérieur des unités motrices (nombre ou fréquence de décharge).

Dans notre travail, un paradoxe apparaît lorsque l'on compare les résultats des indices cinématiques des études 3 et 4bis. En effet lors de l'étude 3, la cinématique du patron locomoteur est modifiée suite à un exercice excentrique. Cette modification se traduit par une diminution de la cadence de pédalage. A l'inverse, les valeurs de cadence de pédalage relevées dans l'étude 4bis montrent une augmentation de celles-ci suite à l'exercice fatigant. L'une des hypothèses envisagée pour expliquer ce résultat paradoxal s'appuie sur le niveau de fatigue induit par chacun des exercices. En effet, lors de l'étude 4bis, la quantité de travail réalisée est plus de deux fois supérieure à celle de l'étude 3. Ceci se traduit par une diminution de la capacité à générer une force maximale volontaire isométrique deux fois plus importante lors de l'étude 4bis (étude 3 \approx - 15% vs. étude 4bis \approx - 30%). Il est donc envisageable qu'à partir d'un certain seuil de fatigue musculaire, le sujet cherche à adapter son patron locomoteur pour tendre vers une diminution de la tension musculaire. Ceci s'effectue alors grâce à une augmentation de la cadence de pédalage qui engendre une diminution de la force appliquée sur les pédales.

L'ensemble de ces travaux expérimentaux suggère que les propriétés musculaires des membres inférieurs, altérées ou non, n'influencent pas la cinématique du patron locomoteur. Toutefois, celles-ci déterminent une organisation des synergies musculaires particulière pour produire le mouvement.

PERSPECTIVES

Plusieurs perspectives peuvent être envisagées suite à ce travail expérimental. La première est d'ordre méthodologique et concerne la caractérisation des propriétés musculaires. Dans nos différentes études, les propriétés musculaires ont été estimées à l'aide de méthodes indirectes non invasives, grâce à la mesure du niveau de force des muscles extenseurs des membres inférieurs ou encore à la technique de stimulation percutanée. Ces techniques reflètent en partie les propriétés histologiques des fibres musculaires, régulièrement évoquées comme facteur déterminant de la cadence de pédalage. Cependant, il serait intéressant de pouvoir disposer d'une cartographie précise de la proportion en fibres I et II de chaque muscle sollicité par le geste de pédalage, afin d'établir une relation directe entre les fibres musculaires activées et le choix d'une cadence de pédalage. Plusieurs techniques sont envisageables telles que la biopsie musculaire, la mesure de la déplétion glycolytique ou encore l'utilisation d'un modèle animal. Cependant aucune de ces techniques n'est parfaite et chacune d'elles présente un grand nombre de limites méthodologiques.

Une seconde perspective serait de développer un modèle de prédiction des propriétés musculaires à partir des données biomécaniques, énergétiques et d'EMG de surface, ayant pour objectif une détection de certaines déficiences neuromusculaires à partir d'un exercice de pédalage. Ceci pourrait être envisagé grâce à l'utilisation de réseaux neuronaux, dont les paramètres d'entrée seraient les données biomécaniques, énergétiques et neuromusculaires du sujet et les paramètres de sortie les propriétés contractiles des muscles des membres inférieurs.

La troisième perspective se rapporte à l'apparent paradoxe des études 3 et 4bis. Ainsi, il serait intéressant de proposer plusieurs exercices induisant une fatigue musculaire d'intensité variable, afin de tenter d'observer le seuil à partir duquel le sujet commence à augmenter sa cadence de pédalage.

CHAPITRE VII : REFERENCES

- A -

ABBOTT BC, BIGLAND B and RITCHIE JM. The physiological cost of negative work. *J Physiol.* 117: 380-390, 1952.

AHLQUIST LE, BASSETT DR, JR., SUFIT R, NAGLE FJ and THOMAS DP. The effect of pedaling frequency on glycogen depletion rates in type I and type II quadriceps muscle fibers during submaximal cycling exercise. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 65: 360-364, 1992.

ALEXANDER RM. Stride length and speed for adults, children, and fossil hominids. *Am J Phys Anthropol.* 63: 23-27, 1984.

ALEXANDER RM. Energy-saving mechanisms in walking and running. *J Exp Biol.* 160: 55-69, 1991.

ALEXANDER RM. Simple models of walking and jumping. in: *Human Movement Science* pp. 3-9, 1992.

ALLMAN BL and RICE CL. Incomplete recovery of voluntary isometric force after fatigue is not affected by old age. *Muscle Nerve.* 2001: 24: 1156-1167, 2001.

AMERICAN COLLEGE OF SPORTS MEDICINE POSITION STAND. Exercise and physical activity for older adults. *Med Sci Sports Exerc.* 30: 992-1008, 1998.

ANDERSON FC and PANDY MG. Individual muscle contributions to support in normal walking. *Gait Posture.* 17: 159-169, 2003.

ANDREWS JG. The functional roles of the hamstrings and quadriceps during cycling: Lombard's Paradox revisited. *J Biomech.* 20: 565-575, 1987.

ANDRIACCHI TP, OGLE JA and GALANTE JO. Walking speed as a basis for normal and abnormal gait measurements. *J Biomech.* 10: 261-268, 1977.

ARGENTIN S, HAUSSWIRTH C, BERNARD T, BIEUZEN F, LEVEQUE JM, COUTURIER A and LEPERS R. Relation

between preferred and optimal cadences during two hours of cycling in triathletes. *Br J Sports Med.* 40: 293-298; discussion 298, 2006.

ASMUSSEN E and BONDE-PETERSEN F. Storage of elastic energy in skeletal muscles in man. *Acta Physiol Scand.* 91: 385-392, 1974.

ASTRAND PO. Experimental studies of physical working capacity in relation to sex and age. Copenhagen: *Munksgaard*, 1952.

- B -

BALMER J, DAVISON RC, COLEMAN DA and BIRD SR. The validity of power output recorded during exercise performance tests using a Kingcycle air-braked cycle ergometer when compared with an SRM powermeter. *Int J Sports Med.* 21: 195-199, 2000.

BARANY M, CONOVER TE, SCHLISELFELD LH, GAETJENS E and GOFFART M. Relation of properties of isolated myosin to those of intact muscles of the cat and sloth. *Eur J Biochem.* 2: 156-164, 1967.

BARSTOW TJ, JONES AM, NGUYEN PH and CASABURI R. Influence of muscle fiber type and pedal frequency on oxygen uptake kinetics of heavy exercise. *J Appl Physiol.* 81: 1642-1650, 1996.

BATES B and HAVEN B. Effects of fatigue on the mechanical characteristics of highly skilled female runners. in International Series on Sport Sciences. R. C. Nelson and C. A. Morehouse (Eds.): *The Pennsylvania State University*, pp. 121-125, 1973.

BAUM BS and LI L. Lower extremity muscle activities during cycling are influenced by load and frequency. *J Electromyogr Kinesiol.* 13: 181-190, 2003.

BEELLEN A and SARGEANT AJ. Effect of prior exercise at different pedalling frequencies on maximal power in humans. *Eur J Appl Physiol*

Occup Physiol. 66: 102-107, 1993.

BELANGER AY and McCOMAS AJ. Extent of motor unit activation during effort. *J Appl Physiol.* 51: 1131-1135, 1981.

BELLI A, AVELA J and KOMI PV. Mechanical energy assessment with different methods during running. *Int J Sports Med.* 14: 252-256, 1993.

BELLUVE N and CID M. Approche biomecanique du cyclisme moderne, donnees de la litterature. *Science & Sports.* 16: 71-87, 2001.

BEMBEN MG, MASSEY BH, BEMBEN DA, MISNER JE and BOILEAU RA. Isometric intermittent endurance of four muscle groups in men aged 20-74 yr. *Med Sci Sports Exerc.* 28: 145-154, 1996.

BERCHTOLD MW, BRINKMEIER H and MUNTENER M. Calcium ion in skeletal muscle: its crucial role for muscle function, plasticity, and disease. *Physiol Rev.* 80: 1215-1265, 2000.

BERNARD O, MADDIO F, OUATTARA S, JIMENEZ C, CHARPENET A, MELIN B and BITTEL J. Influence of the oxygen uptake slow component on the aerobic energy cost of high-intensity submaximal treadmill running in humans. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 78: 578-585, 1998.

BHAMBHANI Y and SINGH M. Metabolic and cinematographic analysis of walking and running in men and women. *Med Sci Sports Exerc.* 17: 131-137, 1985.

BIGLAND-RITCHIE B, DONOVAN EF and ROUSSOS CS. Conduction velocity and EMG power spectrum changes in fatigue of sustained maximal efforts. *J Appl Physiol.* 51: 1300-1305, 1981.

BIGLAND-RITCHIE B, FURBUSH F and WOODS JJ. Fatigue of intermittent submaximal voluntary contractions: central and peripheral factors. *J Appl Physiol.* 61: 421-429, 1986.

BIGLAND-RITCHIE B, JONES DA and WOODS JJ. Excitation frequency and muscle fatigue: electrical responses during human voluntary and stimulated contractions. *Exp Neurol.* 64: 414-427, 1979.

BIGLAND-RITCHIE BR, DAWSON NJ, JOHANSSON RS and

LIPPOLD OC. Reflex origin for the slowing of motoneurone firing rates in fatigue of human voluntary contractions. *J Physiol.* 379: 451-459, 1986.

BILLAT VL, MILLE-HAMARD L, PETIT B and KORALSZTEIN JP. The role of cadence on the VO₂ slow component in cycling and running in triathletes. *Int J Sports Med.* 20: 429-437, 1999.

BILLAT VL, RICHARD R, BINSSE VM, KORALSZTEIN JP and HAOUZI P. The VO₂ slow component for severe exercise depends on type of exercise and is not correlated with time to fatigue. *J Appl Physiol.* 85: 2118-2124, 1998.

BISHOP D, JENKINS DG, MACKINNON LT, McENERY M and CAREY MF. The effects of strength training on endurance performance and muscle characteristics. *Med Sci Sports Exerc.* 31: 886-891, 1999.

BONATO P, ROY SH, KNAFLITZ M and DE LUCA CJ. Time-frequency parameters of the surface myoelectric signal for assessing muscle fatigue during cyclic dynamic contractions. *IEEE Trans Biomed Eng.* 48: 745-753, 2001.

BONGIOVANNI LG and HAGBARTH KE. Tonic vibration reflexes elicited during fatigue from maximal voluntary contractions in man. *J Physiol.* 423: 1-14, 1990.

BORRANI F, CANDAU R, MILLET GY, PERREY S, FUCHSLOCHER J and ROUILLON JD. Is the VO₂ slow component dependent on progressive recruitment of fast-twitch fibers in trained runners? *J Appl Physiol.* 90: 2212-2220, 2001.

BOUISSET S and MATON B. Quantitative relationship between surface EMG and intramuscular electromyographic activity in voluntary movement. *Am J Phys Med.* 51: 285-295, 1972.

BOURDIN M, PASTENE J, GERMAIN M and LACOUR JR. Influence of training, sex, age and body mass on the energy cost of running. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 66: 439-444, 1993.

BRANSFORD DR and HOWLEY ET. Oxygen cost of running in trained and untrained men and women. *Med Sci Sports.* 9: 41-44, 1977.

BRISWALTER J, HAUSSWIRTH C, SMITH D, VERCRUYSSSEN F and VALLIER JM. Energetically optimal cadence vs. freely-chosen cadence during cycling: effect of exercise duration. *Int J Sports Med.* 21: 60-64, 1999.

BRISWALTER J, HAUSSWIRTH C, SMITH D, VERCRUYSSSEN F and VALLIER JM. Energetically optimal cadence vs. freely-chosen cadence during cycling: effect of exercise duration. *Int J Sports Med.* 21: 60-64, 2000.

BRISWALTER J and LEGROS P. Daily stability in energy cost of running, respiratory parameters and stride rate among well-trained middle distance runners. *Int J Sports Med.* 15: 238-241, 1994.

BRISWALTER J and MOTTET D. Energy cost and stride duration variability at preferred transition gait speed between walking and running. *Can J Appl Physiol.* 21: 471-480, 1996.

BRODY LR, POLLOCK MT, ROY SH, DE LUCA CJ and CELLI B. pH-induced effects on median frequency and conduction velocity of the myoelectric signal. *J Appl Physiol.* 71: 1878-1885, 1991.

BROWNING RC and KRAM R. Energetic cost and preferred speed of walking in obese vs. normal weight women. *Obes Res.* 13: 891-899, 2005.

BRUECKNER JC, ATCHOU G, CAPELLI C, DUVALLET A, BARRAULT D, JOUSSELIN E, RIEU M and DI PRAMPERO PE. The energy cost of running increases with the distance covered. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 62: 385-389, 1991.

BULOW PM, NORREGAARD J, MEHLSSEN J and DANNESKIOLD-SAMSOE B. The twitch interpolation technique for study of fatigue of human quadriceps muscle. *J Neurosci Methods.* 62: 103-109, 1995.

CANDAU R, BELLI A, MILLET GY, GEORGES D, BARBIER B and ROUILLON JD. Energy cost and running mechanics during a treadmill run to voluntary exhaustion in humans. *Eur J Appl Physiol*

Occup Physiol. 77: 479-485, 1998.

CAO C, J AA-M, SCHULTZ AB and ALEXANDER NB. Effects of age, available response time and gender on ability to stop suddenly when walking. *Gait Posture.* 8: 103-109, 1998.

CARTER H, JONES AM, BARSTOW TJ, BURNLEY M, WILLIAMS C and DOUST JH. Effect of endurance training on oxygen uptake kinetics during treadmill running. *J Appl Physiol.* 89: 1744-1752, 2000.

CARTER H, JONES AM, BARSTOW TJ, BURNLEY M, WILLIAMS CA and DOUST JH. Oxygen uptake kinetics in treadmill running and cycle ergometry: a comparison. *J Appl Physiol.* 89: 899-907, 2000.

CASABURI R, BARSTOW TJ, ROBINSON T and WASSERMAN K. Dynamic and steady-state ventilatory and gas exchange responses to arm exercise. *Med Sci Sports Exerc.* 24: 1365-1374, 1992.

CASABURI R, STORER TW, BEN-DOV I and WASSERMAN K. Effect of endurance training on possible determinants of VO_2 during heavy exercise. *J Appl Physiol.* 62: 199-207, 1987.

CAVAGNA GA. Storage and utilization of elastic energy in skeletal muscle. *Exerc Sport Sci Rev.* 5: 89-129, 1977.

CAVAGNA GA. Aspects of efficiency and inefficiency of terrestrial locomotion. In: Biomechanics VI-A, in International Series on Biomechanics. E. Asmussen and K. Jorgensen (Eds.) Baltimore: University Park Press, pp. 3-21, 1978.

CAVAGNA GA and KANEKO M. Mechanical work and efficiency in level walking and running. *J Physiol.* 268: 467--481, 1977.

CAVANAGH PR and KRAM R. The efficiency of human movement--a statement of the problem. *Med Sci Sports Exerc.* 17: 304-308, 1985.

CAVANAGH PR and KRAM R. Mechanical and muscular factors affecting the efficiency of human movement. *Med Sci Sports Exerc.* 17: 326-331, 1985.

CAVANAGH PR and KRAM R. Stride length in distance running: velocity, body dimensions, and added mass effects. *Med Sci Sports Exerc.* 21: 467-479, 1989.

CAVANAGH PR and LAFORTUNE MA. Ground reaction forces in distance running. *J Biomech.* 13: 397-406, 1980.

CAVANAGH PR, POLLOCK ML and LANDA J. A biomechanical comparison of elite and good distance runners. *Ann N Y Acad Sci.* 301: 328-345, 1977.

CAVANAGH PR and WILLIAMS KR. The effect of stride length variation on oxygen uptake during distance running. *Med Sci Sports Exerc.* 14: 30-35, 1982.

CHAO EY, LAUGHMAN RK, SCHNEIDER E and STAUFFER RN. Normative data of knee joint motion and ground reaction forces in adult level walking. *J Biomech.* 16: 219-233, 1983.

CHAPMAN AE. Hierarchy of changes induced by fatigue in sprinting. *Can J Appl Sport Sci.* 7: 116-122, 1982.

CHARTERIS J. Human gait cyclograms: conventions, speed relationships and clinical applications. *Int J Rehabil Res.* 5: 507-518, 1982.

CLAUSEN T. Na⁺-K⁺ pump regulation and skeletal muscle contractility. *Physiol Rev.* 83: 1269-1324, 2003.

CLOSE R. Dynamic Properties of Fast and Slow Skeletal Muscles of the Rat During Development. *J Physiol.* 173: 74-95, 1964.

COAST JR, RASMUSSEN SA, KRAUSE KM, O'KROY JA, LOY RA and RHODES J. Ventilatory work and oxygen consumption during exercise and hyperventilation. *J Appl Physiol.* 74: 793-798, 1993.

COAST JR and WELCH HG. Linear increase in optimal pedal rate with increased power output in cycle ergometry. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 53: 339-342, 1985.

CONLEY DG, KRAHENBUHL GS and BURKETT L. Training for aerobic capacity and running

economy. *The Physician and Sportsmedicine.* 9: 107-115, 1981.

CONLEY DG, KRAHENBUHL L, BURKETT L and MILLAR A. Following Steve Scott: Physiological Changes Accompanying Training. *The Physician and Sportsmedicine.* 12: 103-106, 1984.

COYLE EF, FELTNER ME, KAUTZ SA, HAMILTON MT, MONTAIN SJ, BAYLOR AM, ABRAHAM LD and PETREK GW. Physiological and biomechanical factors associated with elite endurance cycling performance. *Med Sci Sports Exerc.* 23: 93-107, 1991.

COYLE EF, SIDOSSIS LS, HOROWITZ JF and BELTZ JD. Cycling efficiency is related to the percentage of type I muscle fibers. *Med Sci Sports Exerc.* 24: 782-788, 1992.

CROW MT and KUSHMERICK MJ. Chemical energetics of slow- and fast-twitch muscles of the mouse. *J Gen Physiol.* 79: 147-166, 1982.

CUPIDO CM, HICKS AL and MARTIN J. Neuromuscular fatigue during repetitive stimulation in elderly and young adults. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 65: 567-572, 1992.

- D -

DANIELS J and OLDRIDGE N. Changes in oxygen consumption of young boys during growth and running training. *Med Sci Sports.* 3: 161-165, 1971.

DANIELS J, OLDRIDGE N, NAGLE F and WHITE B. Differences and changes in VO₂ among young runners 10 to 18 years of age. *Med Sci Sports.* 10: 200-203, 1978.

DANIELS JT, SCARDINA N, HAYES J and FOLEY P. Variations in VO₂ submax during treadmill running. *Med Sci Sports.* 16: 108-112, 1984.

DANIELS JT, YARBROUGH RA and FOSTER C. Changes in VO₂ max and running performance with training. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 39: 249-254, 1978.

DAVIES CT and WHITE MJ. Contractile properties of elderly human triceps surae. *Gerontology.* 29: 19-25, 1983.

DAVIES RE. A Molecular Theory of Muscle Contraction: Calcium-Dependent Contractions with Hydrogen Bond Formation Plus Atp-Dependent Extensions of Part of the Myosin-Actin Cross-Bridges. *Nature*. 199: 1068-1074, 1963.

DAVIS JM and BAILEY SP. Possible mechanisms of central nervous system fatigue during exercise. *Med Sci Sports Exerc*. 29: 45-57, 1997.

DELEXTRAT A, BRISSWALTER J, HAUSSWIRTH C, BERNARD T and VALLIER JM. Does prior 1500-m swimming affect cycling energy expenditure in well-trained triathletes? *Can J Appl Physiol*. 30: 392-403, 2005.

DELHEZ L, PETIT JM, DEROANNE R, PIRNAY F and SNEPPE R. [Development of integrated electric activity of 4 locomotor muscles during walking and running on the moving belt]. *Electromyography*. 9: 417-431, 1969.

DEMARIE S, SARDELLA F, BILLAT V, MAGINI W and FAINA M. The VO₂ slow component in swimming. *Eur J Appl Physiol*. 84: 95-99, 2001.

DESMEDT JE and HAINAUT K. Kinetics of myofilament activation in potentiated contraction: staircase phenomenon in human skeletal muscle. *Nature*. 217: 529-532, 1968.

DI PRAMPERO PE. The energy cost of human locomotion on land and in water. *Int J Sports Med*. 7: 55-72, 1986.

DITOR DS and HICKS AL. The effect of age and gender on the relative fatigability of the human adductor pollicis muscle. *Can J Physiol Pharmacol*. 78: 781-790, 2000.

DONELAN JM and KRAM R. The effect of reduced gravity on the kinematics of human walking: a test of the dynamic similarity hypothesis for locomotion. *J Exp Biol*. 200: 3193-3201, 1997.

DONELAN JM and KRAM R. Exploring dynamic similarity in human running using simulated reduced gravity. *J Exp Biol*. 203: 2405-2415, 2000.

DUCHATEAU J. Bed rest induces neural and contractile adaptations in triceps surae. *Med*

Sci Sports Exerc. 27: 1581-1589, 1995.

DUCHATEAU J and HAINAUT K. Electrical and mechanical failures during sustained and intermittent contractions in humans. *J Appl Physiol*. 58: 942-947, 1985.

DUCHATEAU J and HAINAUT K. Behaviour of short and long latency reflexes in fatigued human muscles. *J Physiol*. 471: 787-799, 1993.

DUCHENE J and GOUBEL F. EMG spectral shift as an indicator of fatigability in an heterogeneous muscle group. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol*. 61: 81-87, 1990.

DUFFIELD R, DAWSON B, PINNINGTON HC and WONG P. Accuracy and reliability of a Cosmed K4b2 portable gas analysis system. *J Sci Med Sport*. 7: 11-22, 2004.

DUJARDIN F, AUCOUTURIER T, BOCQUET G, DUPARC F, WEBER J and THOMINE JM. [Kinematics of the healthy and arthritic hip joint during walking. A study of 136 subjects]. *Rev Chir Orthop Reparatrice Appar Mot*. 84: 689-699, 1998.

- E -

ELLIOT B and ACKLAND T. Biomechanical effects of fatigue on 10,000 meter running technique. *Res Q Exerc Sport*. 52: 160-166, 1981.

ELLIOTT BC and BLANKSBY BA. The synchronization of muscle activity and body segment movements during a running cycle. *Med Sci Sports*. 11: 322-327, 1979.

ELLIOTT BC and ROBERTS AD. A biomechanical evaluation of the role of fatigue in middle-distance running. *Can J Appl Sport Sci*. 5: 203-207, 1980.

ENOKA RM and STUART DG. Neurobiology of muscle fatigue. *J Appl Physiol*. 72: 1631-1648, 1992.

- F -

FARIA IE. Energy expenditure, aerodynamics and medical problems in cycling. An update.

Sports Med. 14: 43-63, 1992.

FENN WO. Frictional and kinetic factors in the work of sprint running. *Am J Physiol.* 92: 583-611, 1930.

FITTS RH, COSTILL DL and GARDETTO PR. Effect of swim exercise training on human muscle fiber function. *J Appl Physiol.* 66: 465-475, 1989.

FRANCESCATO MP, GIRARDIS M and DI PRAMPERO PE. Oxygen cost of internal work during cycling. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 72: 51-57, 1995.

FUGLEVAND AJ, ZACKOWSKI KM, HUEY KA and ENOKA RM. Impairment of neuromuscular propagation during human fatiguing contractions at submaximal forces. *J Physiol.* 460: 549-572, 1993.

FUKUNAGA T and MATSUO A. Effect of running velocity on external mechanical power output. *Ergonomics.* 23: 123-136, 1980.

- G -

GAESSER GA and BROOKS GA. Muscular efficiency during steady-rate exercise: effects of speed and work rate. *J Appl Physiol.* 38: 1132-1139, 1975.

GAESSER GA and POOLE DC. The slow component of oxygen uptake kinetics in humans. *Exerc Sport Sci Rev.* 24: 35-71, 1996.

GANDEVIA SC. Spinal and supraspinal factors in human muscle fatigue. *Physiol Rev.* 81: 1725-1789, 2001.

GANDEVIA SC, ALLEN GM and MCKENZIE DK. Central fatigue. Critical issues, quantification and practical implications. *Adv Exp Med Biol.* 384: 281-294, 1995.

GARLAND SJ. Role of small diameter afferents in reflex inhibition during human muscle fatigue. *J Physiol.* 435: 547-558, 1991.

GAZEAU F, KORALSZTEIN JP and BILLAT V. Biomechanical events in the time to exhaustion at maximum aerobic speed. *Arch Physiol Biochem.* 105: 583-590, 1997.

GIBBS CL and GIBSON WR. Energy production of rat soleus muscle. *Am J Physiol.* 223: 864-871, 1972.

GOUBEL F. L'élasticité musculaire évolue-t-elle avec l'entraînement ? in Recherche en APS. M. Laurent, J.-F. Marini and P. Therme (Eds.), pp. 341-351, 1992.

GRIFFIÉ RA and MONOD H. Etude électromyographique du pédalage sur bicyclette ergométrique. in Le Travail Humain, pp. 287-295, 1946.

GROOTEN WJ, PUTTEMANS V, LARSSON RJ. Reliability of isokinetic supine bench press in healthy women using the Ariel Computerized Exercise System. *Scand J Med Sci Sports.* 12: 218-222, 2002.

GUEZENNEC CY, VALLIER JM, BIGARD AX and DUREY A. Increase in energy cost of running at the end of a triathlon. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 73: 440-445, 1996.

- H -

HAGG GM. Interpretation of EMG spectral alterations and alteration indexes at sustained contraction. *J Appl Physiol.* 73: 1211-1217, 1992.

HAMILL J, HOLT KG and MALISZEWSKI AF. Optimal criteria for human locomotion. *Med Sci Sports Exerc.* 25: S126, 1993.

HANNON PR, RASMUSSEN SA and DeROSA CP. Electromyographic patterns during level and inclined treadmill running and their relationship to step cycle measures. *Res Q Exerc Sport.* 56: 334-338, 1985.

HAUSSWIRTH C, BIGARD AX and LE CHEVALIER JM. The Cosmed K4 telemetry system as an accurate device for oxygen uptake measurements during exercise. *Int J Sports Med.* 18: 449-453, 1997.

HAUSSWIRTH C, BRISWALTER J, VALLIER JM, SMITH D and LEPERS R. Evolution of electromyographic signal, running economy, and perceived exertion during different prolonged exercises.

Int J Sports Med. 21: 429-436, 2000.

HILL AV. The mechanism of muscular contraction. *Physiol Rev.* 2: 310-341, 1922.

HILL AV. The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Pro Roy Soc B.* 126: 136-195, 1938.

HILL DK. Tension due to interaction between the sliding filaments in resting striated muscle. The effect of stimulation. *J Physiol.* 199: 637-684, 1968.

HOGBERG P. Length of stride, stride frequency, "flight" period and maximum distance between the feet during running with different speeds. *Arbeitsphysiologie.* 14: 431-436, 1952.

HOLT KG, HAMILL J and ANDRES RO. The force-driven harmonic oscillator as a model for human walking. *Hum Movement Sci.* 9: 55-68, 1990.

HOLT KG, HAMILL J and ANDRES RO. Predicting the minimal energy costs of human walking. *Med Sci Sports Exerc.* 23: 491-498, 1991.

HOLT KJ, JENG SF, RR RR and HAMILL J. Energetic Cost and Stability During Human Walking at the Preferred Stride Velocity. *J Mot Behav.* 27: 164-178, 1995.

HOROWITS R. Passive force generation and titin isoforms in mammalian skeletal muscle. *Biophys J.* 61: 392-398, 1992.

HOWALD H. Training-induced morphological and functional changes in skeletal muscle. *Int J Sports Med.* 3: 1-12, 1982.

HOWLEY ET, BASSETT DR, JR. and WELCH HG. Criteria for maximal oxygen uptake: review and commentary. *Med Sci Sports Exerc.* 27: 1292-1301, 1995.

HOWLEY ET and GLOVER ME. The caloric costs of running and walking one mile for men and women. *Med Sci Sports.* 6: 235-237, 1974.

HUAT OJ, GHISTA DN, BENG NK and JOHN TCC. Optimal stride frequency computed from the double-compound pendulum of the leg, and verified experimentally as the preferred stride

frequency of jogging. *Int J Comput Appl Technol.* 21, 2004.

HULL ML and GONZALEZ H. Bivariate optimization of pedalling rate and crank arm length in cycling. *J Biomech.* 21: 839-849, 1988.

HULL ML and JORGE M. A method for biomechanical analysis of bicycle pedalling. *J Biomech.* 18: 631-644, 1985.

HUXLEY AF and SIMMONS RM. Proposed mechanism of force generation in striated muscle. *Nature.* 233: 533-538, 1971.

- J -

JAMMES Y and BALZAMO E. Changes in afferent and efferent phrenic activities with electrically induced diaphragmatic fatigue. *J Appl Physiol.* 73: 894-902, 1992.

JORGE M and HULL ML. Analysis of EMG measurements during bicycle pedalling. *J Biomech.* 19: 683-694, 1986.

- K -

KANEKO M. Mechanics and energetics in running with special reference to efficiency. *J Biomech.* 23 Suppl 1: 57-63, 1990.

KANEKO M, MATSUMOTO M and FUCHIMOTO T. Optimum step frequency in constant speed running. in *Biomechanics in Sport - X-B.* V. M. Zatsiorsky (Ed.): *Blackwell Publishing*, pp. 803-807, 1987.

KAUTZ SA and HULL ML. A theoretical basis for interpreting the force applied to the pedal in cycling. *J Biomech.* 26: 155-165, 1993.

KELSO JA, HOLT KG, RUBIN P and KUGLER PN. Patterns of human interlimb coordination emerge from the properties of non-linear, limit cycle oscillatory processes: theory and data. *J Mot Behav.* 13: 226-261, 1981.

KENT-BRAUN JA and LE BLANC R. Quantitation of central activation failure during maximal voluntary contractions in humans. *Muscle*

Nerve. 19: 861-869, 1996.

KENT-BRAUN JA, NG AV, DOYLE JW and TOWSE TF. Human skeletal muscle responses vary with age and gender during fatigue due to incremental isometric exercise. *J Appl Physiol* 93: 1813-1823, 2002

KIRTLEY C, WHITTLE MW and JEFFERSON RJ. Influence of walking speed on gait parameters. *J Biomed Eng*. 7: 282-288, 1985.

KLASS M, GUISSARD N and DUCHATEAU J. Limiting mechanisms of force production after repetitive dynamic contractions in human triceps surae. *J Appl Physiol*. 96: 1516-1521; discussion, 2004.

KOMI PV. Mechanical and stretch-shortening cycle in explosive sport. 2° *Forum Européen des Sciences du Sport*: Köln, 1993.

KOMI PV and TESCH P. EMG frequency spectrum, muscle structure, and fatigue during dynamic contractions in man. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol*. 42: 41-50, 1979.

KRAHENBUHL GS, SKINNER JS and KOHRT WM. Developmental aspects of maximal aerobic power in children. *Exerc Sport Sci Rev*. 13: 503-538, 1985.

- L -

LAFORST S, ST-PIERRE DM, CYR J and GAYTON D. Effects of age and regular exercise on muscle strength and endurance. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol*. 60: 104-111, 1990.

LANZA IR, RUSS DW and KENT-BRAUN JA. Age-related enhancement of fatigue resistance is evident in men during both isometric and dynamic tasks. *J Appl Physiol*. 97: 967-975, 2004.

LARISH D, MARTIN PE and MUNGIOLE M. Characteristics patterns of gait in the healthy old. *Ann N Y Acad Sci*. 515: 18-32, 1987.

LARSSON L and KARLSSON J. Isometric and dynamic endurance as a function of age and skeletal muscle characteristics. *Acta Physiol Scand*. 104: 129-136, 1978.

LENNMARKEN C, BERGMAN T, LARSSON J and LARSSON

LE. Skeletal muscle function in man: force, relaxation rate, endurance and contraction time-dependence on sex and age. *Clin Physiol*. 5: 243-255, 1985.

LEPERS R, HAUSSWIRTH C, MAFFIULETTI N, BRISSWALTER J and VAN HOECKE J. Evidence of neuromuscular fatigue after prolonged cycling exercise. *Med Sci Sports Exerc*. 32: 1880-1886, 2000.

LEPERS R, MAFFIULETTI NA, ROCHETTE L, BRUGNIAUX J and MILLET GY. Neuromuscular fatigue during a long-duration cycling exercise. *J Appl Physiol*. 92: 1487-1493, 2002.

LEPERS R, MILLET GY and MAFFIULETTI NA. Effect of cycling cadence on contractile and neural properties of knee extensors. *Med Sci Sports Exerc*. 33: 1882-1888, 2001.

LEVEQUE JM, BRISSWALTER J, BERNARD O and GOUBAULT C. Effect of paddling cadence on time to exhaustion and VO₂ kinetics at the intensity associated with VO₂max in elite white-water kayakers. *Can J Appl Physiol*. 27: 602-611, 2002.

LEXELL J, HENRIKSSON-LARSEN K, WINBLAD B and SJOSTROM M. Distribution of different fiber types in human skeletal muscles: effects of aging studied in whole muscle cross sections. *Muscle Nerve*. 6: 588-595, 1983.

LI L. Neuromuscular control and coordination during cycling. *Res Q Exerc Sport*. 75: 16-22, 2004.

LINDSTROM B, LEXELL J, GERDLE B and DOWNHAM D. Skeletal muscle fatigue and endurance in young and old men and women. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci*. 52: B59-B66, 1997.

LOMBARD WP. The action of two-joint muscles. Review. *Am Phys Educ*. 9: 141-145, 1903.

LUCIA A, HOYOS J, SANTALLA A, PEREZ M and CHICHARRO JL. Kinetics of VO₂ in professional cyclists. *Med Sci Sports Exerc*. 34: 320-325, 2002.

LUCIA A, JOYOS H and CHICHARRO JL. Physiological response to professional road cycling: climbers vs. time trialists. *Int J Sports Med*. 21: 505-512, 2000.

- M -

- MACDOUGALL JD, REDDAN WG, LAYTON CR and DEMPSEY JA.** Effects of metabolic hyperthermia on performance during heavy prolonged exercise. *J Appl Physiol.* 36: 538-544, 1974.
- MACDOUGALL JD, ROCHE PD, BAR-OR O and MOROZ JR.** Maximal aerobic capacity of Canadian schoolchildren: prediction based on age-related oxygen cost of running. *Int J Sports Med.* 4: 194-198, 1983.
- MACINTOSH BR, NEPTUNE RR and HORTON JF.** Cadence, power, and muscle activation in cycle ergometry. *Med Sci Sports Exerc.* 32: 1281-1287, 2000.
- MACINTYRE DL and ROBERTSON DGE.** EMG profiles of the knee muscles during treadmill running. in *Biomechanics in Sport - XI-B.* V. M. Zatsiorsky (Ed.): *Blackwell Publishing*, pp. 680, 1987.
- MACISAAC D, PARKER PA and SCOTT RN.** The short-time Fourier transform and muscle fatigue assessment in dynamic contractions. *J Electromyogr Kinesiol.* 11: 439-449, 2001.
- MAFFIULETTI NA, PENSINI M and MARTIN A.** Activation of human plantar flexor muscles increases after electromyostimulation training. *J Appl Physiol.* 92: 1383-1392, 2002.
- MANN RA and HAGY J.** Biomechanics of walking, running, and sprinting. *Am J Sports Med.* 8: 345-350, 1980.
- MANN RA and HAGY J.** Running, jogging and walking: a comparative electromyographic and biomechanical study. in *The Foot and Ankle.* J. A. Bateman and A. Trott (Eds.) New York: *Thieme-Stratton*, pp. 167-175, 1980.
- MAREY JE.** *Le mouvement.* Paris: *G. Masson*, 1894.
- MARGARIA R.** *Biomechanics and Energetics of Muscular Exercise.* Oxford: *Oxford University Press*, 1976.
- MARSH AP and MARTIN PE.** The association between cycling experience and preferred and most economical cadences. *Med Sci Sports Exerc.* 25: 1269-1274, 1993.
- MARSH AP and MARTIN PE.** The relationship between cadence and lower extremity EMG in cyclists and noncyclists. *Med Sci Sports Exerc.* 27: 217-225, 1995.
- MARSH AP and MARTIN PE.** Effect of cycling experience, aerobic power, and power output on preferred and most economical cycling cadences. *Med Sci Sports Exerc.* 29: 1225-1232, 1997.
- MARSH AP, MARTIN PE and SANDERSON DJ.** Is a joint moment-based cost function associated with preferred cycling cadence? *J Biomech.* 33: 173-180, 2000.
- MARTIN PE, HEISE GD and MORGAN DW.** Interrelationships between mechanical power, energy transfers, and walking and running economy. *Med Sci Sports Exerc.* 25: 508-515, 1993.
- MARTIN PE and MORGAN DW.** Biomechanical considerations for economical walking and running. *Med Sci Sports Exerc.* 24: 467-474, 1992.
- MARTIN V, MILLET GY, LATTIER G and PERROD L.** Effects of recovery modes after knee extensor muscles eccentric contractions. *Med Sci Sports Exerc.* 36: 1907-1915, 2004.
- MARVIN G, SHARMA A, ASTON W, FIELD C, KENDALL MJ and JONES DA.** The effects of buspirone on perceived exertion and time to fatigue in man. *Exp Physiol.* 82: 1057-1060, 1997.
- MCLAUGHLIN JE, KING GA, HOWLEY ET, BASSETT DR, JR. and AINSWORTH BE.** Validation of the COSMED K4 b2 portable metabolic system. *Int J Sports Med.* 22: 280-284, 2001.
- McMAHON TA and CHENG GC.** The mechanics of running: how does stiffness couple with speed? *J Biomech.* 23 Suppl 1: 65-78, 1990.
- MERO A, HAKKINEN K and KAUKANEN H.** Hormonal profile and strength development in young weight lifters. *J Hum Mov Stud.* 16: 255-266, 1989.
- MERTON PA.** Voluntary strength and fatigue. *J*

Physiol. 123: 553-564, 1954.

MESSIER SP, FRANKE WD and REJESKI WJ. Effects of altered Stride lengths on ratings of perceived exertion during running. *Res Q Exerc Sport.* 57: 273-279, 1986.

MILLER D. Biomechanics of running-what should the future hold? *Can J Sport Sci* 3: 229-236, 1978.

MILLET GP, MILLET GY, HOFMANN MD and CANDAU RB. Alterations in running economy and mechanics after maximal cycling in triathletes: influence of performance level. *Int J Sports Med.* 21: 127-132, 2000.

MILLET GY, LEPERS R, MAFFIULETTI NA, BABAUT N, MARTIN V and LATTIER G. Alterations of neuromuscular function after an ultramarathon. *J Appl Physiol.* 92: 486-492, 2002.

MILLET GY, MARTIN V, LATTIER G and BALLAY Y. Mechanisms contributing to knee extensor strength loss after prolonged running exercise. *J Appl Physiol.* 94: 193-198, 2003.

MILLET GY, MILLET GP, LATTIER G, MAFFIULETTI NA and CANDAU R. Alteration of neuromuscular function after a prolonged road cycling race. *Int J Sports Med.* 24: 190-194, 2003.

MILLIRON M and CAVANAGH P. Sagittal Plane Kinematics of the Lower Extremity During Distance Running. in *Biomechanics of Distance Running*. P. Cavanagh (Ed.) Champaign, IL: *Human Kinetics*, pp. 65-97, 1990.

MILNER-BROWN HS and MILLER RG. Muscle membrane excitation and impulse propagation velocity are reduced during muscle fatigue. *Muscle Nerve.* 9: 367-374, 1986.

MORGAN DW, BALDINI FD and MARTIN PE. Day to day stability in running economy and step length among well-trained male runners. *Int J Sports Med.* 8: 242, 1987.

MORGAN DW, MARTIN PE, BALDINI FD and KRAHENBUHL GS. Effects of a prolonged maximal run on running economy and running mechanics. *Med Sci Sports Exerc.* 22: 834-840,

1990.

MORGAN DW, MARTIN PE and KRAHENBUHL GS. Factors affecting running economy. *Sports Med.* 7: 310-330, 1989.

MORGAN DW, STROHMEYER HS, DANIELS JT, BEAUDOIN CC, CRAIB MW, BORDEN RA, GREER PJ and BURLESON CL. Short-term changes in 10-km race pace aerobic demand and gait mechanics following a bout of high-intensity distance running. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 73: 267-272, 1996.

MORITANI T, MURO M, KUJIMA A, GAFFNEY FA and PARSONS D. Electromechanical changes during electrically induced and maximal voluntary contractions: surface and intramuscular EMG responses during sustained maximal voluntary contraction. *Exp Neurol.* 88: 484-499, 1985.

MYERS MJ and STEUDEL K. Effect of limb mass and its distribution on the energetic cost of running. *J Exp Biol.* 116: 363-373, 1985.

- N -

NEPTUNE RR and HERZOG W. The association between negative muscle work and pedaling rate. *J Biomech.* 32: 1021-1026, 1999.

NEPTUNE RR and HULL ML. A theoretical analysis of preferred pedaling rate selection in endurance cycling. *J Biomech.* 32: 409-415, 1999.

NEPTUNE RR, KAUTZ SA and HULL ML. The effect of pedaling rate on coordination in cycling. *J Biomech.* 30: 1051-1058, 1997.

NEWHAM DJ, MILLS KR, QUIGLEY BM and EDWARDS RH. Pain and fatigue after concentric and eccentric muscle contractions. *Clin Sci (Lond).* 64: 55-62, 1983.

NICOL C, KOMI PV and MARCONNET P. Fatigue effects of marathon running on neuromuscular performance II. changes in force, integrated electromyographic activity and endurance capacity. *Scand J Med Sci Sports.* 1: 18-24, 1991.

NILSSON J, THORSTENSSON A and HALBERTSMA J.

Changes in leg movements and muscle activity with speed of locomotion and mode of progression in humans. *Acta Physiol Scand.* 123: 457-475, 1985.

NYBO L. CNS fatigue and prolonged exercise: effect of glucose supplementation. *Med Sci Sports Exerc.* 35: 589-594, 2003.

NYBO L and SECHER NH. Cerebral perturbations provoked by prolonged exercise. *Prog Neurobiol.* 72: 223-261, 2004.

- O -

OBERG T, KARSZNIA A and OBERG K. Basic gait parameters: reference data for normal subjects, 10-79 years of age. *J Rehabil Res Dev.* 30: 210-223, 1993.

OUTREQUIN G. Anatomie fonctionnelle de la posture et de la marche. Paris, 1991.

- P -

PASQUET B, CARPENTIER A, DUCHATEAU J and HAINAUT K. Muscle fatigue during concentric and eccentric contractions. *Muscle Nerve.* 23: 1727-1735, 2000.

PASTENE J, GERMAIN M, ALLEVARO AM, GHARIB C and LACOUR JR. Water balance during and after marathon running. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 73: 49-55, 1996.

PATE RR, MACERA CA, BAILEY SP, BARTOLI WP and POWELL KE. Physiological, anthropometric, and training correlates of running economy. *Med Sci Sports Exerc.* 24: 1128-1133, 1992.

PATTERSON RP and MORENO MI. Bicycle pedalling forces as a function of pedalling rate and power output. *Med Sci Sports Exerc.* 22: 512-516, 1990.

PATTERSON RP, PEARSON JL and FISHER SV. The influence of flywheel weight and pedalling frequency on the biomechanics and physiological responses to bicycle exercise. *Ergonomics.* 26: 659-668, 1983.

PATTON JF and VOGEL JA. Cross-sectional and longitudinal evaluations of an endurance training program. *Med Sci Sports.* 9: 100-103, 1977.

PEELING PD, BISHOP DJ and LANDERS GJ. Effect of swimming intensity on subsequent cycling and overall triathlon performance. *Br J Sports Med.* 39: 960-964; discussion 964, 2005.

PENSINI M, MARTIN A and MAFFIULETTI NA. Central versus peripheral adaptations following eccentric resistance training. *Int J Sports Med.* 23: 567-574, 2002.

PETRAY C and KRAHENBUHL GS. Running training, instruction on running technique and running economy in 10-year-old males. *Res Q Exerc Sport.* 56: 251-255, 1985.

PIERROT-DESEILLIGNY E, PRADAT-DIEHL P and ROBAIN G. Physiopathologie de la spasticité. *Ann Réadaptation Méd Phys.* 36: 309-320, 1993.

PIERRYNOWSKI MR, WINTER DA and NORMAN RW. Transfers of mechanical energy within the total body and mechanical efficiency during treadmill walking. *Ergonomics.* 23: 147-156, 1980.

PLACE N, LEPERS R, DELEY G and MILLET GY. Time course of neuromuscular alterations during a prolonged running exercise. *Med Sci Sports Exerc.* 36: 1347-1356, 2004.

PLACE N, MAFFIULETTI NA, BALLAY Y and LEPERS R. Twitch potentiation is greater after a fatiguing submaximal isometric contraction performed at short vs. long quadriceps muscle length. *J Appl Physiol.* 98: 429-436, 2005.

POOLE DC and RICHARDSON RS. Determinants of oxygen uptake. Implications for exercise testing. *Sports Med.* 24: 308-320, 1997.

POOLE DC, SCHAFFARTZIK W, KNIGHT DR, DERION T, KENNEDY B, GUY HJ, PREDILETTO R and WAGNER PD. Contribution of exercising legs to the slow component of oxygen uptake kinetics in humans. *J Appl Physiol.* 71: 1245-1260, 1991.

PRILUTSKY BI. Muscle coordination: the discussion continues. *Motor Control.* 4: 97-116, 2000.

PRILUTSKY BI and GREGORY RJ. Analysis of muscle coordination strategies in cycling. *IEEE Trans Rehabil Eng.* 8: 362-370, 2000.

PUGH LG. Oxygen intake in track and treadmill running with observations on the effect of air resistance. *J Physiol.* 207: 823-835, 1970.

PUGH LG. The influence of wind resistance in running and walking and the mechanical efficiency of work against horizontal or vertical forces. *J Physiol.* 213: 255-276, 1971.

- R -

RAASCH CC and ZAJAC FE. Locomotor strategy for pedaling: muscle groups and biomechanical functions. *J Neurophysiol.* 82: 515-525, 1999.

RACINAIS S, GIRARD O, MICALLEF JP and PERREY S. Failed excitability of spinal motoneurons induced by prolonged running exercise. *J Neurophysiol.* 97: 596-603, 2007.

RAINOLDI A, MELCHIORRI G and CARUSO I. A method for positioning electrodes during surface EMG recordings in lower limb muscles. *J Neurosci Methods.* 134: 37-43, 2004.

RALSTON HJ. Energy-speed relation and optimal speed during level walking. *Int Z Angew Physiol.* 17: 277-283, 1958.

REDFIELD R and HULL ML. On the relation between joint moments and pedalling rates at constant power in bicycling. *J Biomech.* 19: 317-329, 1986.

REDFIELD R and HULL ML. Prediction of pedal forces in bicycling using optimization methods. *J Biomech.* 19: 523-540, 1986.

ROSE J and GAMBLE GH. Human Walking: *Williams & Wilkins*, 1993.

ROY SH, DE LUCA CJ, SNYDER-MACKLER L, EMLEY MS, CRENSHAW RL and LYONS JP. Fatigue, recovery, and low back pain in varsity rowers. *Med Sci Sports Exerc.* 22: 463-469, 1990.

RYAN MM and GREGOR RJ. EMG profiles of lower extremity muscles during cycling at constant workload and cadence. *Journal of*

Electromyography and Kinesiology. 2: 69-80, 1992.

- S -

SALTIN B and STENBERG J. Circulatory Response to Prolonged Severe Exercise. *J Appl Physiol.* 19: 833-838, 1964.

SANDERSON DJ. The influence of cadence and power output on the biomechanics of force application during steady-rate cycling in competitive and recreational cyclists. *J Sports Sci.* 9: 191-203, 1991.

SANDERSON DJ, HENNIG EM and BLACK AH. The influence of cadence and power output on force application and in-shoe pressure distribution during cycling by competitive and recreational cyclists. *J Sports Sci.* 18: 173-181, 2000.

SARGEANT AJ. Human power output and muscle fatigue. *Int J Sports Med.* 15: 116-121, 1994.

SARGEANT AJ and BEELEN A. Human muscle fatigue in dynamic exercise. in *Neuromuscular Fatigue.* A. J. Sargeant and D. Kernell (Eds.) Amsterdam: *Elsevier*, pp. 81-92, 1993.

SARGEANT AJ and JONES DA. The significance of motor unit variability in sustaining mechanical output of muscle. *Adv Exp Med Biol.* 384: 323-338, 1995.

SARRE G and LEPERS R. Neuromuscular function during prolonged pedalling exercise at different cadences. *Acta Physiol Scand.* 185: 321-328, 2005.

SARRE G, LEPERS R, MAFFIULETTI N, MILLET G and MARTIN A. Influence of cycling cadence on neuromuscular activity of the knee extensors in humans. *Eur J Appl Physiol.* 88: 476-479, 2003.

SCHEUERMANN BW, HOELTING BD, NOBLE ML and BARSTOW TJ. The slow component of O₂ uptake is not accompanied by changes in muscle EMG during repeated bouts of heavy exercise in humans. *J Physiol.* 531: 245-256, 2001.

SEABURY JJ, ADAMS WC and RAMEY MR. Influence

of pedalling rate and power output on energy expenditure during bicycle ergometry. *Ergonomics*. 20: 491-498, 1977.

SHIELD A and ZHOU S. Assessing voluntary muscle activation with the twitch interpolation technique. *Sports Med*. 34: 253-267, 2004.

SHINOHARA M and MORITANI T. Increase in neuromuscular activity and oxygen uptake during heavy exercise. *Ann Physiol Anthropol*. 11: 257-262, 1992.

SHORTEN MR. Muscle elasticity and human performance. *Med Sports Sci*. 25: 1 - 18, 1987.

SIDNEY KH and SHEPHARD RJ. Activity patterns of elderly men and women. *J Gerontol*. 32: 25-32, 1977.

SILER W and MARTIN P. Changes in running pattern during a treadmill run to volitional exhaustion: fast versus slower runners. *Int J Sport Biomech*. 7: 12-28, 1991.

SJODIN B, JACOBS I and SVEDENHAG J. Changes in onset of blood lactate accumulation (OBLA) and muscle enzymes after training at OBLA. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol*. 49: 45-57, 1982.

SLONIGER MA, CURETON KJ, CARRASCO DI, PRIOR BM, ROWE DA and THOMPSON RW. Effect of the slow-component rise in oxygen uptake on $\dot{V}O_{2\max}$. *Med Sci Sports Exerc*. 28: 72-78, 1996.

SLONIGER MA, CURETON KJ, PRIOR BM and EVANS EM. Lower extremity muscle activation during horizontal and uphill running. *J Appl Physiol*. 83: 2073-2079, 1997.

SOULE RG, PANDOLF KB and GOLDMAN RF. Energy expenditure of heavy load carriage. *Ergonomics*. 21: 373-381, 1978.

SUZUKI S, WATANABE S and HOMMA S. EMG activity and kinematics of human cycling movements at different constant velocities. *Brain Res*. 240: 245-258, 1982.

- T -

TAKAISHI T, YAMAMOTO T, ONO T, ITO T and MORITANI T. Neuromuscular, metabolic, and kinetic adaptations for skilled pedaling performance in cyclists. *Med Sci Sports Exerc*. 30: 442-449, 1998.

TAKAISHI T, YASUDA Y and MORITANI T. Neuromuscular fatigue during prolonged pedalling exercise at different pedalling rates. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol*. 69: 154-158, 1994.

TAKAISHI T, YASUDA Y, ONO T and MORITANI T. Optimal pedaling rate estimated from neuromuscular fatigue for cyclists. *Med Sci Sports Exerc*. 28: 1492-1497, 1996.

THYS H. Élasticité et rendement musculaire. *Science et Motricité*. 1: 22-26, 1987.

THYS H, FARAGGIANA T and MARGARIA R. Utilization of muscle elasticity in exercise. *J Appl Physiol*. 32: 491-494, 1972.

TING LH, KAUTZ SA, BROWN DA and ZAJAC FE. Phase reversal of biomechanical functions and muscle activity in backward pedaling. *J Neurophysiol*. 81: 544-551, 1999.

TSCHARNER V. Surface EMG shows distinct populations of muscle activity when measured during sustained sub-maximal exercise. *Eur J Appl Physiol*. 86: 40-47, 2001.

TURCHETTA A, SALERNO T, LUCIDI V, LIBERA F, CUTRERA R and BUSH A. Usefulness of a program of hospital-supervised physical training in patients with cystic fibrosis. *Pediatr Pulmonol*. 38: 115-118, 2004.

- V -

VAN INGEN SCHENAU GJ and CAVANAGH PR. Power equations in endurance sports. *J Biomech*. 23: 865-881, 1990.

VAN INGEN SCHENAU GJ, DORSSERS WM, WELTER TG, BEELEN A, DE GROOT G and JACOBS R. The control of mono-articular muscles in multijoint leg extensions in man. *J Physiol*. 484 (Pt 1): 247-254, 1995.

VERCRUYSSSEN F, HAUSSWIRTH C, SMITH D and BRISSWALTER J. Effect of exercise duration on optimal pedaling rate choice in triathletes. *Can J Appl Physiol.* 26: 44-54, 2001.

VOLLESTAD NK and BLOM PC. Effect of varying exercise intensity on glycogen depletion in human muscle fibres. *Acta Physiol Scand.* 125: 395-405, 1985.

- W -

WAGENAAR RC and BEEK WJ. Hemiplegic gait: a kinematic analysis using walking speed as a basis. *J Biomech.* 25: 1007-1015, 1992.

WAKELING JM, PASCUAL SA, NIGG BM and VON

WANK V, FRICK U and SCHMIDTBLEICHER D. Kinematics and electromyography of lower limb muscles in overground and treadmill running. *Int J Sports Med.* 19: 455-461, 1998.

WASSERMAN K, WHIPP BJ, KOYL SN and BEAVER WL. Anaerobic threshold and respiratory gas exchange during exercise. *J Appl Physiol.* 35: 236-243, 1973.

WEBER EF. Muskelbewegung. *Handwaterbuch der physiologie*, 1846.

WENDT IR and GIBBS CL. Energy production of rat extensor digitorum longus muscle. *Am J Physiol.* 224: 1081-1086, 1973.

WESTERBLAD H, LEE JA, LANNERGREN J and ALLEN DG. Cellular mechanisms of fatigue in skeletal muscle. *Am J Physiol.* 261: C195-209, 1991.

WHIPP BJ and WASSERMAN K. Efficiency of muscular work. *J Appl Physiol.* 26: 644-648, 1969.

WHIPP BJ and WASSERMAN K. Oxygen uptake kinetics for various intensities of constant-load work. *J Appl Physiol.* 33: 351-356, 1972.

WHITTLE MW. Dynamic assessment of knee joint function. *Eng Med.* 15: 71-75, 1986.

WILCOX AR and BULBULIAN R. Changes in running economy relative to VO₂max during a cross-country season. *J Sports Med Phys Fitness.* 24:

321-326, 1984.

WILLIAMS KR. Biomechanics of running. *Exerc Sport Sci Rev.* 13: 389-441, 1985.

WILLIAMS KR. The relationship between mechanical and physiological energy estimates. *Med Sci Sports Exerc.* 17: 317-325, 1985.

WILLIAMS KR and CAVANAGH PR. A model for the calculation of mechanical power during distance running. *J Biomech.* 16: 115-128, 1983.

WILLIAMS KR and CAVANAGH PR. Relationship between distance running mechanics, running economy, and performance. *J Appl Physiol.* 63: 1236-1245, 1987.

WILLIAMS KR, CAVANAGH PR and ZIFF JL. Biomechanical studies of elite female distance runners. *Int J Sports Med.* 8 Suppl 2: 107-118, 1987.

WILLIAMS KR, SNOW R and AGRUSS C. Change in distance running kinematics with fatigue. *Int J Sport Biomech.* 7: 138-162, 1991.

WILLIS WT and JACKMAN MR. Mitochondrial function during heavy exercise. *Med Sci Sports Exerc.* 26: 1347-1353, 1994.

WINTER D. Biomechanics and motor control of human movement. New York: *John Wiley*, 1990.

WINTER DA. A new definition of mechanical work done in human movement. *J Appl Physiol.* 46: 79-83, 1979.

WINTER DA. Knowledge base for diagnostic gait assessments. *Med Prog Technol.* 19: 61-81, 1993.

WOOLFORD SM, WITHERS RT, CRAIG NP, BOURDON PC, STANEF T and MCKENZIE I. Effect of pedal cadence on the accumulated oxygen deficit, maximal aerobic power and blood lactate transition thresholds of high-performance junior endurance cyclists. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 80: 285-291, 1999.

- X -

XU F and RHODES EC. Oxygen uptake kinetics during exercise. *Sports Med.* 27: 313-327, 1999.

- Z -

ZARRUGH MY, TODD FN and RALSTON HJ. Optimization of energy expenditure during level walking. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 33: 293-306, 1974.

ZATSIORSKY VM, WERNER SL and KAIMIN MA. Basic kinematics of walking: Step length and step frequency (a review). *J Sports Med Phys Fitness.* 34: 109-134, 1994.

Résumé – L’objectif de ce travail de thèse est de déterminer l’influence des propriétés musculaires des membres inférieurs sur l’adaptation du patron locomoteur.

Les deux premières études (études n°1 et n°2) analysent la relation entre le niveau de force maximale des muscles extenseurs des membres inférieurs et le choix d’un patron locomoteur lors d’un exercice de pédalage. Nos résultats indiquent que, chez le sujet sain, le patron locomoteur n’est pas affecté par les caractéristiques musculaires. En revanche, les propriétés musculaires modifient la synergie des plans de coopération musculaire ainsi que les critères d’efficacité énergétique ou neuromusculaire de la locomotion.

Les trois études suivantes (3, 4 et 4bis) ont pour objectif de caractériser les effets de différentes altérations musculaires sur un exercice de locomotion. Deux méthodes sont utilisées pour générer ces altérations. La première consiste à induire une fatigue musculaire à partir de deux types de contractions (concentriques vs. excentriques) répétées des membres inférieurs (étude 3). La seconde méthode est comparative, et a pour objectif d’analyser les effets d’un exercice fatigant sur la locomotion dans deux populations dont les caractéristiques musculaires diffèrent (sujets jeunes vs. sujets âgés) (étude 4 et 4bis). Les résultats de l’étude 3 montrent, d’une part, que les altérations musculaires sont directement dépendantes du type de contraction et d’autre part, que ces altérations modifient spécifiquement le patron locomoteur. Les deux dernières études apportent deux résultats originaux. Le premier indique que l’altération des propriétés musculaires après un exercice fatigant est amplifiée lorsque les sujets présentent une déficience musculaire préalable. Le second montre que, quel que soient les caractéristiques de la fonction musculaire, le patron locomoteur est modifié de façon identique à la suite d’un exercice fatigant. Cette modification s’accompagne cependant d’une réorganisation des plans de coopération musculaire spécifique à chaque population.

L’ensemble de ces travaux expérimentaux suggère que les propriétés musculaires des membres inférieurs, altérées ou non, n’influencent pas la cinématique du patron locomoteur. Toutefois, celles-ci semblent déterminer une organisation des synergies musculaires particulière pour produire le mouvement.

Mots-clés : Locomotion – Propriétés musculaires – Patron locomoteur – Altérations musculaires – EMG – Fatigue – Age.

Abstract – The purpose of the present work is to determine the influence of the muscular properties of the lower limbs on the locomotor pattern.

The first studies (studies n°1 and n°2) analyze the relationship between the strength capacity of the lower extremity muscles and the choice of a particular locomotor pattern during cycling. Our results indicate that, on healthy subject, the locomotor pattern is not affected by the muscular characteristics. On the other hand, the muscular properties modify the synergy of the muscle coordination and the criteria of energy and neuromuscular efficiency during locomotion. The three following studies (3, 4 and 4bis) aim to characterize the effects of various muscular alterations on locomotion. Two methods are used to generate these alterations. The first consists to generate a muscular fatigue from two types of repeated lower limbs contractions (concentric vs. eccentric) (Study 3). The second method is comparative, and aims to analyze the effects of a fatiguing exercise on the locomotion in two populations with different muscular properties (young vs. elderly adults) (Studies 4 and 4bis). The results of the study 3 show, on the one hand, that muscular alterations are directly dependent on the type of contraction and, on the other hand, that these alterations specifically modify the locomotor pattern. The two last studies produce two original results. The first result indicates that the alteration of the muscular properties after a fatiguing exercise is potentiated when the subjects have a preliminary muscular insufficiency. The second result shows that, whatever the characteristics of the muscular function, the modification of the locomotor pattern after a fatiguing exercise is always the same. However, this adaptation is accompanied by a reorganization of the muscular cooperation specific to each population. The whole of this experimental work suggests that the muscular properties of the lower limbs, altered or not, do not influence the kinematics of the locomotor pattern. However, they could determine a particular organization of the muscular synergies to produce the movement.

Key words: Locomotion – Muscular properties – Locomotor pattern – Muscular alterations – EMG – Fatigue – Age.