



HAL
open science

Analyse de la performance en trail courte distance : Déterminants physiologiques, spécificité de la solicitation musculaire et stratégies d'optimisation

Sabine Ehrström

► **To cite this version:**

Sabine Ehrström. Analyse de la performance en trail courte distance : Déterminants physiologiques, spécificité de la sollicitation musculaire et stratégies d'optimisation. Physiologie [q-bio.TO]. Université Côte d'Azur, 2020. Français. NNT : 2020COAZ4104 . tel-03187923

HAL Id: tel-03187923

<https://theses.hal.science/tel-03187923v1>

Submitted on 1 Apr 2021

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.

THÈSE DE DOCTORAT

Analyse de la performance en trail courte distance

Déterminants physiologiques, spécificité de la
sollicitation musculaire et stratégies d'optimisation

Sabine EHRSTRÖM

Laboratoire Motricité Humaine Expertise Sport Santé – UPR 6312

Présentée en vue de l'obtention
du grade de docteur en Sciences du
Mouvement Humain
de l'Université Côte d'Azur

Dirigée par : Jean-Benoît MORIN et
Fabrice VERCRUYSEN

Soutenue le : 26 novembre 2020

Devant le jury, composé de :

Christophe HAUTIER, MCU, Université
Claude Bernard Lyon 1, Rapporteur

Nicolas PEYROT, PU, Université du Maine,
Rapporteur

Jean-Benoît MORIN, PU, Université Côte
d'Azur, Directeur de thèse

Fabrice VERCRUYSEN, MCU, Université
de Toulon, Directeur de Thèse

Guillaume MILLET, PU, Université Jean
Monnet Saint-Etienne, Examinateur

Caroline NICOL, MCU, Aix-Marseille
Université, Examinatrice

Remerciements

Je tiens avant tout à remercier Fabrice Vercruyssen et Jean-Benoît Morin pour avoir supervisé ce travail au long cours. Ma thèse a duré bien plus longtemps que prévu et je vous remercie pour toute l'énergie et le temps que vous y avez consacré. Merci Fabrice de m'avoir accompagnée dans les premiers pas de ce travail de thèse, merci pour ces longues heures passées en manip, merci pour les moments de partage à Toulon, à Annecy ou à Dijon, merci pour tes relectures et corrections attentives et exigeantes qui nous ont permis, je crois, d'arriver à des articles pertinents. Merci JB pour le cadre et l'organisation que tu m'as apportés dans ce travail. C'était un honneur et un plaisir de travailler encadrée par le chercheur accompli et passionné de sciences du sport que tu es. Merci à tous les deux pour la belle équipe d'encadrement que vous avez formée, j'ai tant appris à vos côtés ! C'était un plaisir aussi de partager avec vous ce déplacement à l'ECSS de Dublin qui restera gravé dans ma mémoire !

Merci aux rapporteurs de thèse Christophe Hautier et Nicolas Peyrot pour votre lecture attentive, vos remarques ayant permis d'améliorer la qualité de ce manuscrit et les échanges passionnants pendant la soutenance de thèse. Merci Christophe de m'avoir fait découvrir la recherche en M1 et d'avoir accepté d'être mon parrain de thèse. Merci Guillaume Millet et Caroline Nicol pour le temps consacré à l'examen de mon travail. C'était un honneur pour moi d'avoir un jury si compétent et bienveillant, j'espère que les discussions entamées lors de la soutenance pourront se poursuivre à l'avenir !

La recherche ne peut se faire sans financement, c'est pourquoi je tiens aussi à remercier l'Ecole Doctorale des Sciences du Mouvement Humain d'avoir accordé sa confiance à notre projet par l'attribution d'une bourse ministérielle. Merci à l'entreprise Salomon pour sa contribution à deux des études de cette thèse. Les échanges avec vous étaient passionnants. Merci Marlène pour toute l'aide et les connaissances apportées sur l'analyse vibratoire, ainsi que pour ton soutien bienveillant et pour avoir accepté de prendre part à mon comité de suivi de thèse.

Merci aussi à mon laboratoire d'accueil, le LAMHESS. Merci à sa directrice Fabienne D'Arripe-Longueville, qui a tout mon respect et mon admiration. Merci à Stéphanie Bougis qui œuvre dans l'ombre pour tous les aspects administratifs. Merci à tous pour vos sourires, vos mots amicaux, votre bienveillance qui ont entouré ce travail de thèse.

Bien entendu merci à tous les doctorants du LAMHESS. Nous avons pu partager nos moments de découragements comme la joie de voir un de nos articles accepté ! Gilles, Marjolaine, Laura, Guillaume, Hiba, Maxime, Gauthier, Johann, Lisa, Stacey, Meggy, votre curiosité scientifique et votre bonne humeur, au labo, à la plage, en pleine nuit au milieu du Mercantour ou aux journées de l'ED et aux Doctoriales ont rendu ce long chemin bien plus agréable à parcourir ! Je vous souhaite à tous un beau

parcours et j'espère que nos chemins se recroiseront. Un remerciement tout particulier à Marion pour m'avoir fait découvrir les sentiers de la Côte d'Azur et surtout pour tes qualités humaines, je t'attends pour te faire visiter les sentiers du Vercors !

Merci à mes parents pour votre soutien inconditionnel. Merci d'avoir accepté ma réorientation, merci d'avoir été là dans les hauts et surtout les bas, merci de m'avoir accueillie à bras ouverts lors de mon retour à Grenoble et pendant mes longs mois d'attelle et de corset. Vous êtes des modèles de générosité et de courage. Merci mes sœurs pour vos encouragements et votre bienveillance, personne ne me comprend comme vous me comprenez, j'ai tant de chance d'être née là au milieu de vous deux !

Merci à mes tantes, oncles, cousins et cousines, et à mon grand-père d'avoir toujours été positifs et encourageants, bien que le sujet de cette thèse ait pu vous sembler mystérieux !

Merci à la « famille X-BIONIC » pour votre enthousiasme, votre générosité et pour tous ces moments de partage. Un immense merci Manue bien sûr de m'avoir fait découvrir le trail, de m'avoir accordé ta confiance, et pour chacun de tes conseils que je suis à la lettre puisqu'ils se sont toujours avérés bons ! Merci Céline d'être la meilleure des coéquipières de course, merci pour ton intérêt pour l'entraînement et pour nos discussions sans fin sur tous les autres sujets qui nous tiennent à cœur !

Merci à la communauté du trail et à mon club pour toutes ces rencontres sur les courses et en dehors. Vous avez donné un sens et insufflé votre bonne humeur dans ce travail. Merci Sylvain G., toujours partant pour une sortie, toujours positif et de bonne humeur ! Merci Antonio pour tes plans d'entraînements et les discussions passionnantes. Merci Céline L., Marie P., Sylvain R. pour les moments partagés et votre bienveillance tout au long de ce travail. Merci à mes kinés Fabien et Alban de m'avoir accompagnée pendant de longues heures de rééducation, parfois aussi de découragement, qui furent aussi l'occasion de discussions et de réflexions sur ce travail de thèse. Le physique et le mental sont étroitement liés comme vous le savez.

Merci à tous mes collègues de Grenoble et de Valence pour vos encouragements pendant cette (longue) fin de thèse, et aux étudiants pour leur curiosité et leur énergie rafraîchissantes !

Enfin je remercie tous les coureurs qui ont donné de leur temps, de leur énergie et qui se sont pliés avec courage à l'exigence de nos protocoles. Sans vous ce travail n'aurait jamais été possible. Nous garderons toujours en mémoire Brice qui nous a quittés beaucoup trop tôt.

*A mon grand-père paternel Carl-Éric Ehrström,
Ton insatiable curiosité, ta bienveillance et ton regard bleu pétillant m'accompagnent à jamais*

Publications et communications dans le cadre du travail de thèse

Publications dans des revues internationales à comité de lecture

Premier auteur

- **Short Trail Running Race: Beyond the Classic Model for Endurance Running Performance.** Ehrström S, Tartaruga MP, Easthope CS, Brisswalter J, Morin JB, Vercruyssen F. Med Sci Sports Exerc. 2018 Mar; 50(3):580-588
- **Acute and Delayed Neuromuscular Alterations Induced by Downhill Running in Trained Trail Runners: Beneficial Effects of High-Pressure Compression Garments.** Ehrstrom S, Gruet M, Giandolini M, Chapuis S, Morin J-B, Vercruyssen F (2018) Front. Physiol. 2018 Nov; 9:1627.

Co-auteur

- **Compression Garments, Muscle Contractile Function, and Economy in Trail Runners.** Vercruyssen F, Gruet M, Colson SS, Ehrstrom S, Brisswalter J. Int J Sports Physiol Perform. 2017 Jan; 12(1):62-68.

Communications scientifiques

Communications orales

- **Facteurs physiologiques de la performance en trail courte distance.** Colloque sur l'approche scientifique du trail running de courte distance, Université de Toulon, avril 2016
- **Acute and delayed effects of wearing Compression Garments during Downhill Running on neuromuscular function, perceived muscle soreness and explosive strength in highly trained trail runners.** ECSS Dublin, 4 juillet 2018

Poster

- **Short trail running race: beyond the classic model for endurance running performance.** 3^{ème} Journée de l'Ecole Doctorale Sciences du mouvement humain - ED 463, 2 juin 2017
- **Short trail running race: beyond the classic model for endurance running performance.** Poster à l'ACAPS 2017 (Dijon), primé « jeune chercheur ». Voir partie « Annexes »

Formation pour les acteurs du monde sportif

- **Fatigue musculaire en Trail, physiologie et stratégies d'entraînement.** Intervention dans le cadre de la formation « Préparation au trail running » mise en place par l'Université Catholique de Louvain à destination des professionnels en relation avec les sportifs (coachs, kinésithérapeutes, préparateurs physiques)

Communication orale à visée de diffusion scientifique au monde sportif

- **Préparation musculaire au trail.** Salon de l'UT4M Grenoble août 2018 (intervention en duo avec le Coach Sébastien Cornette)

- **Fatigue musculaire en Trail, physiologie et stratégies d'entraînement.** Festitrail d'Autrans décembre 2018

Articles de diffusion scientifique au monde sportif

- **Préparation musculaire au trail, que dit la science ?** Revue AEFA n°8 - 4e trimestre 2017. *Voir partie « Annexes »*
- **Que nous apprend la recherche ?** Guide entraînement trail 2018 édité par le magazine Trail Endurance Mag. *Voir partie « Annexes »*

Table des matières

Remerciements	2
Publications et communications dans le cadre du travail de thèse	4
Publications dans des revues internationales à comité de lecture	4
Communications scientifiques	4
Formation pour les acteurs du monde sportif	4
Communication orale à visée de diffusion scientifique au monde sportif	4
Articles de diffusion scientifique au monde sportif	5
Liste des abréviations utilisées.....	10
Partie 1 : Introduction	12
1. Définition et classification des courses de trail	12
1.1. Définition	12
1.2. Classification des courses de trail.....	12
2. Déterminants physiologiques et biomécaniques de la performance en trail courte distance (≤ format S).....	16
2.1. Déterminants physiologiques de la performance	16
2.1.1. Déterminants de la performance en endurance	16
2.1.2. Course sur route et Trail Running : points communs et différences.....	28
2.1.3. Déterminants de la performance en Trail running.....	37
2.2. Spécificités biomécaniques du trail et conséquences sur le coût énergétique	58
2.2.1. Course sur terrain plat.....	58
2.2.2. Parties descendantes.....	67
2.2.3. Parties ascendantes.....	72
3. Fatigue neuromusculaire et performance en Trail running	76
3.1. Caractérisation de la fatigue neuromusculaire	76
3.1.1. Définitions et étiologie	76
3.1.2. Fatigue neuromusculaire et courses d'endurance	82
3.1.3. Conséquence de la fatigue neuromusculaire sur l'économie de course	84
3.2. Fatigue neuromusculaire spécifique à la sollicitation musculaire en trail	86

3.2.1.	Fatigue neuromusculaire spécifique à la course en montée	88
3.2.2.	Fatigue neuromusculaire spécifique à la course en descente	89
3.3.	Exercice excentrique et dommages musculaires	91
3.3.1.	Mécanismes des dommages musculaires induits par l'exercice excentrique.....	91
3.3.2.	Les indicateurs des dommages musculaires induits par l'exercice excentrique et leur cinétique de récupération	96
3.3.3.	Conséquences des dommages musculaires sur le coût énergétique.....	99
3.3.4.	Adaptation à l'exercice excentrique : "repeated bout effect ».....	102
4.	Vibrations des tissus mous et compression musculaire.....	104
4.1.	Interactions entre vibrations des tissus mous et fatigue neuromusculaire en course d'endurance	104
4.2.	Spécificités de la course en descente.....	109
4.3.	Vibrations des tissus mous et port de textiles compressifs en course à pied.....	110
4.3.1.	Rôle mécanique du port de textiles compressifs lors de la course en descente et conséquences sur les réponses neuromusculaires	110
4.3.2.	Effets du port de textiles compressifs pendant l'effort sur les réponses physiologiques et la performance	112
Partie 2 : Problématiques de thèse		114
Partie 3 : Méthodologie.....		116
1.	Sujets	116
2.	Analyse des paramètres cardio-respiratoires	116
2.1.	Consommation maximale d'oxygène, vitesse associée et seuil ventilatoire	116
2.2.	Fréquence cardiaque.....	117
2.3.	Calcul de l'économie de course.....	117
3.	Evaluation de la force	118
3.1.	Force maximale volontaire concentrique et excentrique	118
3.2.	Indice de fatigue - endurance musculaire	119
3.3.	Puissance d'extension des membres inférieurs	120
3.4.	Mesure de forces et évaluation de la fonction neuromusculaire	122
3.5.	Mesures subjectives	125

Perception de l'effort	125
Douleurs musculaires immédiates et retardées (DOMS).....	125
3.6. Evaluation du patron de foulée.....	126
3.7. Mesure des vibrations des tissus mous : utilisation de l'accélérométrie.....	126
3.8. Caractéristiques des textiles de compression	127
Partie 4 : facteurs de performance en trail courte distance	128
Partie 5 : trail courte distance et port de textile compressif	140
Partie 6 : course en descente et port de textile compressif	151
Partie 7 : discussion générale.....	176
7.1. Facteurs de performance en trail courte distance.....	176
7.1.1. Contribution de la performance en montée et en descente à la performance finale	179
7.1.2. Intensité de l'effort soutenue pendant un trail courte distance.....	181
7.2. Intérêt du port de textile de compression à l'effort pour la performance	183
7.2.1. Effets immédiats du port de textile de compression à l'effort	184
7.2.2. Effets du port de textile de compression pendant l'effort sur la phase de récupération	190
7.3. Limites des études et perspectives	193
7.3.1. Limites méthodologiques	193
7.3.2. Limites potentielles du port de textile compressif dans le processus d'entraînement	194
Conclusion et applications pratiques	195
Bibliographie.....	198
Annexes : articles de diffusion scientifique au monde sportif.....	241
Préparation musculaire au trail, que dit la science ? Revue AEFA n°228 - 4 ^e trimestre 2017.....	241
« Que nous apprend la recherche ? » Guide entraînement trail 2018 du magazine Trail Endurance	244
Mag.....	244
Poster ACAPS 2017 (Dijon), prix du jeune chercheur.....	253
Résumé – Abstract	254

Liste des abréviations utilisées

A_r : accélération résultante

ATP : Adénosine Tri Phosphate

CED : Cycle Etirement-Détente

CEP : Composante Elastique Parallèle

CES : Composante Elastique en Série

CGs : Textile de compression (*Compression Garments*)

CMJ : Saut précédé d'une flexion de genou (*Countermovement Jump*)

CO₂ : Dioxyde de carbone

CON : condition contrôle (textile non compressif)

Couplage E-C : Couplage excitation – contraction

DHR : course en descente (*Down Hill Run*)

DOMS : Douleurs musculaires retardées ou *Delayed Onset Muscle Soreness*

EC : Economie de course

EG : Muscles Extenseurs du Genou

EM : Endurance musculaire

EMG : Activité électromyographique

EMGi : Intégration du signal électromyographique sur un temps donné

FC : Fréquence Cardiaque

F_{max} : Force maximale de réaction au sol

FMV : Force Maximale Volontaire isométrique

FMV_{Con} : Force maximale volontaire concentrique

FMV_{Ecc} : Force maximale volontaire excentrique

FP : Muscles Fléchisseurs Plantaires

FVO_{2max} : Fraction d'utilisation de VO_{2max}

H⁺ : Ion hydrogène ou proton

H₂O : Eau

HCO³⁻ : Ions bicarbonate

IF : Indice de fatigue

ITRA : International Trail-Running Association

k_{joint} : Raideur articulaire

k_{leg} : Raideur du membre inférieur (« *leg stiffness* ») ou k_{leg})

k_{MT} : Raideur des systèmes musculo-tendineux

k_{mus} : Raideur musculaire

k_{tend} : Raideur tendineuse

k_{vert} : Raideur verticale (« *vertical stiffness* »)

Liste des abréviations utilisées, par ordre alphabétique :

O₂ : Oxygène

QR : Quotient Respiratoire

RBE : *Repeated Bout Effect*

RMS : *Root Mean Square* : racine carrée de la variance d'un signal sur un temps donné

RMS_{Ar} : Racine des carrés moyens de l'accélération résultante

RPE : Perception de l'effort (*rating of perceived exertion*)

SIA : Seuil Individuel Anaérobie

SL : Seuil d'accumulation des ions lactates

SV : Seuil Ventilatoire

SWC : *Smallest Worthwhile Change* : littéralement, « le plus petit changement notable »

t_a : temps aérien de la foulée

t_c : temps de contact au sol de la foulée

Tlim : Temps limite

VCO₂ : Débit de dioxyde de carbone produit

VE : Ventilation pulmonaire

VO₂ : Débit d'oxygène consommé

VO_{2max} : Consommation maximale d'oxygène

VMA : Vitesse Maximale Aérobie

vVO_{2max} : Vitesse associée à la consommation maximale d'oxygène

Partie 1 : Introduction

1. Définition et classification des courses de trail

1.1. Définition

Le “Trail Running” (littéralement : course sur sentiers) est une discipline issue de la course en montagne définie par l’ITRA (International Trail-Running Association) comme « une compétition pédestre ouverte à tous, dans un environnement naturel (montagne, désert, forêt, plaine...) avec le moins possible de routes cimentées ou goudronnées (qui ne devraient pas excéder 20% de la distance totale). Le terrain peut varier (routes de terre, chemins forestiers, sentiers monotraces...) et le parcours doit être correctement marqué (*i.e.* permettant aux coureurs de recevoir une information suffisante pour effectuer le parcours sans se perdre). La course est idéalement – mais pas nécessairement – en semi-autosuffisance ou en autosuffisance (*i.e.* autonomie du coureur entre les points de ravitaillement) et se déroule dans le respect de l’éthique sportive, de la loyauté, de la solidarité et de l’environnement.

1.2. Classification des courses de trail

Pour tenir compte à la fois de la distance à parcourir et du dénivelé, la classification des courses se base sur la notion du « km-effort », calculé en additionnant la distance (en km) et le centième du dénivelé positif (en m). Les limites entre les catégories de trail ont été définies de manière à ce que ces dernières reflètent au mieux l’effort qu’auront à fournir les athlètes sur une course. Cette nouvelle classification, mise en application en mars 2018, compte sept catégories de courses de trail allant du XXS au XXL (Tableau 1).

Tableau 1 : Les sept catégories de courses de Trail définies par l’ITRA. (*) Temps estimé pour un vainqueur de niveau international (Indice de Performance ITRA d’au moins 830). Le temps du gagnant est approximatif : il ne correspond pas à un temps précis que doit mettre le vainqueur pour finir la course. Il s’agit plus d’une indication.

Catégorie	Points ITRA	Km-effort	Temps approximatif du gagnant (*)
XXS	0	0-24	1h – 1h30
XS	1	25-44	1h30 - 2h30
S	2	45-74	2h30 - 5h
M	3	75-114	5h - 8h
L	4	115-154	8h - 12h
XL	5	155-209	12h - 17h
XXL	6	>=210	> 17h

Les distances représentatives de ce travail de thèse correspondent aux courses de catégories allant de XXS jusqu'à S, au terme générique de "trail", dont la durée d'effort est généralement comprise entre 1,5 et 5h pour les meilleurs athlètes, selon la distance totale et le dénivelé cumulé, la technicité du terrain, l'altitude, et les conditions météorologiques.

L'indice de performance ITRA permet de comparer le niveau de vitesse des coureurs de trail au niveau international, entre des athlètes qui peuvent n'avoir jamais pris part à une même compétition. Cet indice correspond au potentiel de vitesse de chaque coureur sur une échelle de 1000 points. Cette valeur obtenue est appelée « cote ». Le calcul de chaque cote pour un coureur donné est appliqué sur chaque course et reste strictement indépendant des catégories. C'est un seul et même algorithme qui est utilisé, quel que soit le coureur (premier ou dernier) et quelle que soit la course (longue ou courte, technique ou roulante). Le classement du coureur lors de chaque événement n'est absolument pas pris en compte dans le calcul d'une cote. L'indice de performance est régulièrement mis à jour, lorsque le coureur participe à des courses qui sont renseignées sur le calendrier de l'ITRA et dont les résultats sont déposés par l'organisateur. Il permet de classer les coureurs selon leur niveau (tableau 2).

Tableau 2 : Classification du niveau des coureurs selon leur indice de performance ITRA (classification en cours d'ajustement par l'ITRA).

Hommes				Femmes			
> 900	AAA	ELITE 1	Niveau International	> 800	AAA	ELITE 1	Niveau International
> 850	AA	ELITE 2		> 750	AA	ELITE 2	
> 800	A	ELITE 3		> 700	A	ELITE 3	
> 750	BBB	EXPERT 1	Niveau National	> 650	BBB	EXPERTE 1	Niveau National
> 700	BB	EXPERT 2		> 600	BB	EXPERTE 2	
> 650	B	EXPERT 3		> 550	B	EXPERTE 3	
> 600	CCC	AVANCÉ 1		> 500	CCC	AVANCÉE 1	
> 550	CC	AVANCÉ 2		> 450	CC	AVANCÉE 2	
> 500	C	AVANCÉ 3		> 400	C	AVANCÉE 3	
> 450	DDD	INTERMÉDIAIRE 1		> 350	DDD	INTERMÉDIAIRE 1	
> 400	DD	INTERMÉDIAIRE 2		> 300	DD	INTERMÉDIAIRE 2	
> 350	D	INTERMÉDIAIRE 3		> 250	D	INTERMÉDIAIRE 3	
< 350	E	DÉBUTANT		< 250	E	DÉBUTANTE	

Avec l'essor de la pratique du trail ces dernières décennies, l'intérêt des chercheurs travaillant sur les thématiques concernant les sports d'endurance s'est aussi tourné vers cette discipline. Le nombre de publications comportant le mot clé « *trail running* » a suivi une augmentation exponentielle depuis le début des années 2000 (figure 1).

Le tableau 3 présente un tour d’horizon des publications dans des revues scientifiques indexées par thématique et par année concernant le trail et l’ultra trail. La recherche sur le site NCBI Pubmed des mots clés: "trail running" ou "mountain running" ou "mountain ultra marathon" puis l’examen de chaque entrée donnent au total 112 articles qui ont porté de 2001 à 2018 sur le trail ou l’ultra-trail au travers de différentes thématiques.

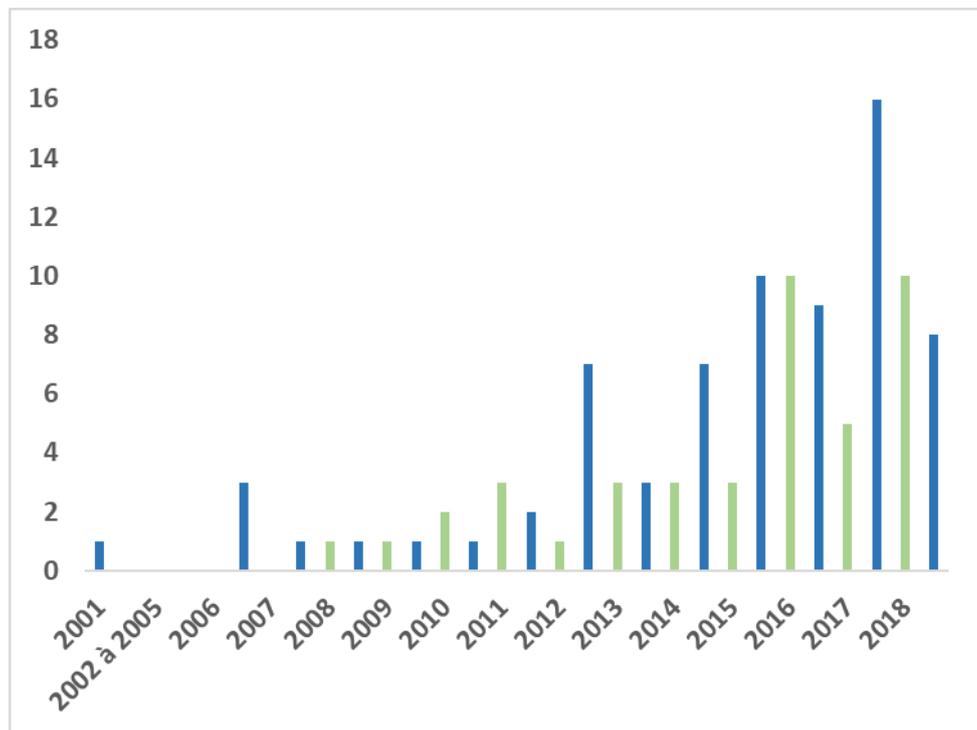


Figure 1 : Nombre de publications dans des revues scientifiques indexées par année concernant le trail et l’ultra trail. Les histogrammes verts représentent les publications concernant le trail et les bleus l’ultra-trail.

Si les données de la littérature ont surtout décrit le modèle de l'ultra-trail, à ce jour le spectre d'études est beaucoup plus large dans la compréhension du trail, notamment en s'intéressant à l'identification des facteurs de la performance relatifs à des formats de course plus courts (*i.e.* \leq format S) (Giovanelli et al., 2016; Lazzer et al., 2015; Rodríguez-Marroyo et al., 2018; Scheer et al., 2018a).

2. Déterminants physiologiques et biomécaniques de la performance en trail courte distance (\leq format S)

2.1. Déterminants physiologiques de la performance

2.1.1. Déterminants de la performance en endurance

Comme pour toute épreuve d'endurance, la performance en trail nécessite de « rallier » le départ et l'arrivée le plus rapidement possible. Bien que trail et course sur route traditionnelle diffèrent par divers aspects qui seront détaillés à travers le document de thèse, la durée d'une épreuve de trail XS ou S est comparable à celle d'épreuves de course sur route traditionnelle comme le semi-marathon ou le marathon (1h à 5h selon le niveau de pratique). L'identification des déterminants de la performance lors de ces épreuves de course traditionnelle a fait l'objet de nombreuses publications depuis les années 70, incluant la consommation maximale d'oxygène (VO_{2max}), l'économie de course (EC), la fraction d'utilisation de VO_{2max} (FVO_{2max}), étroitement liée au seuil d'accumulation des ions lactates (SL) pour une vitesse sous-maximale. Ainsi, dans ces activités de course traditionnelle (Figure 2), la performance ou la vitesse maximale de déplacement dépend de la grandeur de VO_{2max} mais surtout de la capacité du sujet à solliciter la plus grande fraction d'utilisation de VO_{2max} (FVO_{2max}) tout en dépensant la plus petite quantité d'énergie métabolique par unité de distance parcourue (EC) (di Prampero et al., 1986; McLaughlin et al., 2010).

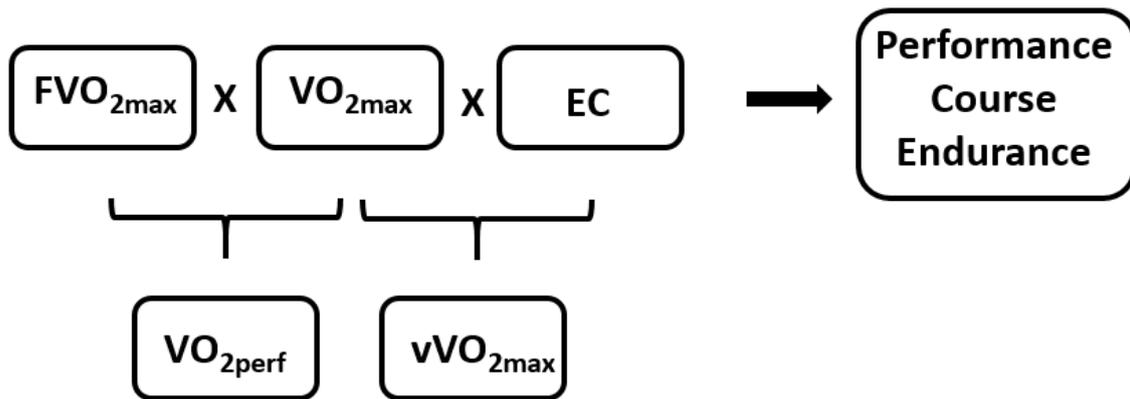


Figure 2 : Modélisation de la performance en course d'endurance traditionnelle à partir de trois variables physiologiques. (Adapté de McLaughlin et al., 2010). *FVO_{2max}* : Fraction d'utilisation de *VO_{2max}*; *VO_{2max}* : Consommation maximale d'oxygène; *EC* : Economie de course; *VO_{2perf}* : Consommation d'oxygène moyenne maintenue au cours de l'épreuve; *vVO_{2max}* : Vitesse associée à la consommation maximale d'oxygène.

2.1.1.1. La consommation maximale d'oxygène

L'indicateur VO_{2max} est un débit correspondant à la quantité maximale d'oxygène (O_2) que le corps est capable de prélever dans l'environnement puis d'utiliser par unité de temps dans la synthèse d'Adénosine Tri Phosphate (ATP) par la voie oxydative mitochondriale (Bassett et Howley, 2000). Autrement dit, la molécule d' O_2 prélevée au niveau pulmonaire est ensuite transportée par le système cardiovasculaire vers les tissus systémiques et utilisée pour la resynthèse d'ATP par les cellules musculaires. La resynthèse d'ATP étant très majoritairement d'origine aérobie lors des épreuves d'endurance au-delà du 10 000m (Newsholme et al., 1992), la consommation d'oxygène (VO_2) peut être utilisée pour déterminer indirectement la dépense énergétique du sujet au cours de l'exercice. La valeur de VO_2 peut être exprimée en valeur absolue ($ml \cdot min^{-1}$) ou en valeur relative à la masse du corps ($ml \cdot min^{-1} \cdot kg^{-1}$), afin de comparer des sportifs de masses (et donc de masse musculaire) différentes. La VO_2 mesurée à l'étage pulmonaire (*i.e.* au niveau de la bouche) dépend (*i*) de la capacité de diffusion pulmonaire, (*iii*) du débit cardiaque maximal, (*iii*) de la capacité de transport de l'oxygène par le sang et (*iv*) de la capacité des tissus irrigués à extraire l'oxygène du sang (figure 3). Dans des conditions normoxiques et en l'absence de pathologie respiratoire, le facteur limitant principal de VO_{2max} est la capacité du système cardiorespiratoire (*i.e.* cœur, poumons et circulation sanguine) (Bassett et Howley, 2000). Néanmoins lors de courses en montagne, les capacités ventilatoires prendront de l'importance avec l'augmentation de l'altitude. Les caractéristiques musculaires de l'individu auront

quant à elles une importance prépondérante sur la capacité à maintenir une fraction élevée de VO_{2max} tout au long de l'épreuve.

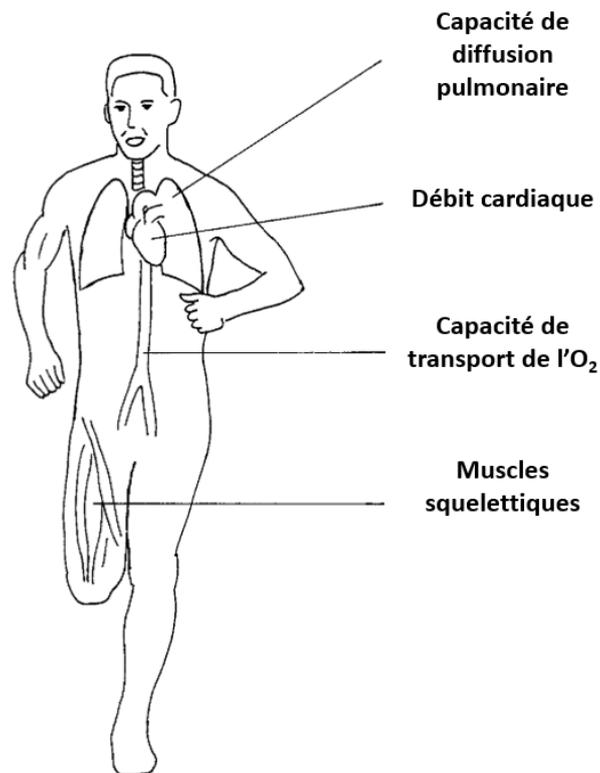


Figure 3 : Synthèse schématique des facteurs physiologiques susceptibles de limiter la consommation maximale d'oxygène à l'exercice chez l'homme. (Adapté de Bassett and Howley, 2000).

2.1.1.2. La fraction d'utilisation de la consommation maximale d'oxygène

Pour être performant lors d'une épreuve d'endurance, il est nécessaire de maintenir une intensité élevée tout au long de la course. Par conséquent, une FVO_{2max} élevée maintenue tout au long de la course est un facteur essentiel pour déterminer la quantité d'énergie disponible et nécessaire au maintien d'une sollicitation musculaire intense pendant une durée donnée (Costill et al., 1973). En effet, la combinaison des facteurs VO_{2max} et FVO_{2max} permet de définir la consommation d'oxygène moyenne maintenue au cours de l'épreuve (VO_{2perf}) (figure 2). Si VO_{2max} est un paramètre difficile à améliorer chez le sportif d'endurance entraîné, la capacité à maintenir un pourcentage élevé de VO_{2max} dans le temps permet au coureur de progresser tout au long de sa carrière (Bassett et Howley, 2000; Jones, 2006). Cette progression avec l'entraînement en endurance est notamment permise par une

augmentation de la densité mitochondriale et du nombre de fibres musculaires oxydatives impliquées dans l'activité, ce qui réduit la production d'acide lactique à une intensité sous-maximale, qui au pH cellulaire est hydrolysé en lactate et proton (H^+) (Bassett and Howley, 2000; Coyle et al., 2017). Lors d'un effort en endurance, l'accumulation d'ions H^+ doit être limitée pour réduire l'acidose métabolique et maintenir l'intensité de l'effort requise (Bassett and Howley, 2000; Wasserman, 1986). Par conséquent, l'indicateur FVO_{2max} est étroitement lié au SL de l'athlète (Coyle, 1995; Joyner and Coyle, 2008). Dans ce contexte, l'indicateur SL peut être associé à l'intensité d'exercice au-delà de laquelle la concentration de lactate dans le sang augmente fortement avec l'intensité de l'exercice (Wasserman, 1986). Les ions H^+ en excès sont tamponnés par les ions bicarbonate HCO_3^- , aboutissant à la production d'eau (H_2O) et de dioxyde de carbone (CO_2). L'atteinte du SL est caractérisée par une augmentation exponentielle et disproportionnée de la ventilation par rapport à la production de CO_2 , on parle alors de seuil ventilatoire (Wasserman et al., 1973a).

2.1.1.3. L'économie de course

Définition et facteurs déterminants

La capacité de l'individu à convertir l'énergie métabolique en vitesse de déplacement est exprimée par l'économie de course (EC) (Ingen Schenau et Cavanagh, 1990). Ainsi un coureur plus « économique » pourra produire une vitesse de déplacement plus importante tout en minimisant la dépense d'énergie métabolique (*i.e.* VO_2 minimale). L'indicateur « EC » est généralement défini comme la demande en énergie pour une vitesse de course sous-maximale donnée et peut être exprimée par la VO_2 à une vitesse donnée, rapportée au poids du coureur, en fonction de la distance parcourue ($mlO_2 \cdot kg^{-1} \cdot m^{-1}$) (Barnes and Kilding, 2014). L'EC peut être améliorée par le processus de l'entraînement tout au long de la carrière d'un athlète de haut niveau (Jones, 2006) et constitue un facteur primordial de la performance à haut-niveau de pratique en course d'endurance traditionnelle (Conley and Krahenbuhl, 1980; Lucia et al., 2008; Wilber and Pitsiladis, 2016). Par exemple, Zersenay Tadesse, qui détient la deuxième meilleure performance mondiale sur semi-marathon en 58min 23s (2010), a une EC de $0,150 ml \cdot kg^{-1} \cdot m^{-1}$ (mesurée aux allures de 3min 09s et 2min 51s par km), alors que l'EC de coureurs élite espagnols a été évaluée à $0,211 ml \cdot kg^{-1} \cdot m^{-1}$ en moyenne (mesurée à l'allure de 3min 09s par km) (Lucia et al., 2008). D'un point de vue méthodologique, comme l'équivalent énergétique de l'oxygène varie de 4,7 à 5,0 $kcal \cdot lO_2^{-1}$ en fonction de la proportion de lipides et de glucides utilisés comme substrats énergétiques, la mesure du quotient respiratoire (QR) permet de calculer de façon plus précise l'EC en $J \cdot kg^{-1} \cdot m^{-1}$ ou en $kcal \cdot kg^{-1} \cdot km^{-1}$ (Fletcher et al., 2009). Cette unité de mesure est d'autant plus pertinente que la durée de l'exercice augmente et que le type de

substrat utilisé se modifie dans le temps (Vernillo et al., 2017). L'EC est un paramètre de performance multifactoriel et dépend de l'efficacité des systèmes métabolique, cardio-pulmonaire, biomécanique et neuromusculaire (Barnes and Kilding, 2015). L'efficacité métabolique correspond à l'optimisation de la conversion de l'énergie chimique en énergie mécanique, l'énergie non convertie en énergie mécanique étant dissipée sous forme de chaleur (Ingen Schenau and Cavanagh, 1990). L'optimisation de l'efficacité métabolique nécessite de minimiser le travail engendré par la captation, le transport et l'utilisation de l'oxygène. Enfin, la production et l'utilisation optimales de l'énergie mécanique est dépendante des interactions entre le système neural et le système musculo-squelettique permettant l'optimisation du recrutement et du niveau d'activation mais également, des phénomènes de co-activation musculaires se traduisant par la production d'une foulée efficace (Kyröläinen et al., 2001). Le travail nécessaire pour élever et accélérer le centre de masse par rapport à l'environnement requiert l'application d'une force à l'extérieur du corps et est donc appelé « travail mécanique externe ». En revanche, le travail nécessaire pour accélérer les membres inférieurs et supérieurs par rapport au centre de masse est effectué en grande majorité, mais pas exclusivement, par des forces appliquées à l'intérieur même du corps et est donc appelé « travail mécanique interne » (Willems et al., 1995). En effet, le travail mécanique interne est aussi affecté par l'effet des mouvements verticaux égaux et opposés des membres contre la gravité et par les changements de vitesse du centre de masse (Willems et al., 1995). On peut cependant considérer que le travail total est égal à la somme des valeurs absolues des travaux mécaniques interne et externe (Willems et al., 1995). Dans ce cadre, l'évolution de la biomécanique de foulée et du travail mécanique total au cours de l'exercice peut contribuer à la variabilité intra-individuelle de l'économie de course (Komi, 2000; Lazzer et al., 2015). L'anthropométrie, le patron de foulée et d'autres facteurs cinématiques et cinétiques affectent le comportement biomécanique et, par conséquent, l'EC (Barnes and Kilding, 2015; Saunders et al., 2004).

Dans une revue de synthèse récente, Barnes et Kilding (2014) ont mis en évidence que L'EC était liée à de multiples facteurs environnementaux et génétiques, mais aussi à des facteurs pouvant être améliorés par l'entraînement (figure 4). En trail, la variabilité du terrain, la pente et les conditions propres aux sports de montagne (température, altitude, vent) auront un impact important et parfois difficile à mesurer sur l'EC. Ces spécificités seront abordées dans le chapitre suivant.

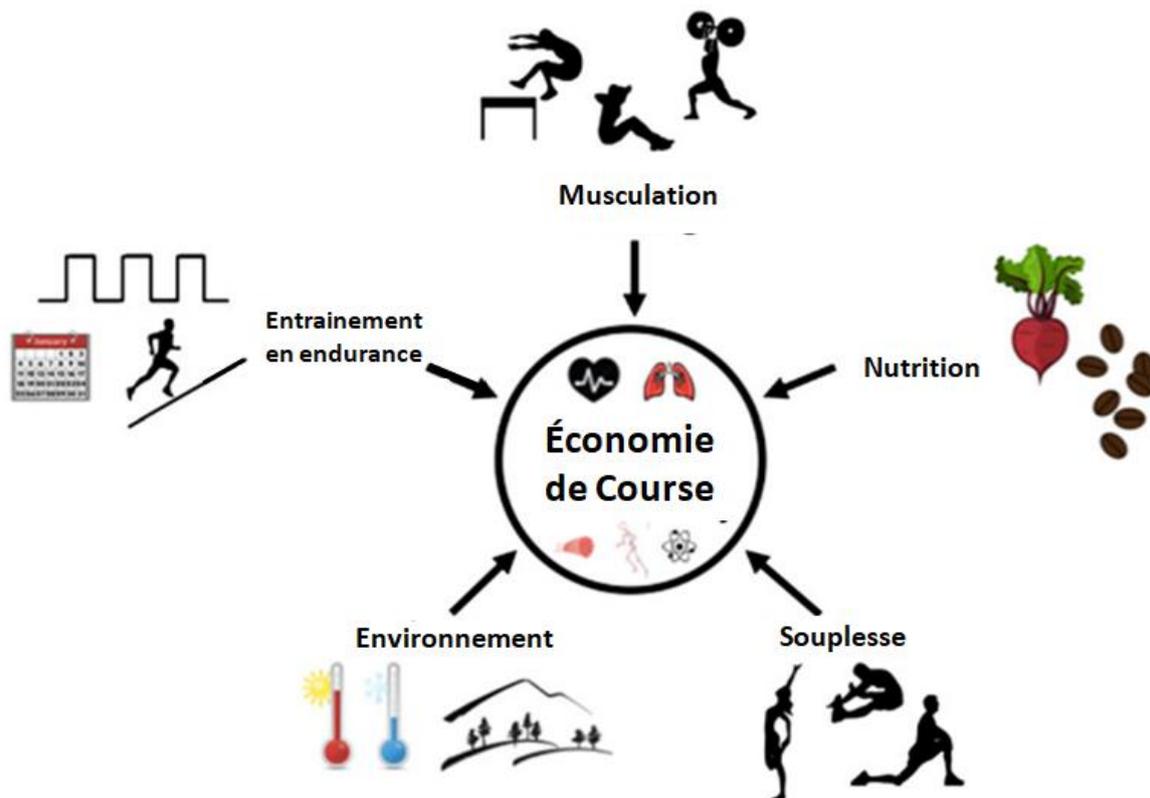


Figure 4 : Représentation schématique des stratégies d'amélioration de l'économie de course.
(Adapté de Barnes and Kilding, 2014).

Les facteurs biomécaniques influençant l'EC ont une part héréditaire et une part modifiable par des mécanismes d'adaptation à l'entraînement. Plusieurs études se sont intéressées aux facteurs anthropométriques de la performance chez des coureurs d'endurance kenyans, qui dominent la course de fond depuis quelques décennies (Larsen and Sheel, 2015). Parmi ces facteurs, la longueur du tendon d'Achille supérieure des coureurs élités kenyans permettrait un stockage et une restitution importante de l'énergie élastique et une réduction de la fatigue, ce qui contribue de manière significative à l'amélioration l'EC et des performances (Tawa and Louw, 2018). Bien que moins consensuels, d'autres paramètres anthropologiques semblent liés à une meilleure EC, incluant une faible masse corporelle, un faible indice de masse corporelle ($IMC = \text{poids (kg)} \cdot \text{taille}^{-2} (\text{m}^{-2})$), des membres inférieurs longs et fins et une distribution proximale des masses (Tawa and Louw, 2018). Sur la base d'études descriptives, les caractéristiques cinétiques (*i.e.* faibles forces de réaction au sol verticales et antéro-postérieures pour une vitesse de course donnée) et cinématiques de leur foulée (*i.e.* faible oscillation verticale du centre de masse, flexion importante du genou lors du retour aérien, ouverture de la hanche et flexion plantaire rapide et de faible angulation lors de la poussée) semblent favoriser une meilleure EC.

Cependant, la difficulté de l'isolation des variables les unes par rapport aux autres et l'intervention de facteurs non modifiables rendent difficile la détermination et la prescription d'une technique de course économique généralisable à tous les coureurs (Moore, 2016; Tawa and Louw, 2018).

Si l'on s'intéresse aux facteurs biomécaniques modifiables pour améliorer l'EC, Folland et al. (2017) montrent à partir d'une analyse de régression multiple sur différents paramètres biomécaniques mesurés chez 97 coureurs d'endurance (dont 47 femmes) que trois variables (*i.e.* l'oscillation verticale du pelvis lors du contact au sol rapportée à la taille, l'angle minimal du genou lors du contact au sol, la vitesse horizontale minimale du bassin) expliquent 39% de la variabilité du coût énergétique de la locomotion. En outre, la combinaison de quatre variables (*i.e.* vitesse horizontale minimale du bassin, angle du tibia avec le sol lors du contact, « duty factor » qui correspond à la fraction du temps où le pied est en contact avec le sol au cours d'une foulée, et l'angle d'inclinaison du tronc vers l'avant) permet d'expliquer 31% de la variabilité de la performance (*i.e.* meilleur temps de la saison). De plus, une foulée avec un angle d'envol optimal permet aux coureurs de minimiser le temps de contact au sol, améliorant ainsi l'EC (Santos-Concejero et al., 2014). Dans une revue récente de 2016, Moore établit une classification des caractéristiques biomécaniques modifiables selon que leur effet sur l'EC soit bénéfique, controversé ou limité/inconnu (Moore, 2016) (tableau 4).

Tableau 4 : Facteurs biomécaniques intrinsèques et extrinsèques modifiables et leur effet sur l'économie de course. (Adapté de Moore, 2016).

Effets sur l'EC	Facteurs Intrinsèques				Facteurs Extrinsèques
	Spatio-temporels	Cinétiques	Cinématiques	Neuromusculaires	
Bénéfiques	Longueur de foulée auto-déterminée (-3%)	↗ Raideur de jambe	↘ Extension jambe en fin de poussée	Faible activation musculaire pendant la propulsion	Interaction chaussure/sol ferme et compliante
	Faible oscillation verticale	Alignement de l'axe de la jambe et de la force de réaction au sol	↗ Angle d'envol	Faible coactivation agonistes/antagonistes	Pieds nus ou chaussures légères
		Faible moment d'inertie des membres inférieurs	Balancement des bras continu		
Controversés	Temps de contact au sol	Force d'impact	Inclinaison du tronc	Coactivation biarticulaire	Orthèses
	Temps d'envol	Forces antero-postérieures			
Limités ou inconnus	Distance horizontale entre la projection du centre de masse et la pose du pied	Impulsions	Phase d'envol	Pré-activation du <i>vastus medialis</i>	
	Temps de freinage/décélération		Patron de pose de pied		
	Perte de vitesse durant le contact au sol		Cinématique du torse		

Stratégies d'amélioration de l'économie de course par l'entraînement en endurance et en force

L'EC peut s'améliorer par la pratique même de la course à pied, notamment chez les sujets non-experts. Lorsque le niveau d'expertise augmente, l'amélioration de l'EC nécessite d'autres stratégies d'entraînement comme la musculation, l'exposition à l'altitude et l'entraînement dans un environnement chaud (Saunders et al., 2004). L'entraînement avec des charges lourdes additionnelles vise à améliorer les caractéristiques anaérobies, c'est-à-dire la capacité à produire et tolérer un taux de lactates élevé et la capacité à produire une force importante lors d'un temps de contact court (puissance). L'entraînement pliométrique améliore la capacité des muscles à générer de la puissance en exagérant le cycle étirement-détente (CED) grâce à des exercices de bondissements, avec ou sans charge additionnelle. L'entraînement pliométrique permet également d'améliorer la capacité du processus de stockage d'absorption et de restitution de l'énergie élastique, en améliorant l'extensibilité des structures tendineuses lors des contractions balistiques et la raideur musculaire active lors d'un étirement rapide (*i.e.* le contact du pied avec le sol pendant la course) (Kubo et al., 2017). Par exemple 12 semaines d'entraînement pliométrique (3 séances/ semaine) sur une machine permettant d'effectuer des bondissements sur un seul pied avec le genou bloqué, en ne sollicitant que l'articulation de la cheville, permettent d'améliorer significativement la puissance des sauts (Hirayama et al., 2017). Le temps de contact au sol est raccourci et la force de réaction au sol moyenne est augmentée en fin de freinage et en début de propulsion, ce qui peut être attribué à des changements favorables du comportement du complexe musculo-tendineux agoniste pendant le saut. En effet, en post entraînement, on observe que les faisceaux musculaires se contractent de manière isométrique à la place d'une alternance concentrique-excentrique, ce qui permet au muscle de générer une force plus importante. Ce changement de mode de contraction est accompagné d'une modification de l'activité neuromusculaire, celle-ci étant augmentée en phase de freinage, où une contraction isométrique remplace une contraction excentrique, mais diminuée en phase de propulsion, où une contraction isométrique remplace une contraction concentrique. Ainsi, l'étirement-détente se produit au niveau du tendon, dont la raideur est augmentée, permettant une moindre dissipation d'énergie (Fouré et al., 2010). Finalement, les adaptations neuromusculaires et tendineuses à l'entraînement excentrique étaient favorables à la performance lors du CED.

Dans le domaine de la course à pied, on peut distinguer la raideur verticale (« *vertical stiffness* » ou k_{vert}), correspondant à la force maximale de réaction verticale du sol divisée par la distance verticale parcourue par le centre de masse (Δy) et la raideur du membre inférieur (« *leg stiffness* » ou k_{leg}) correspondant à la force maximale de réaction verticale du sol divisée par la variation maximale de longueur de la jambe (ΔL) (Morin et al., 2005)(figure 5).

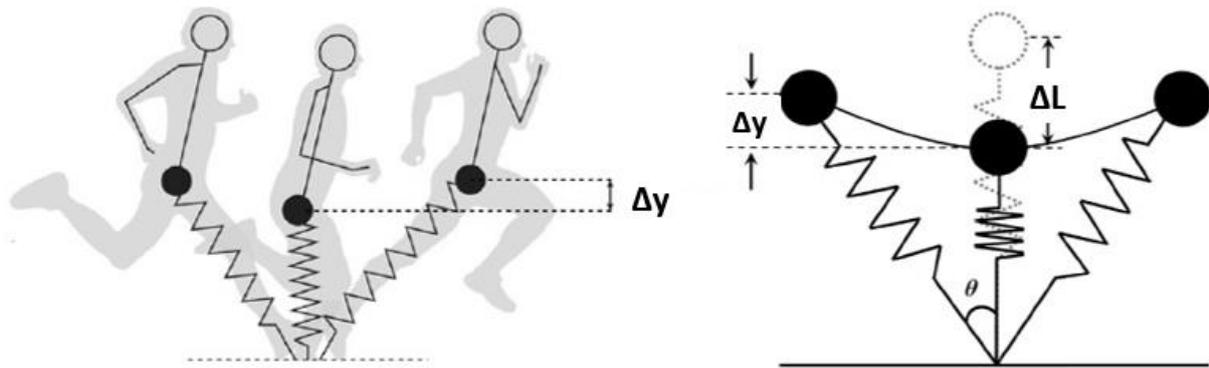


Figure 5 : Schéma simplifié d'un modèle simple masse-ressort utilisé pour décrire la biomécanique globale de la course. (Adapté de McGowan et al., 2012). Ce modèle représente la masse corporelle comme une masse ponctuelle (point noir) et la jambe comme un ressort linéaire sans masse. Au point de contact initial avec le sol, le ressort de la jambe n'est pas comprimé. Pendant la phase d'appui, le ressort de jambe est comprimé et atteint la compression maximale de jambe (ΔL) à peu près à la moitié de la phase d'appui. Le centre de gravité se déplace verticalement (Δy) et horizontalement, la moitié de l'angle balayé par le ressort de la jambe lors du contact avec le sol étant alors nommée ϑ .

k_{leg} dépend des qualités de raideurs actives et passives des différentes structures articulaires (k_{joint}), musculaires (k_{mus}), tendineuses (k_{tend}), et des systèmes musculo-tendineux (k_{MT}) (Brughelli and Cronin, 2008). L'entraînement avec charges additionnelles lourdes augmente les valeurs de k_{tend} et k_{MT} (Brughelli and Cronin, 2008). L'entraînement de la force excentrique augmente k_{tend} tout en diminuant k_{mus} passive par l'allongement des fibres musculaires (Brughelli and Cronin, 2008). En revanche k_{MT} et k_{mus} actives sont augmentées par l'entraînement en excentrique grâce à l'amélioration de la capacité à générer de la force lorsque le muscle est étiré (Brughelli and Cronin, 2008). Cependant, un entraînement structuré de huit semaines de course en descente ne semble pas améliorer l'EC chez une population déjà très entraînée par comparaison à un programme réalisé à une même intensité métabolique sur terrain plat, malgré une sollicitation du cycle étirement-détente et une vitesse de course supérieures (Shaw et al., 2018). Dans une méta-analyse récente, Balsalobre-Fernández et al. (2016) concluent à un effet bénéfique important de la musculation sur l'EC chez 93 coureurs (78 hommes et 15 femmes) très entraînés et spécialistes de moyennes et longues distances. Ainsi, un programme de 8 semaines au minimum de musculation comprenant 2 à 4 exercices de résistance à 40–70% de 1 répétition maximale, complété par des exercices de pliométrie effectués 2 à 3 fois par semaine (rapport global de trois pour un entre le nombre de séances d'endurance et de force) semble être une stratégie efficace et sans danger pour améliorer l'EC de ces coureurs de haut niveau (Balsalobre-Fernández et al., 2016b). Ces conclusions ont par la suite été confortées par les méta-analyses de Denadai et al. (2017), synthétisant 16 études portant sur des coureurs d'endurance de

tous niveaux d'expertise; et de Berryman et al. (2016), synthétisant 28 études portant sur différentes activités de moyenne et longue distance (course à pied, cyclisme, ski de fond, natation). Dans le domaine de l'ultra-endurance, Giovanelli et al. (2017) ont mené une étude interventionnelle avec des athlètes de l'équipe nationale italienne d'ultra-endurance (route et trail). Les athlètes réalisaient un premier bloc de quatre semaines avec trois séances de renforcement musculaire au poids du corps en complément de l'entraînement habituel, puis deux blocs de quatre semaines en ajoutant des exercices de pliométrie au contenu de ces séances. Dans ce travail, le gain de puissance maximale musculaire observé était corrélé à une amélioration de l'EC (Giovanelli et al., 2017). Ces travaux suggèrent que le développement de qualités musculaires et l'amélioration de l'EC sont étroitement liés. En revanche, la fatigue musculaire (*i.e.* perte de force) induite par un marathon est accompagnée d'une altération de l'EC (Kyröläinen et al., 2000; Nicol et al., 1991). Cette altération ne semble pas due aux changements de la cinématique de foulée, qui permettraient, par une auto-régulation de la fréquence de foulée et du temps de contact, d'optimiser le coût énergétique en fonction de la fatigue et de la diminution de raideur apparaissant au cours de l'effort (Hunter and Smith, 2007; Sadeghi et al., 2018). En revanche, l'activité électromyographique du *Gastrocnemius* était augmentée lors des phases de freinage et de poussée, pouvant expliquer cette altération de l'EC (Kyröläinen et al., 2000; Nicol et al., 1991). De même, Brueckner et al. (1991) ont observé une altération significative de l'EC au cours d'un marathon (augmentation de $0,22 \text{ mlO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{km}^{-1}$ par kilomètre parcouru, ou $0,0029 \text{ J} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$ par kilomètre parcouru, en tenant compte du quotient respiratoire), qui est variable entre les individus et particulièrement évidente chez certains coureurs. Hayes et al. (2011) rapportent une moindre altération de l'EC après un exercice de course à haute intensité chez les sujets ayant les meilleures performances en endurance musculaire, suggérant ainsi que l'endurance musculaire pourrait conférer une résistance à la fatigue. Ils concluent notamment sur l'intérêt de recourir à un entraînement spécifique à l'endurance musculaire excentrique, dont l'importance sera encore majorée en trail comme nous le détaillerons plus loin.

Stratégies d'amélioration de l'économie de course grâce au matériel

Enfin, le matériel peut jouer un rôle en tant que facteur externe sur l'EC. Fuller et al. (2015), dans une revue de littérature, synthétisent les effets des caractéristiques de la chaussure sur l'EC. Ainsi, des chaussures offrant un meilleur amorti, une plus grande rigidité longitudinale ainsi qu'un meilleur confort permettent une meilleure EC, alors que l'entraînement en chaussures minimalistes aurait également un effet bénéfique sur l'EC. Une chaussure minimaliste peut se définir comme

« une chaussure offrant un minimum d'interférence avec le mouvement naturel du pied en raison de sa grande flexibilité, d'une réduction de la différence de hauteur entre le talon et les orteils, de son poids et de sa hauteur de semelle, ainsi que de l'absence de dispositif de contrôle du mouvement et de stabilité» (Esculier et al., 2015). Le poids de la chaussure étant situé au niveau distal, donc nécessitant un travail mécanique interne important et coûteux en énergie, courir avec des chaussures légères ou courir pieds nus permet une meilleure EC, comparativement au port de chaussures de masse supérieure à 440g par paire. Bien que la VO_2 soit augmentée d'environ 1% par l'ajout d'une masse de 100 g par chaussure, la course «pieds nus » ou *barefoot* selon la terminologie anglo-saxonne, ne permet pas une meilleure EC que la course en chaussures légères (Franz et al., 2012; Fuller et al., 2015). Récemment, la marque Nike a créé une chaussure de course qui semble améliorer l'EC grâce à ses caractéristiques technologiques différentes, même lorsque leur poids est normalisé (Barnes and Kilding, 2018; Hoogkamer et al., 2017). L'amélioration de l'EC semble être obtenue par (i) un plus grand stockage d'énergie dans la mousse de la semelle intermédiaire, (ii) un effet de levier exercé par une plaque composée de fibres de carbone sur la mécanique de l'articulation de la cheville et (iii) l'amélioration de la raideur de l'articulation métatarso-phalangienne par l'effet de la plaque en fibre de carbone (Hoogkamer et al., 2019).

Par ailleurs, les vêtements de compression, classiquement utilisés dans le milieu médical pour améliorer les réponses hémodynamiques (Cooke et al., 1996), sont de plus en plus utilisés par les sportifs dans une perspective d'optimisation de la performance et de la récupération. Ces vêtements peuvent se présenter sous forme de manchons de compression, chaussettes ou cuissard dont l'intensité de compression varie d'un modèle à l'autre et selon le but recherché (Driller and Halson, 2013; MacRae et al., 2011), ce qui rend les comparaisons difficiles entre les études et leurs conclusions difficiles à généraliser. Néanmoins le port de vêtements compressifs pendant l'effort permettrait de réduire les vibrations musculaires, pouvant limiter l'apparition de dommages musculaires tout en améliorant l'EC (Broatch et al., 2019; Engel et al., 2016; Hill et al., 2014). Les vibrations musculaires initiées par les forces de réaction au sol dans les tâches dynamiques telles que les sauts ou la course peuvent être décrites par la combinaison de plusieurs fonctions sinusoïdales de fréquence et modes différents. A chaque mode de vibration peut être attribué un coefficient d'amortissement propre (Khassestarash et al., 2015a). Dans une revue de littérature récente, Engel et al. (2016) concluent à un (faible) bénéfice de la compression sur l'EC (potentiellement dû à un ajustement biomécanique). Ceci est cohérent avec les observations antérieures selon lesquelles les vêtements de compression améliorent les paramètres neuromécaniques, notamment l'inhibition pré-synaptique (Anderson et Bernhardt, 2005) et la coordination, ainsi qu'un moindre recrutement de fibres musculaires. De plus,

une potentielle amélioration du retour veineux et de la circulation sanguine par les vêtements de compression permettrait une meilleure oxygénation musculaire et l'évacuation des métabolites produits pendant l'effort (Engel et al., 2016). Cependant, ces bénéfices circulatoires peuvent être contrebalancés par l'importante augmentation du débit sanguin musculaire à l'exercice avec l'intensité de l'effort, pouvant atteindre plus de dix fois la valeur de repos (Wahren and Jorfeldt, 1973). Par ailleurs, la compression pourrait améliorer la proprioception et ainsi favoriser un mouvement plus efficient (Michael et al., 2014). Néanmoins, l'impact direct de ces phénomènes sur l'EC reste à démontrer. En effet, l'effet bénéfique procuré par les vêtements de compression sur l'EC semble dépendant à la fois du statut d'entraînement des coureurs et des modalités de compression (*i.e.* intensité, localisation et modalité de compression). Ainsi, Stickford et al. (2015) ne rapportent aucune modification de la biomécanique de course ou de l'EC lors d'un exercice sur tapis roulant à une vitesse sous-maximale chez des coureurs entraînés portant des manchons de compression (mollets, intensité progressive de 15 à 20 mmHg). Mizuno et al. (2017) n'ont pas mis en évidence de bénéfices sur l'EC chez des sujets modérément entraînés portant un short et des chaussettes de compression (15 mmHg) pendant un exercice de 120 minutes de course en montée à 55% de VO_{2max} , malgré une baisse de la concentration plasmatique des marqueurs de l'inflammation. Cependant, seule l'étude de Bringard et al. (2006) a montré que le port de short de compression (intensité non précisée) par des coureurs entraînés permettait une amélioration de l'EC à 12 km.h⁻¹, mais pas à aux autres vitesses sous-maximales testées, inférieures et supérieures. Finalement, les mécanismes sous-jacents qui permettraient une amélioration de l'EC par le port de vêtements de compression n'ont pas été clairement élucidés.

En comparaison avec la course traditionnelle sur route, la valeur de l'EC en trail semble être dépendante de nouvelles variables propres à l'activité incluant le dénivelé, la technicité du terrain, l'adoption d'un patron de foulée variable, la vitesse moyenne de compétition plus faible, les conditions environnementales (altitude, chaleur, météorologie), qui nécessitent d'être prises en considération dans l'évaluation des déterminants de la performance spécifiques à cette activité.

2.1.2. Course sur route et Trail Running : points communs et différences

Contrairement à la course en montagne (épreuve de course sur sentier se déroulant en montagne avec un dénivelé important soit uniquement positif, soit positif et négatif), l'épreuve de trail ne comporte pas par définition un dénivelé important, bien qu'une majorité d'épreuves comporte un fort dénivelé. Ce dénivelé important modifie les paramètres de la foulée, induisant une réduction des capacités de stockage et de renvoi de l'énergie élastique par les structures musculo-tendineuses, et nécessitant une adaptation du modèle masse-ressort établi pour la course sur terrain plat (Dewolf et al., 2016; Snyder et al., 2012). Ces spécificités majeures seront détaillées en partie 2.2. Par ailleurs, une autre différence entre trail court et course en montagne, qui sont deux disciplines parfois très proches (en témoignent les résultats des championnats de France qui récompensent souvent les mêmes athlètes dans les deux disciplines) réside dans le degré de technicité du terrain.

2.1.2.1. Technicité du terrain

Par définition, la course en montagne se déroule sur un terrain peu accidenté permettant la course à une allure soutenue tout au long de l'épreuve, la différence entre les coureurs se faisant toujours sur les capacités physiques et la gestion de course. En revanche, le trail peut parfois se dérouler sur des terrains d'une grande technicité qui requièrent une adaptation de la foulée du coureur à tout instant. En effet, la course sur terrain irrégulier peut entraîner une altération de l'EC. Voloshina et Ferris (2015) ont ainsi mesuré une augmentation de 5% de la dépense énergétique lors de la course sur un tapis de course comportant des irrégularités (jusqu'à 2,5 cm de hauteur), se traduisant par une augmentation de la variabilité de l'amplitude de foulée, une diminution du travail positif et négatif de la cheville, ou encore une augmentation de l'activité musculaire du quadriceps. Dans ce contexte, l'adaptation au franchissement d'un obstacle ou d'une marche peut être anticipée grâce à la mise en place d'un mécanisme de pré-activation du *Gastrocnemius Medialis* (Müller et al., 2010). Durant la phase d'appui, le contrôle de l'activation musculaire ne joue plus qu'un rôle mineur puisque K_{joint} et K_{leg} ont été ajustés en amont (Müller et al., 2010). Ainsi, la course sur terrain irrégulier engendre un ajustement du contrôle moteur au niveau supraspinal vers un geste favorisant la stabilité (Santuz et al., 2018). On peut postuler que ces changements s'accroissent avec la technicité du terrain. Par ailleurs, les capacités de renvoi et la dureté du sol varient selon son revêtement : pierres, terre, feuilles mortes, boue, herbe, neige... Or il a été montré un ajustement de K_{leg} en fonction de la dureté du sol. Plus celle-ci est importante, plus la valeur de K_{leg} diminue pour « amortir » l'impact, et inversement

plus le sol est mou, plus la valeur de K_{leg} est augmentée pour faciliter le rebond. Grâce à ce mécanisme, la trajectoire du centre de masse n'est pas affectée par la dureté du sol (Ferris et al., 1999).

Par ailleurs, le trail se déroule dans des conditions environnementales très variables, ayant un impact important sur la performance.

2.1.2.2. Conditions environnementales

En effet, la plupart des entraînements et compétitions de trail se déroulent à des altitudes basses ou modérées telles que définies par la médecine d'altitude (Bärtsch and Saltin, 2008). A basse altitude (entre 500 et 2000m au-dessus du niveau de la mer), on peut observer une altération de la performance, en particulier chez certains sujets très entraînés et au-delà de 1500m. En effet, certains sujets présentent dès cette altitude une désaturation artérielle en oxygène à l'effort, conséquence d'un défaut d'échange gazeux au niveau pulmonaire, conduisant à une altération de la performance plus marquée (Chapman, 2013). L'acclimatation permet d'inverser ces phénomènes. A une altitude modérée (entre 2000 et 3000m au-dessus du niveau de la mer), les performances aérobies sont fortement impactées, avec une importante variabilité inter-individuelle étroitement liée à la capacité à maintenir une saturation artérielle en oxygène la plus élevée possible. Cependant, l'acclimatation permet une restauration partielle de la performance. La vigilance est de mise les premiers jours, puisque les sujets non-acclimatés peuvent présenter des perturbations du sommeil ou des symptômes de mal aigu des montagnes après 9h ou plus d'exposition (Chapman, 2013). Avec l'altitude, la diminution de la pression barométrique et de la concentration atmosphérique en oxygène entraîne une réponse ventilatoire immédiate et une augmentation de l'activité du système nerveux sympathique (Khodaei et al., 2016). Le tableau 5 présente les principaux effets physiologiques immédiats d'un exercice en altitude modérée ayant un impact sur la performance aérobie lors d'une exposition aiguë.

Tableau 5 : Effets physiologiques immédiats d'un exercice en altitude modérée impactant les performances aérobies lors d'une exposition aigüe. (Adapté de Saunders et al., 2009).

Paramètre physiologique	Effet de l'hypoxie aigüe
Sang	- \searrow Volume plasmatique proportionnelle à l'altitude (\approx -15% à 3000m), entraînant une hémococoncentration - \nearrow pH de repos et \searrow pression partielle en CO ₂ (conséquence de l'hyperventilation)
VO _{2max}	\searrow \approx 7% pour un gain d'altitude de 1000m (athlète bien entraîné)
Cœur	- \nearrow débit cardiaque de repos via \nearrow de fréquence cardiaque plutôt que du volume d'éjection systolique - \searrow fréquence cardiaque maximale de l'ordre de -1,9 bpm pour un gain d'altitude de 1000m entre 300 et 2800m
Ventilation	\nearrow au repos, à l'exercice sous-maximal et maximal
Lactatémie	\nearrow à l'exercice sous-maximal, concentration maximale inchangée
Muscle	\nearrow production et diffusion du lactate lors d'un exercice sous-maximal

Les grandes amplitudes thermiques rencontrées en altitude nécessitent une vigilance particulière. Lors d'un exercice par temps froid, la prévention de l'hypothermie est nécessaire grâce à un équipement adéquat. Un niveau d'hydratation et un apport en sels minéraux adéquats doivent être assurés puisque les températures extrêmes peuvent augmenter le risque d'hyponatrémie ou de déshydratation (Knechtle and Nikolaidis, 2018), et l'hygrométrie est plus faible en altitude. L'exercice en ambiance chaude impacte négativement la performance en endurance. L'importance de la contrainte thermique est déterminée par l'interaction complexe entre des facteurs environnementaux (température ambiante et humidité, habillement), des caractéristiques biologiques du coureur (acclimatation à la chaleur, hydratation, entraînement, morphologie) et des caractéristiques de l'exercice (intensité, durée) (Nybo et al., 2014). En effet, l'hyperthermie entraîne une altération des capacités neuromusculaires (recrutement musculaire), cardiovasculaires (déshydratation et irrigation sanguine cutanée au détriment des muscles actifs), ainsi qu'une augmentation de la perception de l'effort (Cheung and Sleivert, 2004). Une acclimatation à la chaleur permet une restauration, au moins partielle, du niveau de performance en ambiance tempérée après deux semaines environ. Elle permet de maintenir à l'exercice et au repos une température moins élevée qui diminue la perception de l'effort, et passe par une augmentation du volume plasmatique, une transpiration plus précoce, plus abondante mais plus diluée en électrolytes (Tyler et al., 2016). La chaleur est un élément important à prendre en compte en trail courte distance, car l'intensité et la durée de la compétition conduisent à une production importante de chaleur métabolique. De plus, il a été démontré que les dommages musculaires induits par un exercice de course en descente entraînent une augmentation de la

contrainte thermique lors d'un exercice en ambiance chaude réalisé 30 min après, et même dans les 24h suivantes, dans une moindre mesure (Fortes et al., 2013). De nombreuses autres conditions propres aux activités de pleine nature (vent, neige...) peuvent impacter la performance et rendent difficiles les comparaisons entre les courses et pour une même course entre chaque édition.

2.1.2.3. Gestion de l'effort ou « *pacing* »

Facteurs physiologiques et biomécaniques de la gestion de l'effort

Pour optimiser sa performance sur un terrain vallonné ou montagneux, le coureur doit maintenir une intensité métabolique la plus régulière et la plus élevée possible tout au long de l'effort (Balducci et al., 2018; Townshend et al., 2010). Ce niveau d'intensité est en général mesuré par la fréquence cardiaque (FC), malgré les imperfections dues 1/ à un manque de réactivité aux changements de l'intensité de l'effort lorsque l'on compare la FC et la VO_2 lors d'une course sur terrain vallonné (Born et al., 2017), 2/ à la dérive cardiaque au cours d'un effort prolongé (augmentation de la FC pour une même intensité d'effort, en particulier lors de la course en descente) (Westerlind et al., 1992) et 3/ à l'augmentation du volume plasmatique pour les efforts d'une durée supérieure à six heures qui entraînent une augmentation du volume d'éjection systolique, et donc une baisse secondaire de la FC pour une même intensité d'effort (Balducci et al., 2018; Mounier et al., 2003). La vitesse de course varie donc de façon importante en fonction de la pente (Balducci et al., 2018; Townshend et al., 2010), par une adaptation constante de la longueur et de la fréquence de foulée, ainsi que du patron de pose de pied (Giandolini et al., 2015; Snyder and Farley, 2011). García-Pinillos et al. (2019) ont montré, sur tapis de course cependant, que K_{leg} est fortement associée aux caractéristiques spatio-temporelles de la foulée à plat, tandis que K_{vert} est fortement associée aux adaptations spatio-temporelles lors de la course en montée. La vitesse décroît avec la technicité du terrain, néanmoins l'expertise permet un meilleur maintien de la vitesse en passant de la route à des terrains plus techniques (Hébert-Losier et al., 2014).

Notion de puissance critique

Balducci et al. (2017) ont montré une corrélation significative entre la fraction de VMA maintenue pendant l'épreuve et la performance finale. Pour optimiser la performance, il apparaît donc nécessaire de maintenir une vitesse moyenne la plus élevée possible tout au long de l'effort. Lors d'épreuves de course d'endurance sur parcours relativement plat et uniforme (*i.e.* marathon et semi-marathon), le maintien de FVO_{2max} pendant l'épreuve est dépendant de la puissance critique (PC). Celle-ci est définie mathématiquement par l'asymptote de la relation hyperbolique reliant la puissance

produite et le temps écoulé jusqu'à épuisement (figure 6). Physiologiquement, la PC représente la limite entre une zone d'intensité à l'état d'équilibre physiologique (e.g. stabilité de la VO_2 , de la concentration sanguine en ions lactates et des concentrations intramusculaires en phosphocréatine, phosphate inorganique et ions hydrogènes) et une zone d'intensité où l'équilibre n'est plus maintenu, conduisant l'individu à arrêter l'exercice ou à ralentir (Jones et al., 2010; Jones and Vanhatalo, 2017; Vanhatalo et al., 2011). Avec le développement de capteurs de puissance adaptés à la course à pied, cette notion de PC pourrait s'avérer précieuse dans l'analyse de la gestion de l'effort en trail, puisque la vitesse réelle est soumise à l'influence de nombreux facteurs (e.g. pente, technicité, facteurs environnementaux...).

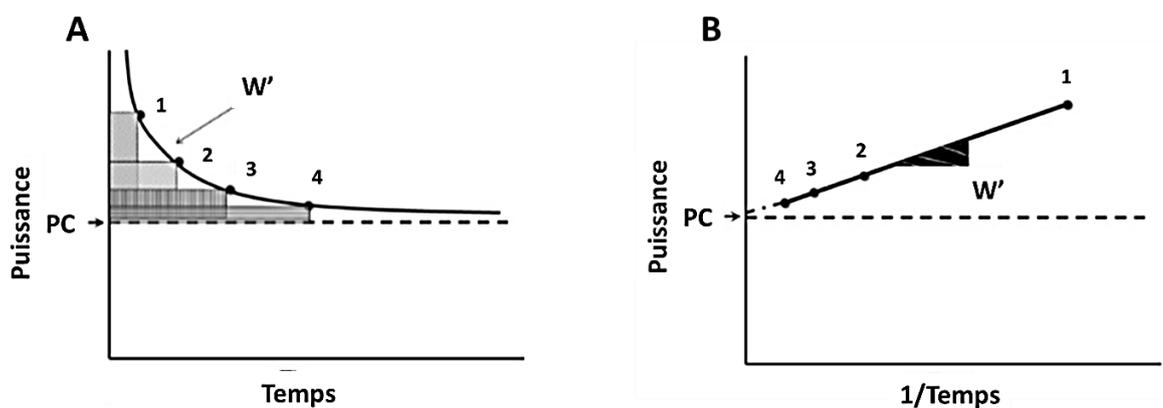


Figure 6 : (A) Représentation schématique de puissance en fonction du temps lors d'un exercice à haute intensité ; (B) Détermination des paramètres PC et W' à partir de la relation linéaire entre puissance et $1/\text{temps}$. (Adapté de Jones et al., 2010). PC : Puissance Critique ; W' : "réserve énergétique" : quantité limitée de travail pouvant être produit au-dessus de PC. Les points 1, 2, 3 et 4 sont des exemples de puissances pouvant être tenues pendant un temps donné grâce à l'addition de PC et W' .

Les comparaisons inter-individuelles de la gestion de l'effort au cours d'épreuves de marathon ont montré une moindre variabilité d'allure chez les coureurs élite (Haney et al., 2011), ainsi que chez les coureurs les plus âgés pour une performance chronométrique équivalente (Nikolaidis and Knechtle, 2017). La vitesse critique (i.e. vitesse de course associée à la PC) et la vitesse au SL sont étroitement liées, notamment chez les coureurs élites, mais l'utilisation de la notion de vitesse critique semble être plus facile à mesurer sur le terrain pour caractériser l'intensité de l'effort (Jones et al., 2010). Les marathonien élites hommes et femmes sont capables de maintenir une intensité de l'ordre de 85 à 90% de $VO_{2\max}$ (Hunter et al., 2015). Mais les variations de $FVO_{2\max}$ au cours d'une épreuve d'endurance peuvent être étroitement liées aux variations d'allure (i.e. *pacing*). Par exemple, les marathonien ralentissent au cours de l'effort (Haney et al., 2011), malgré une accélération finale

(Tucker and Noakes, 2009). Pourtant, certaines données expérimentales suggèrent qu'une gestion d'effort la moins variable possible permettrait d'atteindre une meilleure performance chronométrique lors d'une épreuve d'endurance (Abbiss and Laursen, 2008). Angus (2014) avance l'argument selon lequel la gestion de l'effort adoptée par les marathonien·ne·s élites ne serait pas optimale. La diminution de l'allure observée au cours d'un marathon serait corrélée aux dommages musculaires mesurés par des marqueurs sanguins (Del Coso et al., 2013). Cette information est intéressante notamment lorsque l'on s'intéresse à la gestion d'allure lors d'une course de trail, puisque les contractions excentriques et les chocs répétés au cours des descentes sont à l'origine de dommages musculaires importants (Carmona et al., 2019; Easthope et al., 2014; Giandolini et al., 2016b). Une atténuation des dommages musculaires au cours de l'épreuve pourrait constituer une hypothèse explicative de la différence de gestion d'allure observée par Nikolaidis et al. (2019) au cours d'épreuves de marathon ou de semi-marathon. En effet, les auteurs rapportent une perte de vitesse moins importante au cours de l'épreuve de semi-marathon (*i.e.* « *paceing positif* »¹ moins marqué) qu'au cours de l'épreuve de marathon, ainsi que l'absence d'accélération finale.

Facteurs cognitifs intervenant dans la gestion de l'effort

La descente en particulier, portion de course où la vitesse est plus élevée (Balducci et al., 2018; Townshend et al., 2010), met en jeu différents facteurs de performance dont les qualités de perception et de réactivité visuelles (Juillaguet et Doucende, 2018). En effet, en plus des qualités physiques, l'adaptation constante à un terrain irrégulier fait appel à des capacités cognitives pour la prise d'informations visuelles et proprioceptives, leur traitement, et la production d'une foulée « agile ». Il a été montré chez des coureurs d'ultra-marathon que les coureurs rapides étaient capables de sélectionner les informations pertinentes, et leurs performances cognitives seraient moins influencées par des stimuli émotionnels (Cona et al., 2015). L'acquisition de l'habileté par la répétition des gestes et l'entraînement à la prise de décision en amont des épreuves semblent indispensables. En effet, le contrôle cognitif et la prise de décision sont altérés lors d'un effort proche de l'épuisement, en corrélation avec une diminution de l'oxygénation cérébrale (Schmit et al., 2015).

¹ On parle de « *paceing positif* » ou « *positive split* » lorsque l'intensité maintenue (mesurée par la vitesse ou la puissance développée) diminue au cours de l'épreuve

Facteurs psycho-affectifs intervenant dans la gestion de l'effort et description des interactions par différents modèles

A ces capacités cognitives viennent s'ajouter des facteurs psycho-affectifs, notamment lors des descentes techniques. En effet, Juillaguet et Doucende (2018) ont montré qu'une propension psychologique élevée à la prise de risque faisait partie des facteurs de performance corrélés à la performance lors d'une course en descente composée de portions plus ou moins techniques. Il a été montré qu'au cours d'une épreuve d'ultra-trail, les différentes séquences menant les coureurs à l'abandon ont lieu à différents points du parcours déterminés par la topographie (Roberta et al., 2017). Il est important de souligner que le facteur psychologique est un élément important rentrant en compte dans la perception de l'effort et, par conséquent, la gestion de l'intensité tout au long de l'effort (ou *pacing*) (Roelands et al., 2013; Schallig et al., 2018). Ainsi, les partisans du « modèle du gouverneur central » placent le cerveau au centre de la régulation de l'effort (Noakes, 2011). Selon ce modèle, le cerveau intègre et analyse de multiples signaux, d'origine périphérique et centrale. L'analyse de ces données permet au cerveau de déterminer l'intensité de l'effort en régulant le nombre d'unités motrices recrutées pour l'effort. L'intérêt de cette régulation organisée par le cerveau est de pouvoir anticiper et s'adapter instantanément et en permanence de façon à accomplir l'effort demandé sans atteindre la rupture de l'équilibre physiologique de l'organisme. Ce modèle permettrait d'expliquer notamment qu'il soit possible de terminer en sprintant une course épuisante (Noakes, 2011). La régulation par le cerveau permet de maintenir un équilibre vital et, pour éviter toute défaillance physiologique, le cerveau génère la sensation de fatigue qui, selon Noakes, serait une émotion plutôt qu'un événement physique (Noakes, 2012).

Le « modèle de la chasse d'eau » (pour *flush model*), proposé par Millet (2011) est basé sur le modèle de gouverneur central proposé par Noakes (2011), c'est-à-dire qu'il est en accord avec le fait que l'intensité de l'effort est régulée par le système nerveux central dans le but de se préserver d'une défaillance physiologique « catastrophique ». Cependant, le modèle de la chasse d'eau insiste sur l'importance de la fatigue périphérique en plus de la fatigue centrale dans les épreuves d'endurance et d'ultra-endurance et place la perception d'effort (RPE) comme un élément central dans la régulation de l'effort. La RPE (« *Rating of perceived exertion* » selon la terminologie anglo-saxonne) se définit comme la sensation consciente de la difficulté, de l'intensité et de l'exigence d'un exercice physique alors que le potentiel de motivation représente l'effort maximal qu'une personne serait prête à accomplir pour satisfaire un motif (McCormick et al., 2015). Le modèle de la « chasse d'eau » illustre (i) l'augmentation progressive de la RPE avec le temps pour une vitesse de course constante (voire même inférieure), et (ii) comment, en relation avec des changements externes à l'effort lui-même (*i.e.*

les conditions environnementales, la privation de sommeil et/ou la fatigue mentale, les médicaments/drogues, les stratégies cognitives et nutritionnelles), la régulation de l'effort est adaptée. Ce modèle de la « chasse d'eau » a principalement été formulé pour expliquer le rôle de la fatigue centrale et périphérique dans la performance en ultra-marathon (et, plus généralement, dans toutes les épreuves d'endurance) et comprend quatre composantes (figure 7) : le flotteur ((1) dans la figure) représente la jauge de RPE et peut augmenter ou diminuer en fonction du taux de remplissage (2) et de l'eau qui s'évacue par le tuyau d'évacuation (3). Il existe également une réserve de sécurité (4), ou réserve d'urgence, qui permet au sujet de se préserver de dommages physiologiques.

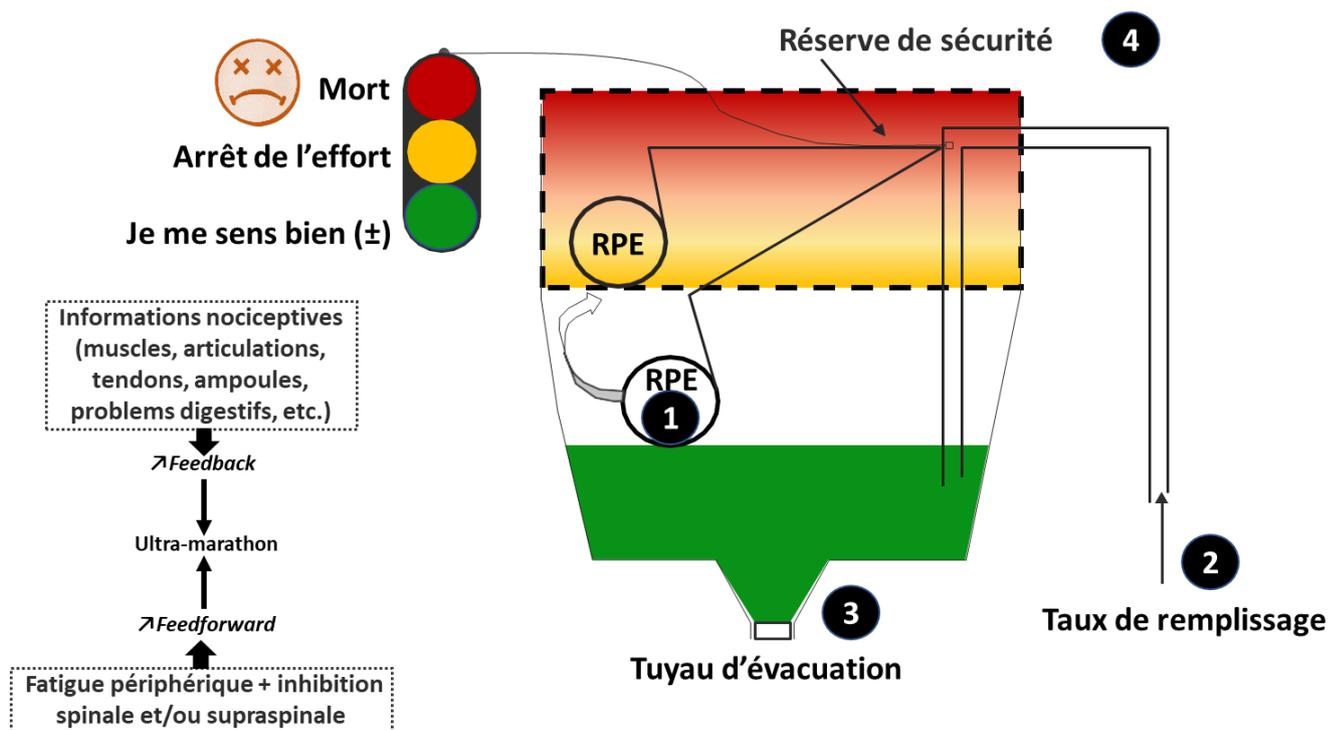


Figure 7 : Le modèle de la chasse d'eau (ou flush model). (Adapté de Millet, 2011). Le volume d'eau dans le réservoir représente l'évaluation de la perception de l'effort (RPE) (i.e. une augmentation du volume d'eau signifie une RPE plus élevée et une diminution du niveau d'eau dans le réservoir signifie une diminution de la RPE). Le niveau d'eau est détecté par le flotteur (1). L'eau peut entrer (taux de remplissage (2)) et sortir (via le tuyau d'évacuation (3)). Le niveau d'eau dépend du taux de remplissage, principalement déterminé par les modifications périphériques et les mécanismes d'inhibition / défacilitation centrale (mécanismes efférents (feed-forward) et afférents par rétroaction (feedback)), mais d'autres facteurs tels que la fatigue mentale, les stratégies nutritionnelles, le manque de sommeil,

les conditions environnementales et les événements exceptionnels pendant les courses peuvent affecter le niveau d'eau initial et en cours d'épreuve. La taille de la réserve de sécurité (4) est principalement déterminée par la motivation. Les psychostimulants et les analgésiques peuvent modifier la sensibilité du capteur de RPE (i.e. le flotteur).

A noter que pour les épreuves de durée plus courte, la protection de l'intégrité de l'individu pourrait être assurée au niveau périphérique (Weir et al., 2006). Par exemple, la déplétion musculaire en glycogène induit une protection musculaire par une diminution de la libération de calcium par le réticulum sarcoplasmique (Ørtenblad et al., 2011).

A l'instar des capacités physiques ou techniques, les capacités psychologiques peuvent être améliorées par un entraînement spécifique. Dans le modèle psychobiologique de Marcora et al. (2008), chaque facteur psychologique ou physiologique permettant de réduire la perception de l'effort ou d'augmenter le potentiel de motivation est un levier permettant d'augmenter la performance. Et inversement, selon ce modèle, si la manipulation de variables psychologiques ou physiologiques affecte la performance en endurance, c'est par l'intermédiaire de leur action sur la perception de l'effort ou le potentiel de motivation (Marcora, 2010). Une revue de littérature récente supporte ce modèle psychobiologique, puisque McCormick et al. (2015) concluent que le dialogue interne positif, l'entraînement des habiletés psychologiques et les stratégies de dissociation de la tâche permettent de réduire la perception de l'effort, et par conséquent améliorent la performance. A l'inverse, les tâches générant une fatigue mentale ou la répression des émotions impactent négativement la performance en endurance. Récemment, Baron et al. (2018) ont proposé un modèle global de la gestion de l'intensité de l'effort pour les épreuves de longue et ultra-longue distance. En effet, puisque des facteurs d'ordre motivationnel viennent interagir avec la perception de l'effort dans le processus de régulation de l'intensité de l'effort et de l'apparition de la fatigue, Baron et al. (2018) proposent un modèle de *pacing* intégrant à la fois les caractéristiques objectives (temps de course restant et dénivelé à parcourir, température...) et subjectives (évaluation de la difficulté de la tâche, ressources nécessaires et évaluation de ses propres capacités) de l'effort restant à accomplir, mais aussi les facteurs de motivation (estime de soi, motivation interne ou externe), l'état émotionnel (plaisir, perception de l'effort et de la fatigue), le degré d'acceptation de l'état émotionnel qui, par comparaison avec l'état émotionnel définit la « réserve émotionnelle », et enfin l'état physiologique, qui détermine la perception de l'effort et exerce une rétroaction sur la commande centrale. Ainsi, le *“global model of pacing process”* est un modèle holistique reposant à la fois sur la théorie de l'auto-

détermination, la théorie de fixation d'objectif et la théorie de la conservation de l'énergie (Baron et al., 2018).

Compte tenu de toutes ces spécificités, et malgré des durées d'épreuves parfois similaires entre route et trail, plusieurs auteurs se sont penchés durant la dernière décennie sur les facteurs déterminants de la performance dans les épreuves de trail de différentes durées. Dans cette partie, nous nous intéresserons spécifiquement aux trois études les plus pertinentes pour notre sujet, de la plus ancienne (2012) à la plus récente (2018), les deux dernières ayant été publiées pendant ce travail de thèse, ce qui montre l'intérêt croissant pour cette problématique), et dans un ordre décroissant en termes de durée d'épreuve, donc se rapprochant du sujet de cette thèse, le trail courte distance.

2.1.3. Déterminants de la performance en Trail running

Comme mentionné précédemment, la performance en course d'endurance repose sur trois facteurs physiologiques majeurs qui sont VO_{2max} , EC et FVO_{2max} . En outre, les facteurs psychologique et motivationnel interviennent dans la performance en endurance. Bien que la focalisation de l'attention pourrait influencer le facteur EC, on peut cependant considérer que les facteurs psychomotivationnels, par la sélection de l'intensité de l'effort (*i.e. pacing*), interviennent peu dans la détermination des réponses de FVO_{2max} et EC (Schücker and Parrington, 2018). En effet, une focalisation de l'attention sur la technique de course pourrait entraîner une altération de la biomécanique de course, et par conséquent une dégradation de l'EC, de même qu'une focalisation de l'attention sur le schéma respiratoire pourrait induire une altération des paramètres respiratoires et *in fine*, une altération de l'EC par rapport à un focus externe (*i.e. vidéo*) (Schücker and Parrington, 2018). En trail running, indépendamment du format de course, très peu de modèles ont été proposés pour caractériser les déterminants de la performance. Le modèle de l'ultra-marathon est le plus utilisé dans la littérature scientifique et repose sur la mise en interaction entre de multiples facteurs d'ordre physiologique, musculaire, stratégique et psychologique. Dans ce contexte et de manière immédiate, l'identification des déterminants de la performance en trail running peut être abordée à partir du modèle proposé par Millet et al. (2012).

2.1.3.1. Le modèle de performance en ultra-marathon

Dans le modèle de Millet et al. (2012), plus la durée de la compétition est longue, moins FVO_{2max} est élevée. Cependant, même dans des épreuves d'ultra-endurance durant 24h au cours

desquelles FVO_{2max} est de l'ordre de 40 à 50%, la performance repose sur les facteurs classiquement décrits (*i.e.* VO_{2max} , EC et FVO_{2max}) (Millet et al., 2011a). Cependant, l'optimisation de l'utilisation des substrats, pouvant se traduire par une meilleure EC, devient un paramètre moins critique au regard des facteurs qui permettent de maintenir FVO_{2max} la plus élevée possible tout au long de l'épreuve. Sur ces distances, le coureur adopterait alors un patron de foulée correspondant au meilleur compromis entre l'EC et la prévention d'une apparition trop précoce de la fatigue musculaire des groupes musculaires les plus sollicités ou encore la survenue de dommages musculo-tendineux, articulaires ou de troubles digestifs. Ce compromis entre l'EC et l'« épargne musculaire » a déjà été rapporté dans d'autres disciplines d'endurance comme le ski de fond ((Hoffman, 1992; Hoffman and Clifford, 1990) ou encore le cyclisme (Patterson and Moreno, 1990).

A l'issue de courses d'ultra-endurance de durées et de profils variables, les structures musculo-tendineuses et articulaires sont soumises à un stress mécanique important (*e.g.* forces d'impact élevées en descente), pouvant être associé à l'émergence d'un stress oxydatif induit par la production accrue de radicaux libres au cours de l'épreuve (Sahlin et al., 2010). Plusieurs études ont rapporté une augmentation marquée de la concentration des marqueurs sanguins caractérisant les dommages musculaires et cartilagineux ou encore la mise en place d'un processus inflammatoire (Hoffman et al., 2012; Kim et al., 2007; Millet and Balducci, 2017; Rubio-Arias et al., 2018). En conséquence, une perte de force est classiquement identifiée après l'exercice et ce déclin peut augmenter avec la durée de la course jusqu'à l'atteinte d'un plateau (Giandolini et al., 2016d). Cette altération de la capacité de production de force s'expliquerait par l'émergence d'une fatigue périphérique (*i.e.* altération de la contraction en aval de la jonction neuromusculaire) et d'une fatigue centrale (*i.e.* altération de la commande nerveuse), cette dernière étant en grande partie liée à une rétroaction inhibitrice via une augmentation de la fréquence de décharge des fibres afférentes de type III (myélinisées) et IV (non-myélinisées) (Amann, 2012). Ces données suggèrent l'importance de stratégies (*e.g.* entraînement, enchaînement de compétitions) pouvant être mise en place par les pratiquants d'ultra-trail et leur permettant de limiter, à terme, les dommages tissulaires et leurs conséquences sur la performance (et la santé), au détriment des mécanismes d'optimisation de l'EC. La figure 8 illustre les différents facteurs de performance en ultra-marathon, intégrant le compromis entre la réduction des dommages musculaires, ostéoarticulaires et des troubles digestifs, afin de maintenir FVO_{2max} la plus élevée possible tout au long de l'épreuve d'une part, et l'optimisation de l'EC d'autre part.

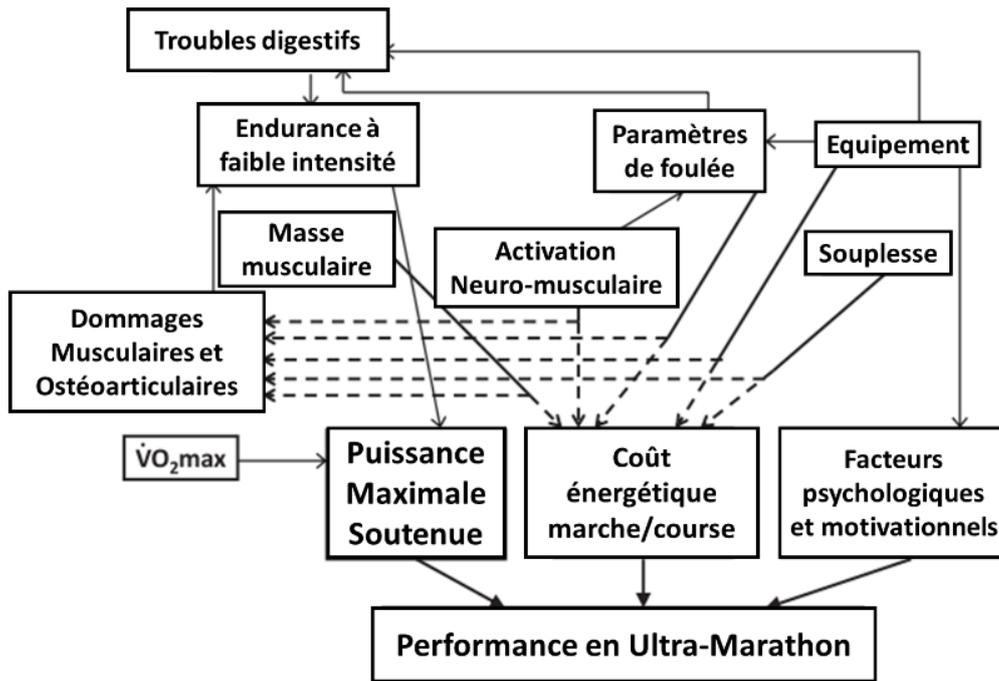


Figure 8 : Déterminants de la performance en ultramarathon : approche intégrée et multiparamétrique. (Adapté de Millet et al., 2012).

Dans ce modèle, le coureur doit avoir un niveau de souplesse suffisant pour optimiser son EC, notamment en lui permettant d'augmenter son amplitude de foulée à des vitesses de course élevées. En revanche, une souplesse trop grande pourrait réduire la raideur du membre inférieur et *in fine*, la capacité du système musculo-tendineux à utiliser l'énergie élastique (Saunders et al., 2004). Dans ce contexte, l'entraînement des qualités de souplesse permettrait à l'athlète d'ultra endurance d'atténuer les dommages musculaires induits par le travail musculaire excentrique important réalisé notamment lors des descentes prolongées (Chen et al., 2011), et de limiter les douleurs lombaires (Hamill et al., 2009), les pubalgies (Gore et al., 2018) ou encore les mouvements viscéraux trop violents (Daley and Usherwood, 2010), et les risques de troubles gastro-intestinaux, très fréquemment rencontrés en ultra-trail (Holt et al., 2014; Knechtle and Nikolaidis, 2018).

Ce modèle renvoie également à des différences morphologiques entre les spécialistes de courses traditionnelles (courues sur route) ou de trail pouvant impacter les facteurs de la performance. Par exemple, les meilleurs coureurs de marathon (originaires d'Afrique de l'est) semblent être avantagés par leur anatomie, en particulier par des jambes longues par rapport à leur taille ainsi que des mollets longs et fins (Wilber and Pitsiladis, 2016), leur permettant d'avoir des valeurs d'EC exceptionnelles. En revanche, sur des épreuves de trail ou d'ultra-marathon, pour des vitesses de course moins importantes, le surcoût en énergie métabolique dépensée qui serait occasionné par des

morphotypes différents pourrait être compensé par une résistance musculaire accrue. Ainsi, des coureurs de gabarits très différents (*e.g.* masse corporelle, masse grasse, taille, longueur et circonférence des membres) participent avec succès à des épreuves d'ultra-endurance (Knechtle et al., 2008). Il semble malgré tout qu'un faible indice de masse corporelle associé à un faible pourcentage de masse grasse soient des facteurs favorisant la performance (Hoffman, 2008; Hoffman et al., 2010).

Par ailleurs, l'adoption d'une fréquence de foulée optimale chez le coureur en fonction du terrain et de la fatigue fait l'objet de nombreuses études parfois contradictoires. En effet, en l'absence de fatigue ou sur des courses de courte distance (<1 h), l'athlète est capable d'optimiser lui-même sa fréquence de foulée, en se rapprochant de celle qui est la plus économique (Hunter and Smith, 2007). Cependant, une méta-analyse récente de Kim et al. (2018) rapporte une augmentation significative de la fréquence de foulée avec la durée d'exercice, en s'appuyant sur un marathon sur route (Kyröläinen et al., 2000), une épreuve de 5h de course sur terrain vallonné (Degache et al., 2013), une course de 24h sur tapis roulant (Morin et al., 2011a), un Ultra Tour du Mont Blanc (Morin et al., 2011b), ou encore lors d'une course par étapes de 161 jours pour une distance totale parcourue de 8500 km (Millet et al., 2009). Bien que cette augmentation de la fréquence de foulée peut potentiellement impacter (négativement) l'EC, cette réponse adaptative à la contrainte de l'exercice (durée) permet une diminution du taux de charge² par la diminution de l'amplitude de foulée, et l'adoption d'un patron de foulée plus « naturel » (*i.e.* proche de la course pieds nus), qui permet une atténuation des chocs par la pré-activation des muscles gastrocnémiens (Edwards et al., 2009; Giandolini et al., 2013; Hamill et al., 1995; Lieberman et al., 2015).

Dans ce contexte, Edwards et al. (2009) indiquent qu'augmenter de 10% la fréquence de foulée permettrait de diminuer le risque d'occurrence de fracture de fatigue de 3 à 6%. De plus, l'augmentation volontaire de la fréquence de foulée lors d'un exercice de course en descente sur un tapis incliné à -8,5° permettrait de réduire la douleur immédiate et retardée des muscles extenseurs du genou chez des sujets actifs, non spécialistes de course (Rowlands et al., 2001). Notons qu'au cours d'une compétition de trail, le dénivelé et les variations de terrain conduisent à l'adoption de différents patrons et fréquences de foulée tout au long de l'épreuve, permettant ainsi de varier les sollicitations musculaires (Giandolini et al., 2015, 2017).

² Le taux de charge est un indicateur pour mesurer la sévérité de l'impact au sol. Ce taux correspond à la pente de force en phase ascendante de la courbe des forces de réaction au sol et se calcule du contact initial jusqu'à l'atteinte du pic passif (Giandolini et al., 2013).

Cependant l'augmentation de la fréquence de foulée avec la fatigue n'est probablement pas généralisable à tous les niveaux de pratique, puisqu'une étude observationnelle menée sur des coureurs d'élite lors des championnats du Monde de 100km rapporte une fréquence moyenne de 182,0 pas par minute (ppm), mais avec une très grande variabilité puisque le panel s'étendait de 155,4 à 203,1 ppm. De plus, Les fluctuations de fréquence de foulée durant l'épreuve étaient uniquement influencées par la vitesse de course, des vitesses plus élevées étant associées à une fréquence de foulée plus élevée, et non par la fatigue. L'intérêt d'une telle analyse sur une course plate et sur route est la possibilité de faire abstraction des facteurs pente et nature/technicité du terrain dans l'adaptation de la foulée au cours de l'épreuve. Les auteurs notent en outre une relation inverse entre la taille de coureur et la fréquence de foulée adoptée, mais aucune corrélation significative avec le sexe, le poids, l'âge ou le nombre d'années d'expérience du coureur (Burns et al., 2018).

Par ailleurs, l'aide matérielle a été envisagée pour permettre une atténuation des chocs répétés par le coureur lors d'une course d'endurance. En 1973, la marque naissante Nike sort son premier modèle « waffle » (signifiant gaufre en anglais, la légende dit que Bill Bowerman a moulé cette semelle en versant de l'uréthane liquide dans son gaufrier), doté d'une semelle intermédiaire absorbante et d'un talon surélevé. Cette période marque la fin des chaussures de course à semelle plate et la transition vers plusieurs décennies d'innovations de la chaussure moderne tant au niveau des propriétés géométriques (e.g. drop³, amortissement) qu'au niveau de la matière (e.g. viscoélasticité de la semelle). Pourtant, la fréquence d'apparition des blessures dites « d'usure » (i.e. fasciite plantaire, périostite, tendinite, fracture de fatigue...) n'a pas évolué durant ces 40 dernières années (Nigg et al., 2015). Selon ces auteurs, la chaussure aurait une incidence sur l'occurrence de blessures chez un coureur. Pour chaque coureur, le modèle permettant d'optimiser l'EC et de minimiser le risque de blessure serait la chaussure ressentie comme étant la plus confortable pour lui (qualité difficilement quantifiable). Face à la pluralité des études comparant course pieds nus, course en chaussures minimalistes⁴, course en chaussures légères (masse de la paire < 440g) et course en chaussures lourdes (masse de la paire > 440g), la revue de littérature de Fuller et al. (2015) permet de distinguer l'influence du chaussage sur l'EC. Comme nous l'avons détaillé dans la partie sur l'EC, la masse de la chaussure a une incidence importante sur la dépense énergétique. Ainsi, pour une vitesse de course donnée, une augmentation de la VO₂ de 1,1% est observée pour une masse additionnelle de 100g par chaussure (Franz et al., 2012). En dehors de leur masse avantageuse, les chaussures

³ Le drop d'une chaussure correspond à la différence d'épaisseur de la semelle entre le talon et les métatarses.

⁴ La chaussure minimaliste est une chaussure interférant de façon minimale avec les mouvements naturels du pied, de par sa grande flexibilité, son faible drop, son faible poids, sa faible épaisseur au talon, et l'absence de technologies de stabilité et de contrôle du mouvement.

minimalistes peuvent aussi avoir un effet bénéfique sur l'EC par l'adoption d'une fréquence de foulée plus élevée et d'un patron de pose de pied de type medio-pied ou avant-pied (Fuller et al., 2015). Ce patron de pose de pied serait d'autant plus intéressant lors d'une course de longue durée qu'il permettrait un taux de charge plus faible, se traduisant par une forte atténuation, voire une suppression du pic d'impact (figure 9), et une répartition différente des pressions sous le pied (Squadrone and Gallozzi, 2009). Les modifications de foulée permettant de réduire les forces d'impact attribuées à la course pieds nus ou en chaussures minimalistes sont principalement dues à la réduction de la longueur de foulée naturellement adoptée avec ce type de chaussures. Les mêmes bénéfices pourraient donc être obtenus avec tous types de chaussures en augmentant la fréquence de foulée et en en réduisant l'amplitude (Thompson et al., 2014).

Cependant, Horvais and Samozino (2013) ont évalué l'impact de 16 modèles de chaussures présentant des caractéristiques géométriques différentes (*e.g.* hauteur de talon, drop) sur le patron de pose de pied. Ces auteurs ont indiqué que plus la hauteur du talon et/ou le drop étaient faibles, plus le patron de foulée tendait vers une pose de pied à plat ou sur l'avant-pied. Ainsi, avec un drop faible, la cinématique de course se rapproche des caractéristiques d'une foulée permettant de minimiser l'impact et de réduire le risque de fracture de fatigue (Horvais and Samozino, 2013). Soulignons tout de même que les forces de réactions au sol ne suffisent pas, à elles seules, à exprimer les contraintes portées sur les structures ostéoarticulaires (Matijevich et al., 2019). A l'opposé de la gamme des modèles de chaussures, le port de chaussures « maximalistes » (*i.e.* dont l'indice minimaliste est très faible), à semelle très épaisse et compliant, tend à augmenter le taux de charge et le pic d'impact, probablement par une augmentation de K_{leg} en réaction à une raideur de semelle amoindrie (Kulmala et al., 2018; Pollard et al., 2018). Cependant, ces tests d'évaluation de l'EC et du patron de foulée ont été pour la plupart réalisés sur tapis roulant (en laboratoire) avec peu de variations de pente, en l'occurrence loin des conditions réelles de l'activité trail, et a fortiori des épreuves de longue distance.

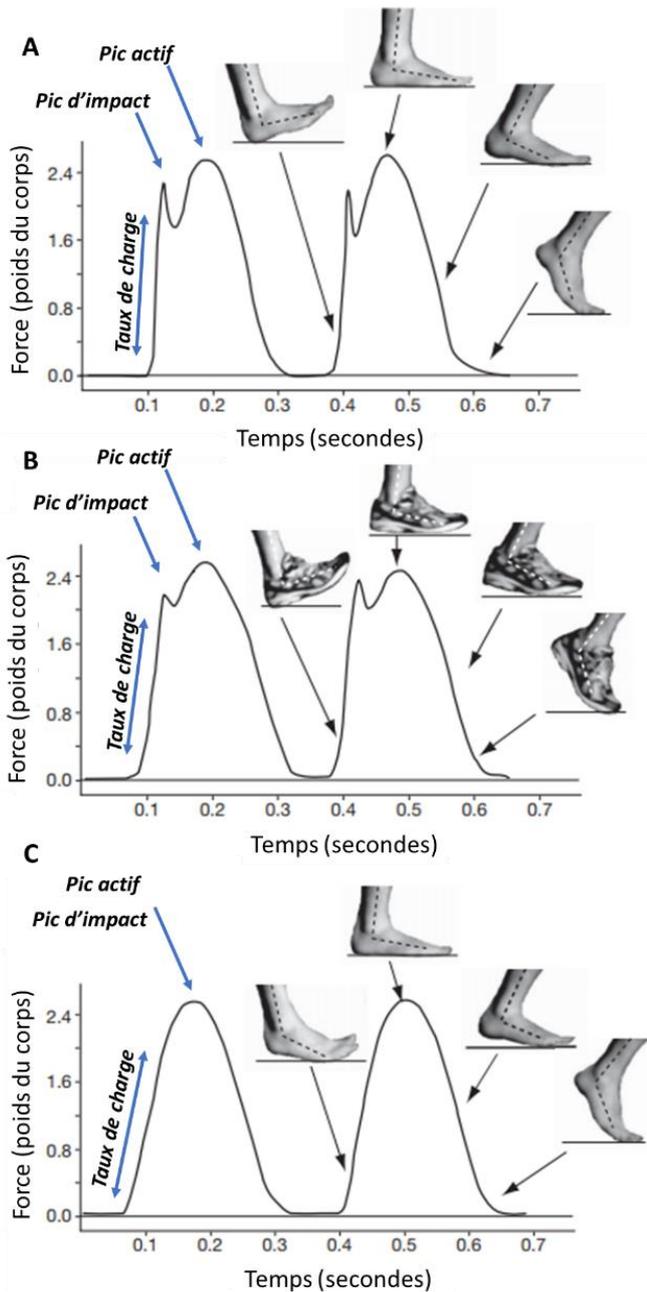


Figure 9 : Cinématique pied/cheville et forces de réaction verticales au sol pour 3 différents patrons de foulée pour un même coureur lors d'une course à 3,5 m.s⁻¹. (Adapté de Lieberman et al., 2010). A. Attaque talon (Rear-Foot Strike : RFS) en course pieds nus ; B. RFS en course avec chaussures ; C. Attaque avant-pied (Fore-Foot Strike : FFS) en course pieds nus.

Les deux attaques RFS génèrent un premier pic d'impact transitoire, mais les chaussures diminuent le taux de charge du pic d'impact transitoire et en diminuent l'ampleur. L'attaque FFS ne génère aucun pic d'impact transitoire.

Ainsi, dans leur modèle, Millet et al. (2012) suggèrent que le gain métabolique pouvant être induit par le port de chaussures minimalistes sur des courses rapides ne justifie pas forcément leur port sur des ultra-marathons. Dans ce contexte, un patron de foulée avec une pose de pied sur l'avant ou medio-pied requiert une pré-activation plus importante des muscles fléchisseurs plantaires pour qu'ils exercent leur rôle d'absorption de l'énergie à l'impact (Ahn et al., 2014), ainsi qu'un travail important des muscles intrinsèques supportant l'arche du pied lors du port de chaussures minimalistes (Miller et al., 2014). Étant donné que des niveaux élevés de fatigue (*i.e.* perte de force d'environ 30 à 40%) ont été rapportés pour les muscles fléchisseurs plantaires après un ultramarathon (Martin et al.,

2010; Millet et al., 2011c), ce qui correspond à une perte de force deux fois plus importante que celle mesurée à l'issue d'un marathon classique (perte de force d'environ 15 à 20%, Petersen et al. 2007), le port de chaussures minimalistes sur de très longues distances pourrait encore accentuer la fatigue des fléchisseurs plantaires par une sollicitation accrue (notamment lors des phases ascendantes). Cette fatigue pourrait conduire à terme à une augmentation des forces d'impact par un défaut d'absorption des chocs.

Par ailleurs, le maintien d'un patron de foulée stable tout au long d'une course sur terrain montagneux paraît très peu probable, comme le montre la mesure continue des forces d'impact au cours d'un marathon de montagne chez un coureur d'élite mondiale (Giandolini et al., 2015). Malgré le port de chaussures légères, souples et à faible drop (Salomon S-Lab sense), ce coureur adopte différents patrons de foulée au cours de l'épreuve, et la sévérité de l'impact semble être plus dépendante de la pente (plus la pente est faible ou descendante, plus la vitesse est élevée, ce qui augmente les forces d'impact) que du patron de foulée adopté. Enfin, la vitesse de course et la fréquence de foulée étant plus faibles lors d'ultramarathons ou de courses sur terrain montagneux que lors de courses traditionnelles sur route, l'EC est moins affectée par le port de chaussures traditionnelles (*i.e.* plus lourdes).

En s'appuyant sur le modèle du trail courte distance, Vercruyssen et al. (2016) se sont intéressés à l'influence du port de chaussures minimalistes dans un contexte de fatigue écologique chez des coureurs de trail entraînés et habitués à porter des chaussures traditionnelles. Dans ce protocole, les sujets ont réalisé, avec une semaine de repos intercalaire, un parcours de trail (18km, 800m de dénivelé positif) à une intensité proche de la compétition selon trois conditions de port de chaussures : traditionnelles, minimalistes et minimalistes avec une masse additionnelle (correspondant à la différence de masse entre les chaussures minimalistes et traditionnelles). Une batterie de tests était réalisée avant et après l'épreuve de trail. En l'absence de fatigue, l'EC était améliorée avec les chaussures minimalistes (+5%), avec ou sans masse additionnelle, pouvant s'expliquer en partie par l'adoption d'un patron de foulée médio-pied plus économique. En post-trail et en situation de fatigue, le gain métabolique induit par le port de chaussures minimalistes induit en pré-fatigue n'était pas conservé et était associé à un ajustement de la raideur de jambe (*i.e.* diminution) ainsi qu'à la présence de douleurs musculaires significativement plus élevées au niveau des fléchisseurs plantaires. Ces douleurs musculaires localisées principalement au niveau des fléchisseurs plantaires pourraient s'expliquer par une sollicitation inhabituellement élevée et un niveau d'intensité de contraction musculaire particulièrement important chez cette population non habituée au concept minimaliste. Par conséquent, une transition progressive vers ce type de chaussure

et de patron de foulée est nécessaire pour réduire l'apparition d'une fatigue excessive au niveau du triceps sural et *in fine*, optimiser l'EC avec la durée d'exercice. Dans ce contexte, 12 semaines d'entraînement en chaussures minimalistes permettent une augmentation du volume des muscles intrinsèques du pied et de la raideur du pied (Miller et al., 2014), et un effet positif est observé sur la force des fléchisseurs plantaires après 20 semaines (Fuller et al., 2018).

En synthèse, malgré la pluralité des études réalisées sur ce sujet, aucun consensus scientifique n'existe réellement concernant les effets d'un type de chaussures sur la prévention des dommages musculaires et ostéoarticulaires, l'optimisation de l'EC ainsi que sur la résistance à la fatigue au cours d'une épreuve de trail.

Dans ces épreuves, l'usage de bâtons constitue potentiellement une stratégie pouvant être utilisée par les coureurs de trail dans certaines conditions d'ultra-endurance dans le but de prévenir les dommages musculaires, ostéoarticulaires et l'apparition de la fatigue. Leur utilisation est reconnue pour faciliter la phase propulsive lors de la course à plat et l'absorption des forces de freinage lors de la course en descente (Daviaux et al., 2013). Pour une pente ascendante de 20%, l'usage de bâtons diminue le travail musculaire des membres inférieurs de l'ordre de 15%, mais augmente celui des membres supérieurs de l'ordre de 95%. Cette stratégie permet donc une épargne musculaire des membres inférieurs, aux dépens d'une augmentation de la dépense énergétique, variable en fonction de la pente et du poids des bâtons (Atchison, 2010; Foissac et al., 2008; Perrey and Fabre, 2008). Comme c'est le cas pour les chaussures, la dégradation de l'EC par l'addition d'un poids situé au niveau distal est moins marquée pour les vitesses relativement faibles observées lors d'épreuves en montagne et/ou de très longue durée.

Sur la base des arguments précédemment cités, les stratégies visant à optimiser l'EC semblent être primordiales dans les épreuves jusqu'à la distance du marathon, mais beaucoup moins importantes sur les épreuves d'ultra-marathons plus longues et moins intenses. En ultra-marathon, il devient primordial de minimiser les dommages structuraux des membres inférieurs, la fatigue neuromusculaire et les symptômes qui peuvent apparaître par des mesures pouvant impacter négativement l'EC. La figure 8 schématise l'équilibre à identifier et nécessitant parfois de faire des concessions sur l'EC pour permettre le maintien d'une meilleure intensité de l'effort tout au long de l'épreuve. Ce compromis permettrait d'optimiser la performance, en ajustant et/ou modifiant des paramètres comme les caractéristiques mécaniques des jambes (K_{leg} et masse musculaire), la fréquence de foulée ou encore les caractéristiques de la chaussure et l'utilisation de bâtons.

2.1.3.2. Le modèle de performance en trail de catégorie M

Dans leur modèle, Balducci et al. (2017) se sont intéressées à l'identification des facteurs déterminants de la performance chronométrique, dans le but de déterminer l'importance relative des facteurs neuromusculaires, énergétiques et cinématiques dans la performance lors d'un trail de montagne de catégorie M (75km, 3930 m de D+, 3700 m de D-). A partir d'une analyse de régression multiple, les variables les plus fortement corrélées à la performance étaient la vitesse maximale aérobie ($r = -0,74$) et le pourcentage de cette vitesse maintenue au cours de l'épreuve ($r = -0,89$). Ces résultats sont en accord avec les facteurs de performance précédemment décrits (e.g. VO_{2max} , FVO_{2max}). Cependant, dans cette étude, l'EC n'apparaît pas comme un paramètre discriminant du niveau de performance d'un individu sur ce type d'épreuve. Toutefois, il semble être bénéfique pour chaque coureur d'optimiser son EC propre, tout en préservant ses structures musculo-tendineuses et ostéoarticulaires tout au long de l'épreuve (temps de course compris entre 7h30 et 15h30 pour les concurrents participant à l'étude) Cette absence de corrélation entre le niveau de performance et l'EC semble constituer une spécificité de l'épreuve de trail running, se distinguant du modèle classique de la performance en course à pied traditionnelle (McLaughlin et al., 2010).

Par ailleurs, la dégradation de l'EC objectivée par des mesures de VO_2 sur tapis roulant (à 0%, +5% et -5% de pente) avant et après une épreuve de difficulté similaire (65km et 4000m D+) est significative seulement lors de la course en descente (Vernillo et al. (2015)), suggérant une relation entre l'EC et le type de pente lorsque la fatigue est présente. Les études focalisant sur la relation entre l'EC et la performance sur des épreuves de trail prolongées semblent contradictoires. En effet, Balducci et al. (2017) concluent que l'altération de l'EC à plat ou en montée (estimée à partir du delta de VO_2 entre le début et la fin de l'épreuve) n'est pas significativement corrélée à la performance. A contrario, d'autres auteurs montrent que plus l'altération de l'EC est importante, plus la performance est dégradée que ce soit à l'issue d'une épreuve de trail de 65km et 4000m de D+ (Vernillo et al., 2015) ou lors d'une course de montée de 43km et 4000m de D+ (Lazzer et al., 2015). Ces différences peuvent être liées à une durée de course plus importante dans l'étude de Balducci et al. (2017), qui accroît l'importance d'autres facteurs permettant de résister aux dommages musculaires et ostéoarticulaires, aux dépens de l'EC, comme mentionné précédemment dans le modèle de Millet et al. (2012). Cette hypothèse explicative pourrait également s'étendre à d'autres travaux utilisant des courses de longue durée. En effet, sur des durées d'efforts extrêmes comme le Tor des Géant[®] (330 km, 24000 m de D+), la dégradation de l'EC estimée à partir des comparaisons pré/post-exercice n'est pas significative et n'apparaît pas comme étant un facteur déterminant de performance (Vernillo et al., 2014).

En revanche, la capacité de performance musculaire apparaît dans cette étude comme primordiale pour la performance chronométrique finale, la force maximale volontaire des muscles extenseurs du genou avant l'épreuve constituant le troisième facteur prédictif de performance. Ce résultat n'est pas surprenant, puisque la course en montée implique une activation plus importante des muscles psoas-iliaque, grand fessier, adducteur, ischio-jambier, vastes interne et externe, tibial antérieur et gastrocnémiens que la course à plat (Vernillo et al., 2016a). De plus, la force maximale volontaire des muscles extenseurs du genou avant l'épreuve est fortement corrélée à la performance chronométrique ($r = -0,51$; $P < 0,05$), de même qu'une moindre perte de force au cours de l'épreuve ($r = -0,51$, $P < 0,05$). Ces données expérimentales confirment les résultats d'études relativement récentes et suggèrent l'importance de la force musculaire et de l'entraînement en force pour optimiser la performance en endurance (Denadai et al., 2017; Giovanelli et al., 2017; Rønnestad and Mujika, 2014). Selon une revue de littérature de Giandolini et al. (2016), la perte de force maximale volontaire des muscles extenseurs du genou (-20,2% en moyenne) est en conformité avec les valeurs attendues pour une épreuve d'une telle durée. Si la valeur individuelle de cette perte de force n'est pas corrélée aux altérations de K_{leg} et de sauts verticaux (respectivement - 15,7% et - 20,1% en moyenne), ces trois marqueurs, auxquels on peut ajouter les DOMS (*Delayed Onset Muscle Soreness* ou douleurs musculaires retardées) sont autant de témoins de l'ampleur de la fatigue et des dommages musculaires occasionnés par l'épreuve.

Cette fatigue musculaire marquée est associée à des modifications de la biomécanique de foulée, cependant celles-ci ne sont pas significativement corrélées à la performance. Comme c'était le cas pour l'EC, on relève une absence de variation de la fréquence de foulée qui rejoint les conclusions de Vernillo et al. (2014) après le Tor des Géant® plutôt que celles de la même équipe après une épreuve de 65-km avec 4000m de dénivelé positif et négatif (Vernillo et al., 2015). Les informations données dans les articles ne permettent pas de déterminer si ces différences sont dues à une différence de préparation entre les participants au sein des différentes épreuves. En effet, l'écart-type important entre les participants à l'étude de Vernillo et al. (2015) lors de l'épreuve de 65-km avec 4000m D+/- indique que certains semblent avoir un volume d'entraînement relativement faible pour permettre une préparation musculaire suffisante pour aborder une telle épreuve (les participants indiquent réaliser 3 à 4 séances d'entraînement par semaine pour un volume total de $8,0 \pm 5,0$ h et $58,5 \pm 28,0$ km). Bien que les modifications ne soient pas significatives pour tous les paramètres, la biomécanique de foulée après l'épreuve évolue vers une technique de course moins aérienne dont le temps de contact est allongé, le temps de vol réduit, et dont les oscillations verticales sont réduites, aussi bien lors de la course à plat qu'en montée. On note aussi que la fatigue musculaire conduit à une diminution

de K_{leg} et de la fréquence de foulée, ce qui n'est pas toujours concordant entre les études (Giandolini et al., 2016d). Ces différences de résultats entre les études peuvent être dues notamment au fait que tous les parcours diffèrent en termes de distance et de dénivelé, et les protocoles de tests diffèrent aussi, en termes de vitesse, d'intensité d'effort et de pente. Cependant, il n'y a pas dans cette étude de corrélation entre les modifications de foulée associée à la fatigue et une dégradation (non significative) de l'EC.

Enfin, comme sur d'autres épreuves de durée prolongée, une baisse de la FC est observée pour une même vitesse de course, et ce malgré une légère augmentation de la VO_2 , mesurée sur tapis de course immédiatement après l'épreuve. Celle-ci est au moins partiellement expliquée par une augmentation transitoire du volume plasmatique (Mounier et al., 2003). Cette information est importante car elle montre une des limites de l'utilisation d'un cardiofréquencemètre pour mesurer l'intensité de l'effort sur une épreuve prolongée. Néanmoins, aucun de ces paramètres physiologiques n'était corrélé à la performance dans cette étude.

Le résultat le plus attractif du modèle de Balducci et al. (2017) est de montrer la contribution importante des capacités musculaires en trail par rapport à l'EC, et de conférer à cette activité des facteurs spécifiques de la performance qui se distinguent de ceux des épreuves classiques sur route (figure 10).

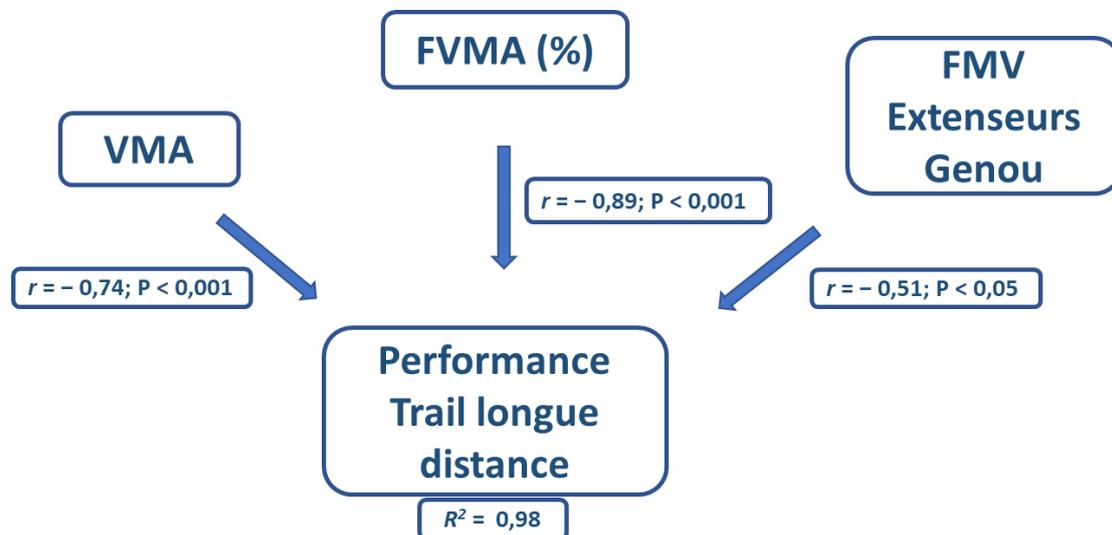


Figure 10 : Facteurs physiologiques de la performance en trail longue distance. VMA : Vitesse Maximale Aérobie ; FVMA : Fraction d'utilisation de VMA moyenne maintenue pendant l'épreuve ; FMV : Force Maximale volontaire

La résistance musculaire aux contraintes occasionnées au cours des épreuves de trail ainsi que son impact sur la performance dans ces épreuves constituent un objet d'étude intéressant dans ce travail de thèse portant en partie sur l'évaluation des déterminants spécifiques des épreuves de trail courte distance. Bien que la durée d'une épreuve de trail courte distance soit nettement inférieure à celle des formats d'ultra-marathon, l'intensité de l'effort est particulièrement élevée et pose la question de l'importance des facteurs musculaires dans la détermination de la performance.

2.1.3.3. Le modèle de performance en trail de catégorie XS

Peu de données ont été publiées concernant les déterminants de la performance en trail courte distance. Se distinguant du modèle décrit ci-dessus, Scheer et al. (2018a) ont proposé une approche énergétique (et non musculaire) dans l'évaluation des facteurs de la performance en trail courte distance.

Dans cette étude, les auteurs ont comparé les réponses physiologiques obtenues à partir de trois tests d'effort différents en laboratoire et établi des corrélations avec la performance chronométrique lors de la participation à l'édition précédente de la compétition, et la performance chronométrique lors de l'édition de l'année de l'étude de cette même épreuve de trail de catégorie XS (31.1km avec 515m de dénivelé positif et 710m de dénivelé négatif). Les 9 participants étaient des compétiteurs ayant un volume d'entraînement hebdomadaire conséquent ($89,7 \pm 24,6$ km). Avant la compétition, les sujets réalisaient à une semaine d'intervalle, dans des conditions reproductibles (horaire, état de forme...) et dans un ordre randomisé trois tests d'efforts incréments maximaux afin de déterminer les seuils ventilatoires (SV), lactique (SL), individuel anaérobie (SIA), l'EC, la VO_2 durant le test à chaque intensité, et VO_{2max} .

Les trois protocoles étaient (i) un test par paliers (départ à $8,0 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$, augmentation de $2,0 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ toutes les 3 minutes, avec mesure de la lactatémie à chaque palier), (ii) un test en rampe (départ à $10 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$, augmentation de $1,0 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ toutes les minutes), et (iii) un test « trail » (départ à $10 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$, augmentation de $0,5 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ et de $1,0\%$ de pente toutes les minutes).

L'analyse de régression linéaire montre que le test par paliers est le plus fortement corrélé avec la performance ($R^2 = 0,651$; $P = 0,043$), suivi du test en rampe ($R^2 = 0,447$; $P = 0,04$) et du test « trail » ($R^2 = 0,68$; $P = 0,11$). Les résultats du test par paliers (VO_{2max} , SIA et EC) prédisent donc avec une plus grande précision la performance lors d'un trail de 31,1km. La combinaison des valeurs de SIA et d'EC obtenues au test par paliers avec le temps de course lors de l'édition précédente permet d'améliorer la puissance du modèle ($R^2 = 0,988$; $P < 0,001$) (figure 11).

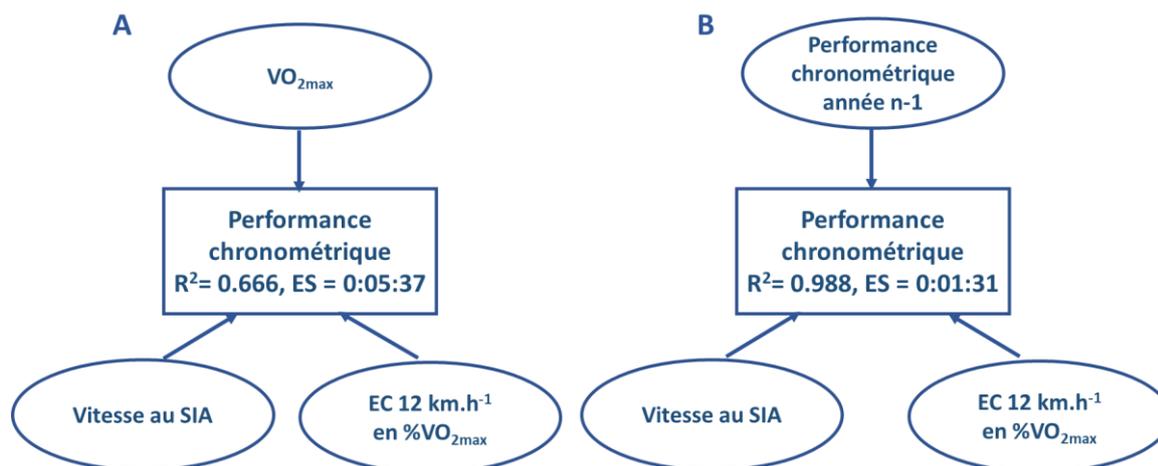


Figure 11 : Représentation graphique des analyses de régression multiples entre la performance et la vitesse au seuil individuel anaérobie (SIA), l'économie de course (EC) à 12km.h⁻¹ en % de VO_{2max} combinés soit avec VO_{2max} (A), soit avec la performance lors de l'édition précédente (B). R^2 : Coefficient de détermination; ES : erreur standard du modèle (en hh:mm:ss).

2.1.3.4. Place des déterminants « classiques » de la performance en endurance dans la performance en trail : revue de littérature

Consommation maximale d'oxygène et performance en trail courte distance

L'indice VO_{2max} détermine la limite supérieure de la production d'ATP par la voie aérobie, ce qui en fait un des facteurs principaux de la performance en endurance, bien que les épreuves d'endurance ne soient pas courues à 100% de VO_{2max} (Bassett and Howley, 2000).

Ainsi, au cours d'une compétition d'ultra-endurance sur trois jours constituée de trois boucles (22, 48 et 20 km), Lazzer et al. (2012) ont montré, à partir d'une analyse de régression linéaire, que la performance était déterminée à 87% par les trois facteurs classiques de la performance aérobie que sont FVO_{2max} ($R^2 = 0,69$), VO_{2max} ($R^2 = 0,11$) et l'EC moyenne tout au long de la compétition ($R^2 = 0,09$). Au cours d'épreuves de trail se déroulant sur une seule journée, comme nous l'avons vu précédemment, Balducci et al. (2017) et Scheer et al. (2018) ont montré respectivement l'importance de la VMA (dépendant à la fois de VO_{2max} et de l'EC) et de VO_{2max} comme facteur de performance pour des épreuves de trail de 75km et 31km.

Afin d'obtenir une meilleure évaluation de la VO_{2max} , l'épreuve maximale doit être la plus spécifique possible de la spécialité sportive en termes d'exigences physiologiques et de sollicitations musculaires (Davies et al., 1984). Ainsi se pose la question de l'évaluation du coureur de trail à partir d'un test spécifique en laboratoire répondant aux contraintes de la tâche. Dans ce contexte, les résultats sont contradictoires quant à l'impact d'un protocole de course à plat ou en pente sur la valeur mesurée de VO_{2max} (Balducci et al., 2016; Scheer et al., 2018b). Cette hétérogénéité des résultats pourrait être expliquée par une hétérogénéité du niveau de condition physique entre les sujets testés. Par exemple, des coureurs peu entraînés peuvent arrêter l'effort avant l'atteinte de VO_{2max} au cours d'un test réalisé en course à plat, à cause d'une limitation musculaire locale pour atteindre de très hautes vitesses de course (Levine, 2008). Néanmoins, Balducci et al. (2016) indiquent de très faibles différences de VO_{2max} quelle que soit la modalité utilisée (*i.e.* plat ou montée) chez des sujets spécifiquement entraînés en trail et relient cette absence de différences à des adaptations musculaires spécifiques en réponse aux différentes pentes sollicitées à l'entraînement. En effet, ces auteurs ne trouvent aucune différence significative de VO_{2max} ou de FC_{max} au cours de trois protocoles progressifs maximaux sur tapis roulant à différentes pentes (0%, + 12,5% et +25%). Par ailleurs, dans une population de coureurs de trail similaire, Scheer et al. (2018b), suggèrent d'utiliser un protocole de laboratoire spécifique au trail (départ du test à $10 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ avec 0,5% de pente, puis incrément chaque minute de $0,5 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ et 1% de pente), permettant d'obtenir des valeurs de VO_{2max} plus hautes que celles déterminées lors de protocoles réalisés avec une pente constante de 1% (*i.e.* incrément de $2 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ par palier de 3min avec 30s de pause entre chaque palier, ou incrément de $1 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ chaque minute). En pratique, le coureur de trail aura intérêt à utiliser un protocole spécifique au trail, avec des paliers combinant une augmentation de vitesse et de pente si l'objectif à terme est de définir des zones d'intensités associées à des zones de FC cibles à utiliser dans le cadre de sessions d'entraînement sur terrain irrégulier, mais il pourra aussi utiliser un protocole de test uniquement à plat tel que décrit par Balducci et al. (2017a) si le but est de s'entraîner avec des repères de vitesse sur un terrain plat et étalonné (stade ou piste cyclable).

Fraction d'utilisation de VO_{2max} , et performance en trail courte distance : influence du dénivelé sur la variation d'allure

La variabilité inhérente à l'épreuve de trail ne permet pas de définir une gestion de l'effort optimale par le maintien d'une allure régulière la plus élevée possible tout au long de l'épreuve. Le coureur de trail doit-il « lisser » l'intensité de l'effort (*i.e.* FVO_{2max} la plus régulière possible) en adoptant

une vitesse relative plus faible lors des portions ascendantes et en accélérant lors des portions plates et descendantes, ou bien doit-il intensifier son effort dans les portions ascendantes et « profiter » d'un repos relatif dans des portions plates et descendantes (*i.e.* vitesse de course plus régulière mais FVO_{2max} très variable) ?

Les études menées en ski de fond ont montré un « *pacing positif* » (*i.e.* une diminution constante de la vitesse de ski au cours du temps), quels que soient le format de la course, le style (skating ou classique) et/ou le sexe. Cependant, les résultats montrent que les athlètes de haut niveau et ceux ayant des niveaux de force et d'endurance supérieurs parviennent à limiter la perte d'intensité au cours de l'effort et adoptent une gestion de course plus régulière. L'importance du niveau de force pour maintenir l'effort dans la durée est particulièrement intéressant pour établir un parallèle avec le sujet de cette thèse (Stöggl et al., 2018).

De manière similaire, l'étude de la gestion de course d'une triathlète élite sur une épreuve de distance Ironman avec un parcours de profil montagneux montre que l'athlète minimise les fluctuations de FC et de puissance, et par conséquent l'intensité physiologique de l'effort (FVO_{2max}) lors des parties cyclisme et course, alors que la vitesse varie avec les changements de pente (Pryor et al., 2018). En course à pied, au cours d'un contre la montre sur un parcours vallonné, Townshend et al. (2010) ont montré que la vitesse de course pouvait être prédite en appliquant un facteur pondéré basé sur le pourcentage de pente de la section en cours et de la section précédente. Ainsi, l'effet ralentisseur d'une montée persisterait pendant environ 80s lors de la section plate suivante. La vitesse ne semblait être limitée par la VO_2 que lors des sections ascendantes, et les variations inter-individuelles de vitesse les plus importantes étaient observées lors des sections descendantes. Finalement, les coureurs qui variaient le plus leur allure en fonction du gradient de pente présentaient une VO_2 plus constante. Ces travaux suggèrent l'importance de la capacité du coureur de trail à adapter la vitesse de course en fonction de la pente, notamment dans les parties descendantes, pour la performance finale.

Au cours d'un effort plus long, lors d'une épreuve de trail de 45km au profil montagneux, l'analyse de la vitesse de course kilomètre par kilomètre pondérée par la pente montre une gestion de l'allure très variable à l'échelle du kilomètre, mais une gestion d'ensemble présentant un ralentissement progressif avant une accélération en fin de course (Angus and Waterhouse, 2011). Ce profil de gestion de l'effort est similaire à celui adopté par Haile Gebrselassie lors de l'établissement de son record mondial du marathon à Berlin (2008, record battu depuis) (Angus and Waterhouse, 2011). Au cours d'une épreuve d'ultra-marathon (75km et 4000m D+/-), Balducci et al. (2018) ont rapporté récemment que la FC au cours de l'effort (exprimée en pourcentage de la FC de réserve), et

le coefficient de variation de la FC sont corrélés entre eux et avec la performance chronométrique, indiquant que les meilleures performances sont réalisées par les coureurs maintenant une intensité métabolique la plus élevée, et minimisant les variations de cette dernière au cours de l'épreuve. En outre, l'évolution de la FC ne dépend pas du profil de la course (*i.e.* montée, plat ou descente), et par conséquent évaluer la FC permet de décrire de façon efficace la gestion de l'allure au cours d'une épreuve de trail comportant un dénivelé important.

Précisons tout de même que si la FC peut s'avérer utile pour évaluer le « *pacing* » au cours d'une épreuve, il est important de souligner que cette variable ne traduit pas forcément les variations de VO_2 (et donc de FVO_{2max}) lors d'une course sur terrain vallonné (Born et al., 2017). En effet, ces auteurs ont mesuré la FC et la VO_2 à partir d'un analyseur d'échanges gazeux respiratoires chez des coureurs de très bon niveau de pratique lors d'un trail en contre-la-montre. Les résultats de ce travail montrent une stabilité de la FC tout au long du parcours (quel que soit le profil de course) alors que la VO_2 était associée à une variation plus importante, en relation avec les caractéristiques du parcours. Sur la base de ces résultats, on peut suggérer que la constance de la FC au cours d'une épreuve de trail, indépendamment du type de dénivelé, est une caractéristique d'adaptation des populations très entraînés et élites.

Lorsque la distance de l'épreuve augmente, une diminution progressive de la vitesse suivie d'une accélération finale a été rapportée par plusieurs études, sur des épreuves d'ultra-marathon (> 100 km) (Hoffman, 2014; Kerhervé et al., 2016). Plus précisément, à partir d'une analyse des données GPS lors d'un ultra-trail de 103 ou 173km, Kerhervé et al. (2016) décrivent que la part la plus importante du ralentissement avait lieu plus tôt dans l'épreuve pour les sections plates que pour les sections ascendantes et descendantes. La perte de vitesse et la variabilité de vitesse étaient plus marquées lors des portions plates et descendantes, et l'accélération finale était observée uniquement pour les portions plates et ascendantes. En analysant rétrospectivement les temps de passage des meilleurs coureurs de la mythique « Western States » (161km avec 5500m de dénivelé positif et 7000 m de dénivelé négatif), Hoffman (2014) a montré que les coureurs les plus performants étaient ceux dont la vitesse variait le moins. Par ailleurs, la diminution de la variabilité de la vitesse des meilleurs coureurs au cours des 30 dernières années laisse supposer une amélioration de leur gestion de course.

La gestion de l'allure lors d'épreuves en montagne semble donc dépendre de la durée de l'épreuve et du niveau des coureurs, et l'on peut s'attendre sur des épreuves de trail de courte durée à une gestion de course similaire à celle décrite pour un marathon ou un semi-marathon si l'analyse

repose sur la FC plutôt que sur la vitesse. Cette hypothèse semble confirmée par les résultats de l'étude 1 de cette thèse (Ehrström et al., 2017). Soulignons que toutes les études menées jusqu'alors en trail ne concernent que des hommes alors qu'il a été montré que les hommes ont un ralentissement plus important que les femmes au cours d'un marathon (Deaner et al., 2015; March et al., 2011), il serait également intéressant d'avoir des données comparatives en trail.

Concernant l'intensité à laquelle une épreuve de trail peut être courue en fonction de sa durée, Rodríguez-Marroyo et al. (2018) ont évalué la FC de coureurs de niveau national tout au long d'une saison sur différents formats de course du circuit « Skyrunning » catégorisées comme suit : km vertical (course en montée uniquement, ~5 km et 1000m d'ascension), course de 10 à 25km (~20 km et ~1000m D+/-), course de 25 à 45km (~30 km et ~2000m D+/-) et course >45km (3000m D+/-). En début de saison, un test en laboratoire avec mesure des échanges gazeux et calcul des rapports VE/VO₂ et VE/VCO₂ avait permis pour chacun de définir trois zones d'intensité d'effort : zone 1 en dessous de 61,5 ± 3,8% de VO_{2max}, zone 2 entre 61,5 ± 3,8 et 83,0 ± 4,5% de VO_{2max} et zone 3 au-delà de 83,0 ± 4,5% de VO_{2max}. La FC maximale atteinte en course était similaire pour toutes les épreuves (181 ± 9 bpm pour une FC_{max} mesurée lors du test à l'effort de 186 ± 9 bpm). Cependant, on observe une diminution de la FC moyenne lorsque la durée de l'épreuve augmente (*i.e.* 171 ± 13 bpm soit 91,7 ± 4,0% de FC_{max} lors des km verticaux ; 166 ± 9 bpm soit 89,5 ± 4,3% de FC_{max} lors des courses de 10 à 25km ; 155 ± 12 bpm soit 84,0 ± 7,7% de FC_{max} lors des courses de 25 à 45km et 147 ± 6 bpm soit 78,6±3,8% de FC_{max} lors des courses >45km). Ainsi, nos résultats de l'étude 1 lors d'une course de 27km se rapprochent plus des intensités mesurées sur les épreuves de 10 à 25km par Rodríguez-Marroyo et al. (2018), ce qui confirme le très bon niveau de pratique des sujets. En toute logique, le temps passé en zone 1 augmente avec la distance, en temps brut (figure 12) comme en pourcentage du temps total (figure 13). De même, le temps passé en zone 2 le plus important est retrouvé pour les épreuves de catégorie >45km, en temps brut (figure 12) comme en pourcentage du temps total (figure 13). Cependant, il est intéressant de constater que si le pourcentage de temps passé en zone 3 est plus important quand la distance diminue (figure 13), il n'y a pas de différence significative entre les différents formats de course concernant le temps brut passé en zone 3 (figure 12).

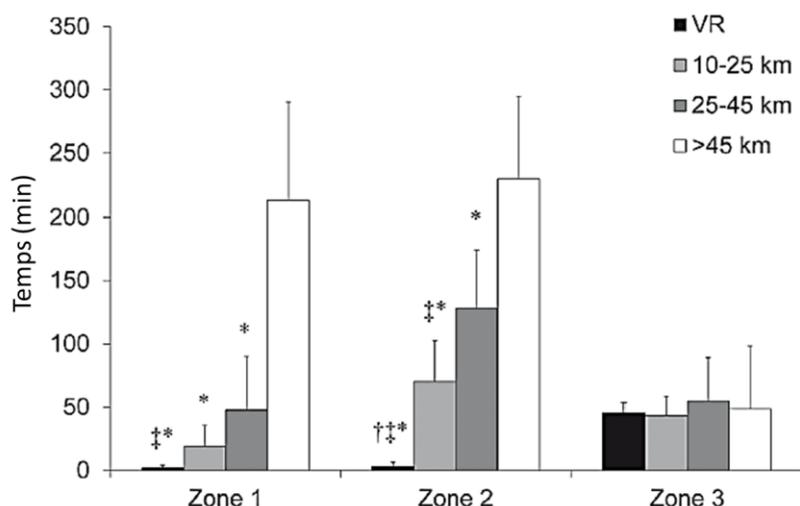


Figure 12 : Temps moyen passé dans chacune des trois zones d'intensité d'effort pour chaque catégorie de course en montagne analysée. (Adapté de Rodríguez-Marroyo et al., 2018). Zone 1 : en dessous du seuil ventilatoire, Zone 2 : entre le seuil ventilatoire et le seuil de compensation respiratoire, Zone 3 : au-delà du seuil de compensation respiratoire. Valeurs moyennes \pm déviation standard. VR : « vertical race » ou km vertical, † : différence significative avec 10-25 km ($P < 0,05$), ‡ : différence significative avec 25-45 km ($P < 0,05$), * : différence significative avec >45 km ($P < 0,05$).

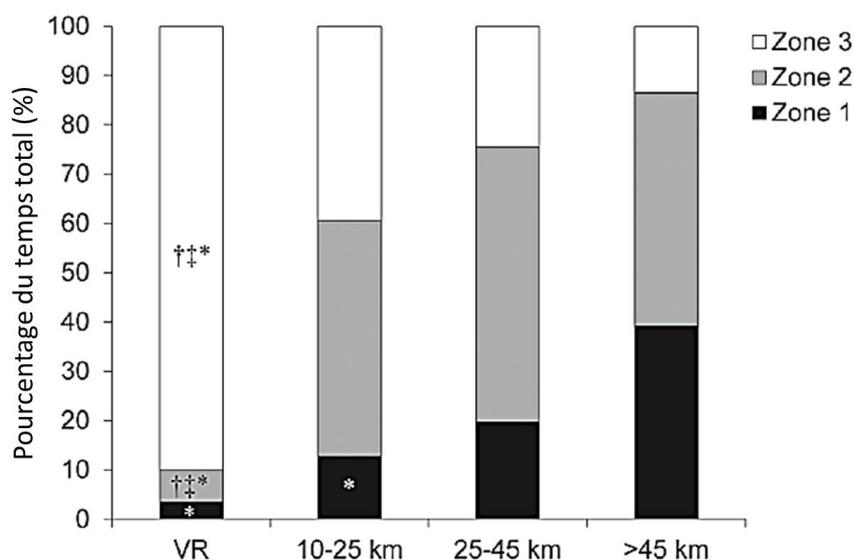


Figure 13 : Pourcentage du temps total passé dans chacune des trois zones d'intensité d'effort pour chacune des catégories de course en montagne analysées. (Adapté de Rodríguez-Marroyo et al., 2018). Zone 1 : en dessous du seuil ventilatoire, Zone 2 : entre le seuil ventilatoire et le seuil de compensation respiratoire, Zone 3 : au-delà du seuil de compensation respiratoire. Valeurs moyennes \pm déviation standard. VR : « vertical race » ou km vertical, † : différence significative avec 10-25 km ($P < 0,05$), ‡ : différence significative avec 25-45 km ($P < 0,05$), * : différence significative avec >45 km ($P < 0,05$).

Si l'utilisation d'un cardiofréquencemètre couplé à un GPS permet un recueil d'informations facile à mettre en place au cours d'une épreuve de trail sans encombrement pour les coureurs, il semble important de préciser les facteurs pouvant modifier la FC, la rendant parfois imprécise lorsque le but est de caractériser l'intensité de l'effort. Tout d'abord, le trail se déroulant souvent en terrain montagneux, les effets de l'altitude sont à prendre en compte. En effet, pour un niveau d'effort donné, la FC est plus élevée en altitude. En revanche la FC_{max} est réduite en altitude par rapport au niveau de la mer, ce qui contribue à la diminution de VO_{2max} en altitude (Bärtsch and Gibbs, 2007). Ensuite, le statut d'hydratation du sujet peut modifier la FC pour un même niveau d'effort, une déshydratation entraînant une augmentation de FC via une diminution du volume plasmatique et du volume d'éjection systolique (Lambert et al., 1998). Lors d'un exercice en ambiance chaude, plus la température cutanée est augmentée, plus la FC augmente pour une même intensité d'effort (Nybo et al., 2014). Enfin, au cours d'un effort prolongé à intensité sous-maximale, la VO_2 et la FC augmentent au cours du temps. Ce phénomène, appelé « dérive cardiaque », est plus marqué chez les sujets sédentaires que chez les sujets entraînés (Ishijima et al., 2011), et lors de la course en descente que lors de la course à plat (Westerlind et al., 1992, 1994).

Par ailleurs, les épreuves de trail se caractérisent par un départ groupé de tous les participants. Cette caractéristique influence probablement la gestion de l'effort et par conséquent la FVO_{2max} , qui dépend de la vitesse adoptée. En effet, Montull (2018) a montré en analysant les variations d'allure au cours d'une épreuve verticale de ski alpinisme une interaction entre les participants partant en même temps dans différents sous-groupes. On peut émettre l'hypothèse que le phénomène est reproductible en trail.

Économie de course et performance en trail courte distance

Comme nous l'avons vu dans la partie 2.1.3.a, Millet et al. (2012) concluent le débat sur l'éventualité d'un « sacrifice » de l'EC dans les courses d'ultra-endurance en avançant que si les stratégies visant à optimiser l'EC sont primordiales dans les épreuves jusqu'à la distance du marathon, il devient primordial de minimiser les dommages structuraux des membres inférieurs, la fatigue musculaire et les symptômes pouvant apparaître sur des épreuves plus longues et moins intenses par des mesures pouvant impacter négativement l'EC. Ce compromis sera obtenu en adaptant des paramètres tels que les caractéristiques mécaniques des jambes (K_{leg} et masse musculaire), la fréquence de foulées, les caractéristiques de la chaussure et l'utilisation de bâtons.

De manière similaire, lors d'une épreuve de trail de 75km et 4000m de dénivelé, Balducci et al. (2017) n'ont pas identifié de corrélations entre la performance chronométrique et l'EC à plat ou en montée. Dans ce travail, la performance chronométrique était corrélée à des facteurs musculaires et à des variables caractérisant le niveau d'aptitude aérobie, tels que la force maximale volontaire des muscles extenseurs du genou, la vitesse maximale aérobie et le pourcentage de cette vitesse maintenu pendant l'épreuve, soulignant l'importance des qualités musculaires et aérobies pour performer dans ce type d'épreuve.

Qu'en est-il en trail courte distance, où la vitesse de course moyenne est bien supérieure à celle d'un ultra-marathon, mais bien inférieure à celle adoptée lors d'une course sur route de même distance ? De plus, les vitesses élevées adoptées notamment dans les parties descendantes de l'épreuve peuvent être à l'origine de dommages musculaire importants. Ainsi, une perte de force importante (-19% et -25% de force maximale volontaire (FMV) pour les extenseurs du genou et les fléchisseurs plantaires, respectivement), marqueur d'une fatigue d'origine à la fois périphérique et centrale, a été mesurée à l'issue d'une unique descente de 6,5km et 1264m de dénivelé négatif (temps moyen 34 ± 6 min) courue à allure soutenue (Giandolini et al., 2016b). D'autre part, sur une épreuve de 31km avec un dénivelé pourtant faible (515m positif et 710m négatif), Scheer et al. (2018a) montrent que l'EC mesurée à $12\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$ (exprimée en pourcentage de $\text{VO}_{2\text{max}}$) est corrélée à la performance chronométrique ($R^2 = 0,452$; $P = 0,047$). De plus, un modèle combinant ce facteur avec la vitesse de course au seuil anaérobie et la performance chronométrique effectuée sur la même épreuve l'année précédente atteint un pouvoir de prédiction de la performance de 99% chez des coureurs de trail très entraînés. Ces résultats suggèrent que sur des épreuves de trail plus brèves et courues plus rapidement, l'EC pourrait être un facteur important de performance. Par ailleurs, sur un marathon de montagne cette fois-ci se déroulant uniquement en montée (Etna SuperMarathon, 43km pour 3063m d'ascension sur des pentes de 7% à 14%), Lazzar et al. (2015) ont montré chez des coureurs bien entraînés et expérimentés une corrélation entre la performance chronométrique et l'EC mesurée avant ($r = 0,61$; $P < 0,001$) comme après ($r = 0,48$; $P < 0,05$) la course. L'altération significative de l'EC à la fin de l'épreuve est associée à des modifications de la biomécanique de foulée (*i.e.* force maximale de réaction au sol ou F_{max} , k_{vert} and k_{leg}). En outre, plus la puissance des membres inférieurs est élevée (résultat au test de CMJ), moins l'EC est altérée au cours de l'épreuve. Encore une fois, ces résultats montrent la place importante des qualités musculaires comme facteur de performance dans les épreuves comportant un dénivelé conséquent. Cependant, l'Etna SuperMarathon se court en partie sur une route asphaltée et sur des dalles en lave, suggérant une faible technicité de parcours. Il est possible qu'au cours d'une épreuve, y compris de courte distance, se déroulant sur un terrain plus

technique, aucune corrélation ne soit trouvée entre la performance chronométrique et les valeurs d'EC mesurées en laboratoire ou sur un sol dur régulier, comme dans l'étude de Balducci et al. (2017) lors d'un trail de montagne de catégorie M ou dans l'étude 1 de cette thèse lors d'un trail de catégorie XS (Ehrström et al., 2017).

Plusieurs études ayant montré l'importance des capacités musculaires pour la performance en trail, notamment pour minimiser la dégradation de l'EC, le profil « idéal » du coureur de trail courte distance pourrait être un coureur présentant le meilleur compromis du rapport poids/puissance, avec une résistance musculaire suffisante pour minimiser la fatigue musculaire produite à l'épreuve.

Cependant, l'importance de l'EC dans la détermination de la performance en trail est difficile à évaluer, car celle-ci varie tout au long de l'épreuve, impactée par la nature même du terrain (dénivelé, propriétés mécaniques du sol, difficultés techniques...). Dans le chapitre suivant, nous allons étudier les modifications biomécaniques apportées à la course selon la pente, et leur conséquence sur l'EC.

2.2. Spécificités biomécaniques du trail et conséquences sur le coût énergétique

2.2.1. Course sur terrain plat

Cycle étirement-détente : description

Lors de la course sur le plat à vitesse constante, le centre de masse oscille au cours de la foulée grâce au système musculo-tendineux du membre inférieur qui se comporte mécaniquement lors du contact au sol comme un ressort absorbant de l'énergie potentielle et cinétique pendant la phase de travail négatif (phase excentrique, « loading ») et la restituant en partie sous forme d'énergie cinétique lors de la phase de travail positif (phase concentrique, « unloading ») (Lindstedt et al., 2001). Cet enchaînement rapide d'un travail excentrique puis concentrique par le système musculo-tendineux est appelé « cycle étirement-détente » (CED) (Komi, 2000) (figure 14).

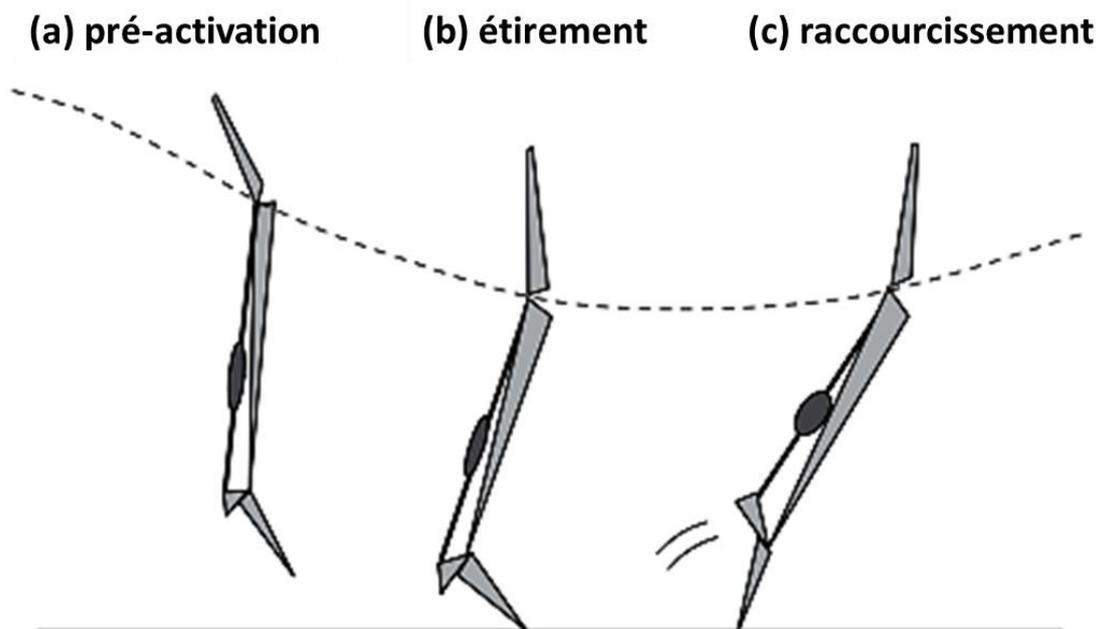


Figure 14 : Représentation schématique du Cycle Etirement-Détente. (Adapté de Komi, 2000). Les activités telles que la marche, la course et les sauts engendrent des forces d'impact considérables lorsque le pied touche le sol. La pré-activation (a) des muscles extenseurs du membre inférieur avant le contact au sol leur permet de résister à l'impact puis à la phase de freinage réalisée par un travail musculaire excentrique (b). Cette phase d'allongement est suivie par une phase concentrique de raccourcissement (c).

L'étude des forces de réaction au sol (GRF pour « *Ground Reaction Forces* ») permet de quantifier les forces de freinage et de propulsion, et ainsi calculer les fluctuations d'énergie mécanique qui ont lieu pendant le cycle de course. Par exemple, lorsqu'on court avec une pose de pied talon en premier sur un terrain plat à une vitesse de $3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, la composante verticale (ou normale à la surface de course en cas de pente) forme un premier « pic d'impact » (d'une force équivalant à 1,6 fois le poids du corps, ce premier pic n'est pas présent avec une pose de l'avant-pied ou le medio-pied en premier (Altman and Davis, 2012)), puis on observe une deuxième augmentation plus progressive jusqu'au « pic actif » (d'une force équivalant à 2,5 fois le poids du corps), correspondant à la moitié de la phase d'appui et au moment où le centre de gravité est à sa position la plus basse, puis cette force diminue jusqu'à ce que le pied quitte le sol (« *toe-off* ») (figure 15a). Quant à la composante horizontale (ou parallèle à la surface de course en cas de pente) de GRF, celle-ci est négative au moment de la pose du pied au sol, correspondant à une force de freinage atteignant son pic négatif (d'une force équivalant à -0,3 fois le poids du corps) à environ $\frac{1}{4}$ de la phase d'appui, pour augmenter ensuite jusqu'à devenir nulle au milieu de la phase d'appui, puis positive, correspondant à une force propulsive atteignant son

pic positif (d'une force équivalant à 0,3 fois le poids du corps) à environ $\frac{3}{4}$ de la phase d'appui, pour enfin décroître en magnitude jusqu'à ce que le pied quitte le sol (figure 15b) (Gottschall and Kram, 2005b).

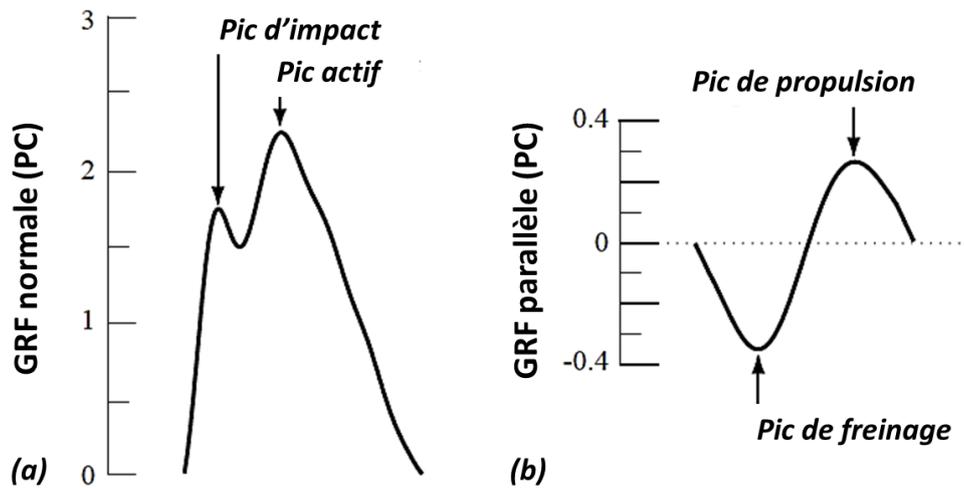


Figure 15 : tracé typique des composantes normale (a) et parallèle (b) de force de réaction au sol lors d'une course à plat à une vitesse de $3\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$. (D'après Gottschall et Kram, 2005). Tracé caractéristique d'un coureur touchant le sol talon en premier (présence d'un pic d'impact avant le pic actif). La force de réaction au sol (GRF) est indiquée par rapport au poids corporel du coureur (PC).

Le modèle masse-ressort du cycle de foulée possède une fréquence optimale propre permettant en théorie de minimiser la dépense énergétique, en établissant un compromis entre les forces de freinage et le moment de force des muscles fléchisseurs de hanche (Lieberman et al., 2015). En effet, augmenter la fréquence de foulée permet de réduire les forces de freinage, mais entraîne une augmentation du travail réalisé par les fléchisseurs de hanche dans le plan sagittal durant le retour de jambe, ce qui augmente le travail interne. A l'inverse, réduire la fréquence de foulée permet de réduire le travail réalisé par les muscles fléchisseurs de hanche, mais conduit à une pose de pied plus en avant de la hanche (on parle d'« overstriding »), ce qui augmente les forces de freinage (Lieberman et al., 2015).

Le comportement masse-ressort du membre inférieur lors du CED permettrait d'améliorer le rendement mécanique (*i.e.* travail mécanique/dépense énergétique) des muscles en phase concentrique. En effet, le muscle pouvant produire plus de travail positif s'il est étiré activement avant de se raccourcir (Belli and Bosco, 1992), une plus grande quantité de travail positif peut donc être fournie durant la phase concentrique par comparaison avec une contraction concentrique simple, non précédée d'un étirement actif. Le rendement mécanique d'un mouvement incluant des CED répétés

des extenseurs des membres inférieurs est proche de 40%. Par comparaison, la valeur de 25% est généralement citée pour les contractions concentriques (Aura and Komi, 1986; Komi, 2003). La composante temporelle est fondamentale au bon fonctionnement du CED. En effet, si le couplage entre la phase excentrique et la phase concentrique du CED dure trop longtemps, une partie de l'énergie élastique est dissipée sous forme de chaleur (Vogt and Hoppeler, 2014). Le CED repose sur les propriétés mécaniques et neuromusculaires des complexes musculo-tendineux que nous allons décrire.

Elasticité du complexe musculo-tendineux : modèle de Shorten-Hill (1987)

L'amélioration du rendement énergétique par le CED est classiquement attribuée à un processus de stockage-restitution d'énergie au niveau des composantes élastiques en série (CES) du complexe musculo-tendineux tel que décrit par Hill (1951), modifié par Shorten (1987), qui distingue les CES actives et passives du muscle (Figure 16). Cette énergie potentielle dépend à la fois de la force produite par le muscle et de la raideur de la CES. L'élasticité du muscle est ainsi assurée par les propriétés élastiques des CES, constituées par les ponts entre les myofibrilles, les myofibrilles elles-mêmes (notamment actine, myosine et titine), ainsi que les structures tendineuses et leur tissu conjonctif, et par les propriétés élastiques de la composante élastique parallèle (CEP), constituée par les enveloppes musculaires et le tissu conjonctif (Roberts, 2016; Shorten, 1987).

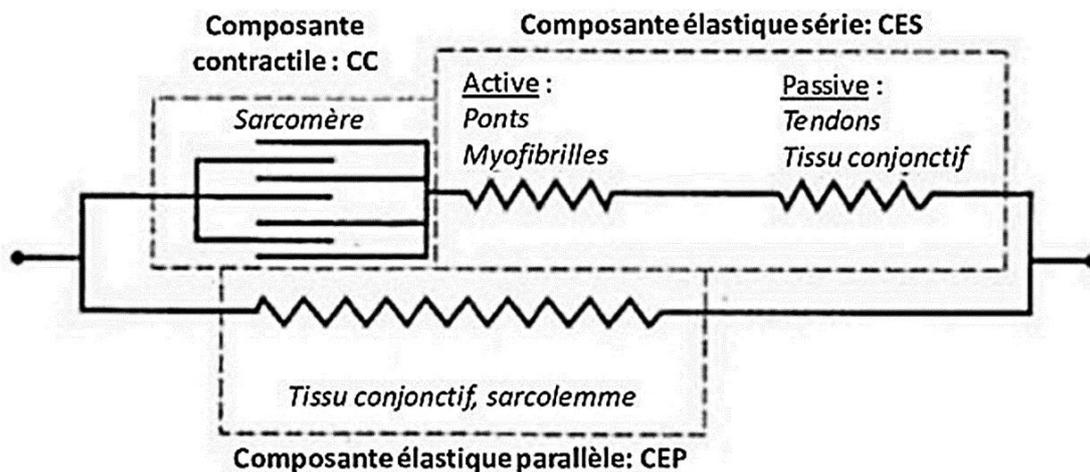


Figure 16 : Modèle mécanique du muscle à trois composantes de Shorten-Hill (1987)

La capacité tendineuse à stocker l'énergie est très élevée, et la quantité d'énergie stockée par le tendon dépend de sa raideur et de la force développée par le muscle. Le tendon peut stocker de l'énergie pendant des contractions concentriques, excentriques ou isométriques (Roberts, 2016). La

compréhension du comportement ressort du muscle n'est pas complète (Roberts, 2016), mais la titine semble jouer un rôle fondamental dans les propriétés élastiques et la raideur du muscle, plusieurs isoformes pouvant être synthétisées en fonction du statut d'entraînement à l'exercice excentrique (Lindstedt et al., 2001). Pour donner un ordre d'idée, Ker et al. (1987) estiment que pour un homme de 70kg courant à $4,5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, l'énergie restituée à chaque phase d'appui est de l'ordre de 100J, dont 35J seraient stockées et restituées par le tendon d'Achille et 17J ou plus seraient stockées et restituées par les structures compliantes composant l'arche du pied.

Il est important de préciser que la restitution de l'énergie élastique par le tendon est incomplète et ne représente qu'une faible proportion du coût métabolique total de la course à une vitesse donnée. De plus, ce retour d'énergie a un coût énergétique musculaire non négligeable (Fletcher and MacIntosh, 2015, 2017).

Au sein du complexe musculo-tendineux formé par les muscles fléchisseurs plantaires et le tendon d'Achille, l'allongement est principalement situé au niveau du tendon d'Achille (Lichtwark and Wilson, 2006). L'entraînement pliométrique entraîne une réduction de l'amplitude d'allongement des faisceaux musculaires, permettant un temps de contact raccourci et la production d'une puissance plus importante (Hirayama et al., 2017). Ainsi, lorsque les muscles gastrocnémiens sont impliqués dans des actions de CED, la longueur de leurs faisceaux musculaires est continuellement modulée dans le but d'optimiser la production de force en fonction des propriétés de force-longueur et de force-vitesse des sarcomères d'une part, et d'utiliser efficacement l'élasticité tendineuse d'autre part (Ishikawa and Komi, 2008). De plus, Kunimasa et al. (2014) ont montré qu'un long bras de levier du tendon d'Achille, ainsi qu'un rapport plus faible entre la longueur de l'avant pied et le bras de levier du tendon d'Achille, caractéristique retrouvée notamment chez les coureurs élités kenyans, favorise une meilleure EC et représente donc un avantage pour les épreuves de course d'endurance.

Stearne et al. (2016) soulignent le rôle important joué par l'arche plantaire dans le stockage et la restitution de l'énergie élastique, notamment lors de la course à plat par comparaison à la course en montée ou à la marche. Ceci implique une éventuelle dégradation de l'EC sur terrain plat par le port de semelles orthopédiques bloquant l'arche du pied (Stearne et al., 2016). En réalité, lors de la course, le complexe musculo-tendineux du pied se comporte plutôt comme un ressort amortisseur, puisque une proportion croissante d'énergie mécanique est absorbée et dissipée par le pied avec l'augmentation de la vitesse de course (Kelly et al., 2018). Les muscles du pied se contractent de façon isométrique, facilitant le stockage et la restitution de l'énergie élastique par les structures tendineuses et l'aponévrose plantaire (Kelly et al., 2018).

Relation tension-longueur

Une caractéristique importante à prendre en compte dans la capacité du muscle à restituer et générer de l'énergie lors de CED répétés tels que la course est la relation entre la longueur du muscle (son degré d'étirement ou de raccourcissement) et la tension (force) qu'il est capable de générer. La tension totale du muscle actif n'est pas proportionnelle à son degré d'étirement, mais dépend de l'addition de sa tension active, provoquée par sa contraction, et de sa tension passive, provoquée par l'élasticité des CES et des CEP (figure 17).

La tension active repose sur la théorie des filaments glissants, Gordon et al. (1966) décrivent ainsi qu'à l'échelle du sarcomère, plus le nombre de ponts d'union entre l'actine et la myosine est grand et plus la tension développée est grande. Cette tension maximale est obtenue à une longueur optimale permettant une parfaite juxtaposition des têtes de myosine et de leurs sites de fixation sur l'actine. Cette relation longueur-tension en forme de U inversé s'applique à la composante contractile du muscle (Gordon et al., 1966).

La tension passive du muscle, quant à elle, est due à la tension provoquée par les filaments de titine, les tissus conjonctifs et les enveloppes musculaires lorsqu'ils sont étirés au-delà de la longueur de référence du muscle (longueur de repos, L_0 sur la figure 17). Cette tension augmente de manière exponentielle avec l'allongement, et tend à ramener le muscle à sa longueur de repos après l'étirement (Odegard et al., 2008). Lorsque les sarcomères sont étirés et se contractent (contraction excentrique), les tensions actives et passives se combinent, compensant la diminution de la production de force active due au dépassement de L_0 , entraînant même une augmentation de la capacité production de force totale (Odegard et al., 2008).

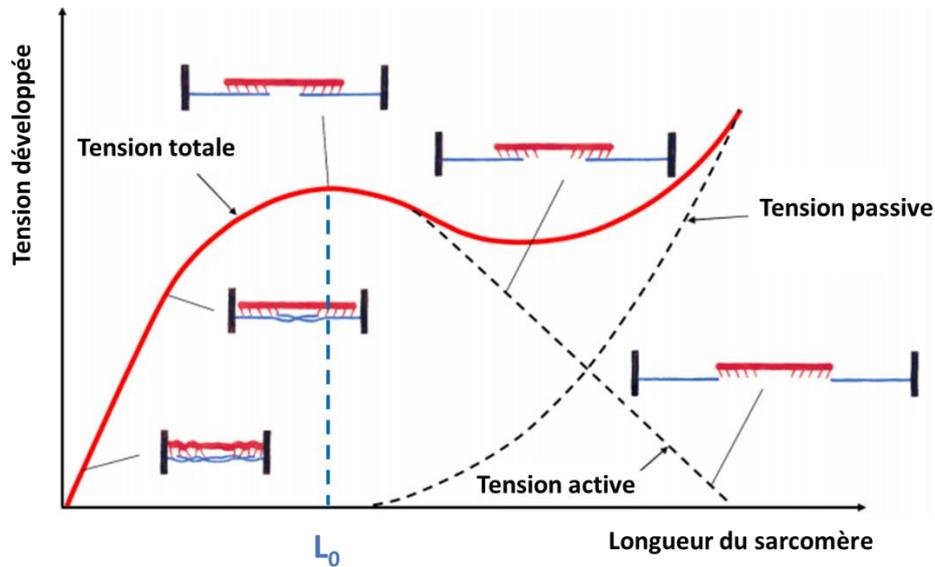


Figure 17 : Relation longueur-tension d'un sarcomère. (Adapté de Odegard et al., 2008). Les stries Z sont représentées par les bandes noires, les filaments d'actine par les bâtonnets bleus et les filaments de myosine et les têtes de myosine par les bâtonnets rouges à dents. Les courbes à pointillés noirs représentent les tensions passive et active, la courbe rouge représente la force totale par l'addition des deux. L_0 , symbolisée par la ligne pointillée bleue représente la longueur de référence du sarcomère, lorsque le muscle est au repos.

Réflexe d'étirement ou réflexe myotatique

En plus de la restitution de l'énergie élastique emmagasinée, le surplus d'énergie mesuré lors de la phase concentrique d'un CED par comparaison à une action concentrique pure à une vitesse donnée est aussi permis par le « réflexe d'étirement » ou « réflexe myotatique » (Komi, 2000). Lors d'un étirement rapide du muscle, les fibres musculaires intrafusales contenues dans les fuseaux neuromusculaires s'étirent également, ce qui provoque un message sensitif à destination des motoneurones prenant leur origine dans la moelle épinière. Ce message afférent aux motoneurones du muscle concerné a pour effet de les exciter et de provoquer la contraction réflexe du muscle en réponse à son étirement initial. Cette contraction du muscle agoniste étiré s'accompagne du relâchement de son antagoniste. Ce mécanisme est automatique car lorsque les fibres sensibles à l'origine du réflexe myotatique pénètrent dans la moelle épinière, ces dernières s'articulent directement avec les motoneurones du muscle concerné (l'agoniste) mais également avec ceux du muscle antagoniste par l'intermédiaire d'interneurones inhibiteurs. Ce phénomène est caractérisé par une faible activité électromyographique (EMG) du muscle lors de la phase concentrique (« détente ») du cycle de foulée, et une contribution importante du réflexe d'étirement à la production de force lors

de la transition entre l'étirement et la détente du muscle (Komi, 2000). La contribution de l'activité réflexe à la production de force en phase concentrique est variable en fonction de la vitesse de course (Ishikawa and Komi, 2008), du degré d'étirement, mais aussi du niveau de fatigue (Komi, 2000; Nicol et al., 2006), pouvant même potentiellement jouer un rôle dans l'apparition de blessures (Debenham et al., 2015).

Pré-activation musculaire

Selon Komi (2000), la pré-activation musculaire est un élément nécessaire pour un CED efficace. Celle-ci permet une phase d'étirement courte et rapide (avec déclenchement du réflexe d'étirement) dès l'impact au sol, suivie d'une transition rapide pendant le contact au sol vers la phase de raccourcissement et l'impulsion suivante (Komi, 2000; Nicol et al., 2006). En effet, dès les années 1980, l'EMG a mis en évidence que l'activation musculaire la plus importante avait lieu en phase de pré-activation (avant le contact au sol) et pendant la phase excentrique du mouvement (avant l'atteinte par le centre de gravité de son point le plus bas) (Komi, 1984; Mann and Hagy, 1980) (figure 18). Plus récemment, Tam et al. (2018) ont montré chez des coureurs entraînés que plus la vitesse de course augmente (i.e. de 12 à 20 km.h⁻¹), plus la pré-activation est importante. Le niveau de co-activation entre les muscles antagonistes biceps fémoral et droit fémoral est corrélé positivement avec la raideur de l'articulation du genou, mais aussi avec le coût énergétique pour les vitesses les plus élevées. En outre, et cette caractéristique est importante pour les épreuves sur sentiers, la régulation de la pré-activation est un mécanisme clé dans l'adaptation du patron de foulée et de la raideur de jambe aux irrégularités du terrain (Müller et al., 2010).

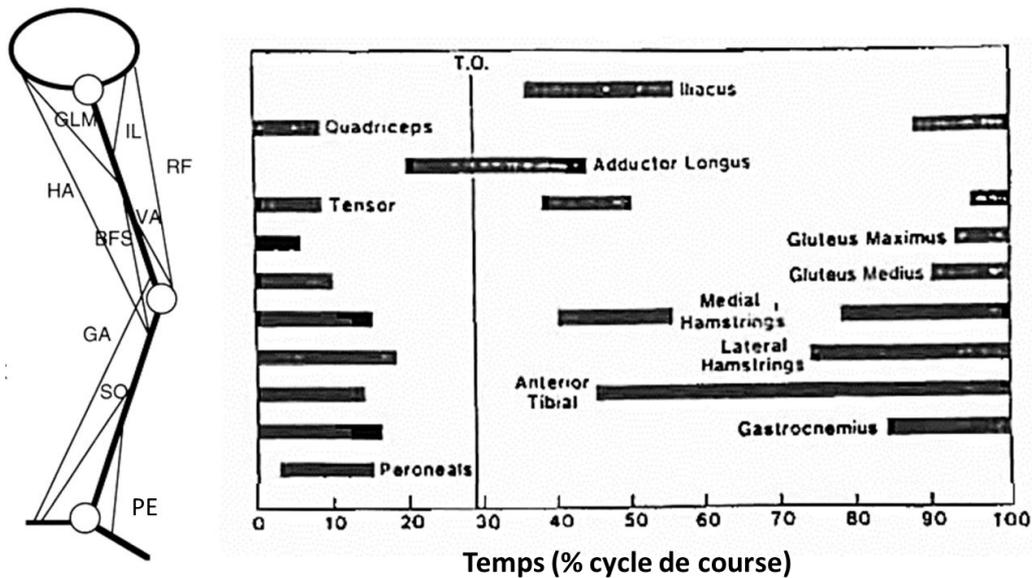


Figure 18 : Activités électromyographiques (barres) des différents groupes musculaires du membre inférieur mis en jeu en fonction du temps lors d'un cycle de course. (Adapté de Mann et Hagy, 1980). Le 0 correspond au contact initial de la jambe étudiée et la ligne verticale (T.O. pour « toe off ») au moment où le pied quitte le sol. GLM : gluteus maximus ; IL : iliacus; RF (rectus femoris) et VA (vastii) : quadriceps; HA : ischio-jambiers (hamstrings); GA : gastrocnémiens; SO : soleus; PE : peroneals.

Comme nous l'avons vu, lors du CED, qui est un mouvement rapide et cyclique, l'énergie mécanique absorbée par les structures musculo-tendineuses lors de la phase excentrique est restituée lors de la contraction concentrique qui suit immédiatement. On distingue ainsi les actions de CED rapide (temps de contact < 250ms) ou lent (temps de contact > 250ms)(Vogt and Hoppeler, 2014)(figure 19). Plus le délai s'allonge entre l'étirement et le raccourcissement, et donc plus le temps de contact est long, plus le comportement de ressort fait place à un comportement de ressort-amortisseur, une partie de l'énergie n'étant pas restituée, mais dissipée sous forme de chaleur (Cavagna et al., 1994; Lindstedt et al., 2001; Vogt and Hoppeler, 2014).

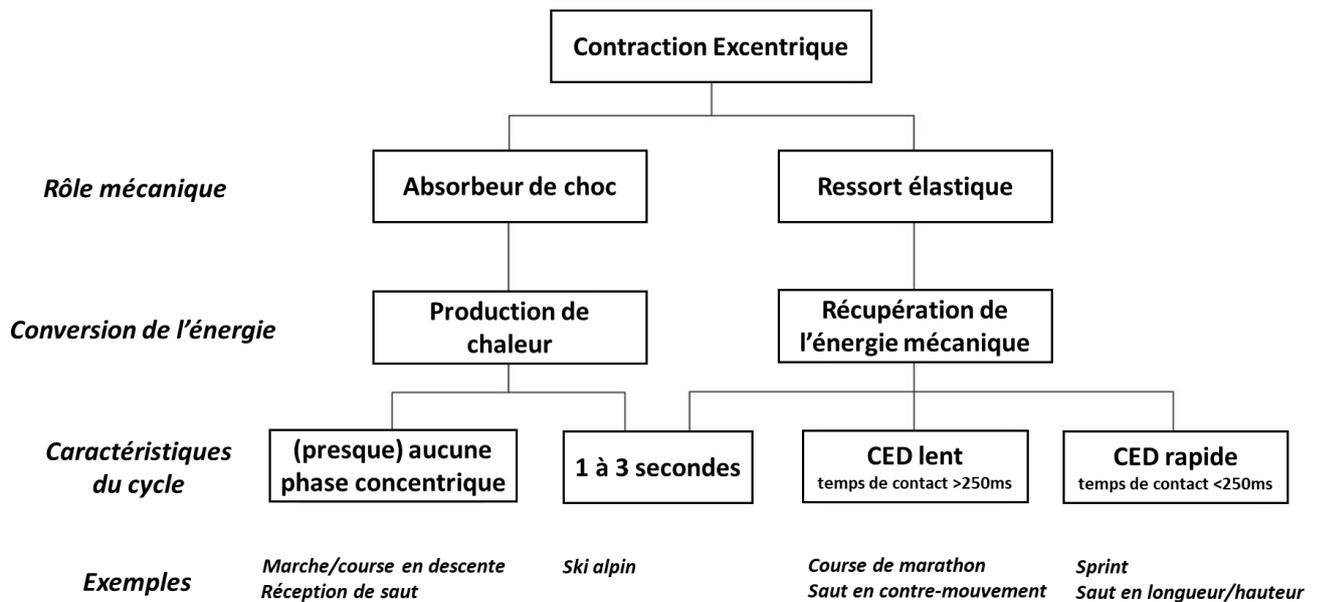


Figure 19 : Classification des contractions musculaires en sport. (Traduit de Vogt et Hoppeler, 2014).
CED : Cycle étirement-détente.

Lors de la course en pente, travail positif et négatif ne sont plus égaux. Ainsi, plus la descente sera raide, plus les forces d'impact (forces normales) et les forces de freinage (forces parallèles) seront importantes. A l'inverse, plus la montée sera raide, plus les forces de poussée (forces normales) et de propulsion (forces parallèles) seront importantes. Par conséquent, le modèle « masse-ressort » doit être adapté à ces conditions particulières (Dewolf et al., 2016), c'est ce que nous allons détailler dans les parties suivantes.

2.2.2. Parties descendantes

Spécificités biomécaniques

Alors que lors de la course sur terrain plat les oscillations verticales positives et négatives du centre de masse sont égales, lors de la course en descente, les muscles doivent dissiper de l'énergie afin que le travail externe négatif soit supérieur au travail externe positif (DeVita et al., 2008). Ainsi, la valeur absolue du travail négatif total produit au niveau des articulations du membre inférieur, notamment au niveau du genou, est supérieure au travail positif total (figure 20) (DeVita et al., 2008). En effet, la course en descente est caractérisée par une flexion du genou moins marquée au moment du contact au sol à une vitesse donnée (Buczek and Cavanagh, 1990). Mais pendant la phase de freinage, on observe en revanche une plus grande amplitude de mouvement du genou, ainsi qu'une

durée de la phase de travail négatif plus longue par rapport à la course à plat, ce qui augmente l'absorption d'énergie (Buczek and Cavanagh, 1990; DeVita et al., 2008). Par rapport à la course à plat, la course en descente présente un temps de contact similaire, mais un temps aérien légèrement augmenté, et par conséquent une fréquence de foulée légèrement inférieure (Vernillo et al., 2016a).

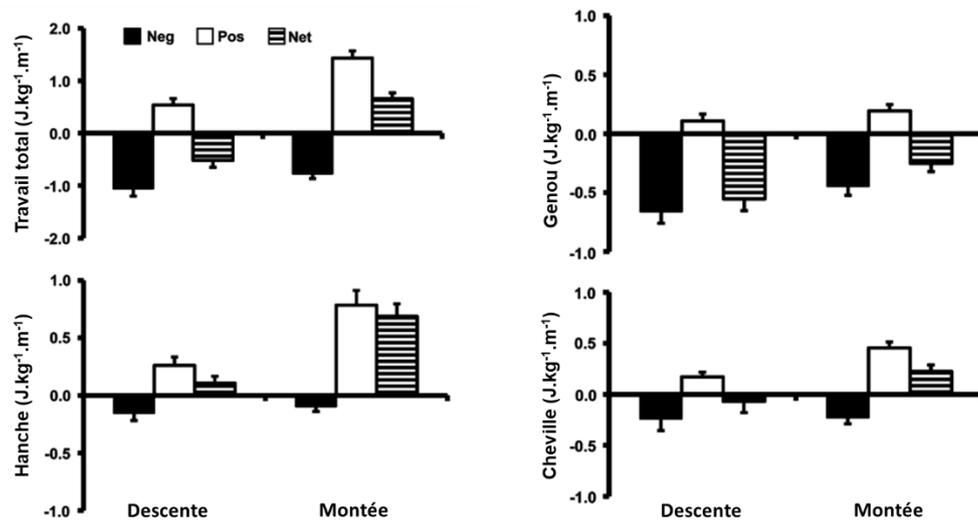


Figure 20 : Moyenne et écarts-types (n=13) du travail négatif, positif et net pour les articulations de la hanche, du genou et de la cheville ainsi que pour leur somme (total) lors de la course en montée (+10°) et en descente (-10°) à une vitesse de 3,35 m.s⁻¹. (Traduit de DeVita et al., 2008). Les deux types de foulée possèdent des phases de travail négatif et positif, mais le travail net total correspond à la direction du déplacement, puisque la course en descente présente un travail total net négatif et la course en montée présente un travail total net positif. Le travail net de la hanche est positif et le travail net du genou négatif pour les deux types de foulée, dans une proportion différente. En revanche, le travail net de la cheville correspond à la pente puisqu'il est négatif lors de la course en descente et positif lors de la course en montée.

Dewolf et al. (2016) montrent que le comportement de ressort persiste sur les pentes faibles, mais disparaît progressivement lorsque la pente augmente. Cette disparition est plus rapide pour les pentes positives que pour les pentes négatives et pour les vitesses de course les plus élevées. Dans le plan normal, lors de la course en descente, la trajectoire du centre de masse vers le bas a lieu principalement durant le temps aérien, ce qui permet un stockage d'énergie d'autant plus important que la vitesse et la pente sont élevées. Cependant, plus la pente est raide, plus la restitution de l'énergie élastique est faible, puisque la trajectoire du centre de masse vers le haut est de plus en plus réduite (Snyder et al., 2012; Snyder and Farley, 2011) (figure 21). L'accumulation et la restitution

d'énergie élastique sont en outre diminuées lorsque la fréquence de foulée diminue (Snyder and Farley, 2011). En revanche, la vitesse verticale négative accumulée lors de chaque temps aérien conduit à une augmentation des forces de réaction au sol avec la pente lors de la course en descente, notamment le pic d'impact pour un patron de foulée avec le talon touchant le sol en premier (Gottschall et Kram, 2005) (figure 22). Cette augmentation du pic d'impact est un facteur de risque accru de blessure (Hreljac et al., 2000). Néanmoins, le pic d'impact peut être modéré en augmentant l'angle de flexion du genou lors de la pose du pied et en diminuant la longueur de la foulée au profit de la fréquence de foulée, mais ces modifications peuvent engendrer une détérioration de l'EC lorsque le coureur s'écarte de sa fréquence de foulée optimale (Gottschall and Kram, 2005b; Snyder and Farley, 2011).

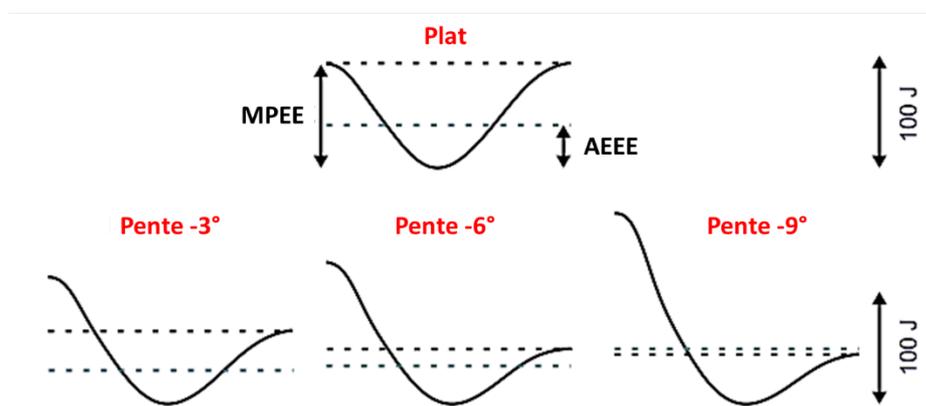


Figure 21 : Trajectoire du centre de masse et fluctuations d'énergie en fonction de la pente au cours de la phase d'appui lors de la course à plat ou en descente (-3° ; -6° et -9°). (Adapté de Snyder et al., 2012). L'accumulation et la restitution d'énergie élastique, ainsi que la quantité d'énergie mécanique produite et dissipée changent significativement avec la pente. Les traits pleins représentent les fluctuations d'énergie mécanique durant la phase d'appui. Les lignes pointillées noires représentent la quantité maximale possible d'énergie élastique (MPEE) accumulée et restituée. Les lignes pointillées grises représentent la quantité anatomiquement estimée d'énergie élastique stockée (AEEE), à partir de la mesure des forces de réaction au sol et des données anatomiques pour un coureur type de 70kg. Pour des pentes modérées (<-6°), de l'énergie élastique est accumulée et restituée, mais la dissipation prédomine. Pour une pente aux alentours de -9°, l'AEEE atteint son maximum théorique pour cette pente (MPEE) en fin de phase d'appui. Au-delà de -9°, le corps doit dissiper une partie de l'énergie élastique accumulée.

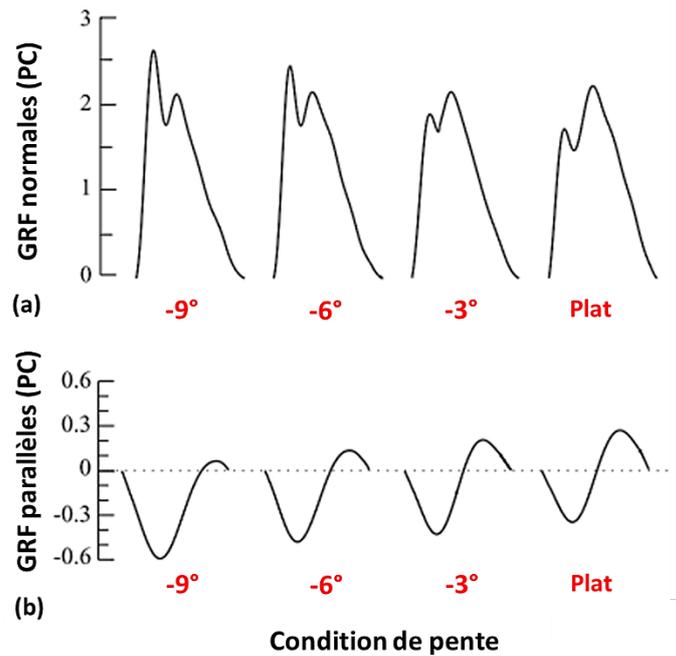


Figure 22 : Forces de réaction au sol normales (a) et parallèles (b) en fonction du temps pour un sujet de 73kg courant à $3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ pour différentes conditions de pente allant de -9° à 0° . (Adapté de Gottschall et Kram, 2005). GRF : Forces de réaction au sol, exprimé par rapport au poids du corps (PC).

Dans le plan parallèle, on observe que, lors du contact au sol, plus la pente est raide, plus le temps de freinage augmente, tandis que le temps de propulsion est réduit (Roberts and Azizi, 2011). Ainsi, plus la pente est raide, plus les forces de freinage augmentent, et par conséquent la part d'énergie dissipée sous forme de chaleur augmente. En revanche, la part restituée sous forme d'énergie élastique lors de la contraction concentrique suivante est réduite, puisque la propulsion est diminuée (Lindstedt et al., 2001; Snyder et al., 2012). Cependant, l'ampleur de l'augmentation de la force de freinage est bien supérieure à celle de la diminution de la force de propulsion. Par exemple, avec une pente de -9° , la force de freinage augmente de plus de 108% par rapport à la course à plat tandis que la force de propulsion diminue de 57% seulement (Gottschall and Kram, 2005b). Les forces de réaction au sol supérieures mesurées en course en descente pourraient accroître le rôle élastique des structures tendineuses. Ainsi l'énergie serait d'abord stockée dans le tendon lors de son étirement rapide, le muscle se contractant de façon quasi isométrique, puis l'énergie serait dissipée par le muscle par son allongement actif plus progressif. Ce mécanisme permettrait d'atténuer l'impact subit par les structures musculaires (Roberts and Azizi, 2011).

Conséquences sur le coût énergétique

L'énergie est dissipée activement par le travail musculaire et passivement par les tissus mous. Plus le coureur cherche à atténuer l'impact, plus le travail musculaire est important (Zelik and Kuo, 2012). Il existe donc une pente optimale au-delà de laquelle le travail musculaire pour dissiper l'énergie mécanique est de plus en plus coûteux en énergie et en deçà de laquelle, bien que l'énergie mécanique dissipée soit supérieure à l'énergie produite, un travail mécanique positif est nécessaire (figure 21) (Snyder et al., 2012). Cette pente optimale se situe entre -6° et -9° selon Snyder et al. (2012), en accord avec la valeur de $-10,63 \pm 0,52\%$ de pente proposée par Minetti et al. (1994). En effet, pour ces valeurs de pente, l'accumulation et la restitution d'énergie élastique permettent de couvrir tous les besoins en énergie mécanique positive (Minetti et al., 1994; Snyder et al., 2012) (figure 23). Pour les pentes comprises entre -20% et -40% , Minetti et al. (2002) observent que si le coût énergétique rapporté à une distance horizontale se dégrade lorsque la pente augmente, le coût énergétique rapporté une distance verticale serait quant à lui relativement stable. Enfin, la vitesse verticale maximale pourrait être atteinte (en faisant abstraction du degré de technicité du terrain) pour des pentes comprises entre -20 et -30% (Minetti et al., 2002). Les vitesses réelles mesurées en compétition sont bien loin des vitesses théoriques calculées sur la base de la consommation énergétique, principalement pour des raisons de sécurité (Minetti et al., 2002). L'EC de coureurs expérimentés lors de la course en descente sur pente faible (-5%) est bien corrélée à leur EC lors de la course à plat ($r = 0,901$) et en montée sur pente faible ($7,5\%$; $r = 0,830$) (Breiner et al., 2018). D'autre part, l'EC en descente des coureurs expérimentés étant bien meilleure que celle des coureurs novices, une progression importante dans ce domaine peut être observée, légitimant l'entraînement dans ce domaine spécifique (Minetti et al., 2002).

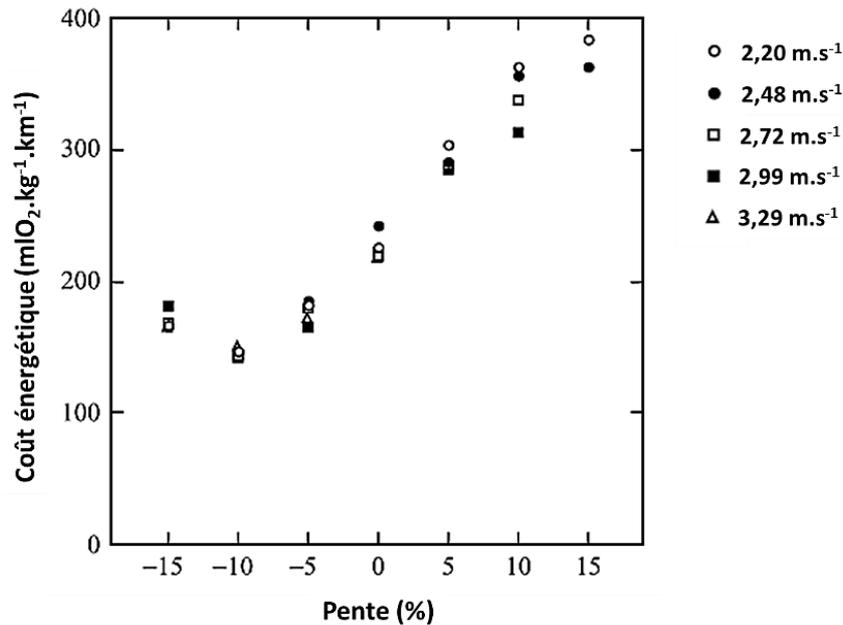


Figure 23 : Coût énergétique de la course à différentes vitesses en fonction de la pente. (D'après Minetti et al., 1994). Chaque point représente la valeur moyenne pour les sujets capables de maintenir le niveau d'exercice à moins de 90% de leur VO_{2max} (le nombre de sujet allant de 5 à 0 selon les conditions).

Cependant, au-delà de ces considérations énergétiques, l'exigence principale de la course en descente est le stress mécanique engendré, en particulier chez les coureurs non familiarisés, qui provoque des lésions musculaires voire des blessures au niveau membres inférieurs (Vernillo et al., 2016a). Avant de se concentrer sur ces aspects, nous allons examiner les particularités de la course en montée.

2.2.3. Parties ascendantes

Spécificités biomécaniques

Alors que lors de la course sur terrain plat les oscillations verticales positive et négative du centre de masse sont égales, lors de la course en montée, les muscles doivent produire un travail net positif pour élever le centre de masse et ainsi augmenter l'énergie potentielle du corps (Vernillo et al., 2016a). De plus, lorsque le pied quitte le sol, l'énergie cinétique doit être suffisante pour que le centre de masse atteigne le point haut de sa trajectoire au cours de la phase aérienne (Snyder and Farley, 2011). Ainsi, le travail mécanique interne et externe augmente avec la pente (Minetti et al., 1994), ce qui se traduit par un travail net total des articulations du membre inférieur positif, notamment au

niveau de l'articulation de la hanche (figure 20) (DeVita et al., 2008; Vernillo et al., 2016a). Par rapport à la course à plat, la fréquence de foulée augmente lors de la course en montée, ce qui augmente le travail interne, et le temps aérien est raccourci, au profit du temps de contact au sol (Vernillo et al., 2016a).

Du point de vue des forces de réaction au sol, dans le plan normal, lorsque la pente augmente, le patron de foulée passe d'une réception médio-pied à une réception avant-pied (Giandolini et al., 2015), ce qui entraîne une diminution puis une disparition du pic d'impact, tandis que le pic actif est inchangé (Gottschall and Kram, 2005b). Dans le plan parallèle, plus la pente augmente et plus les forces et le temps de freinage diminuent, tandis que les forces et le temps de propulsion s'accroissent (Dewolf et al., 2016; Gottschall and Kram, 2005b) (figure 24).

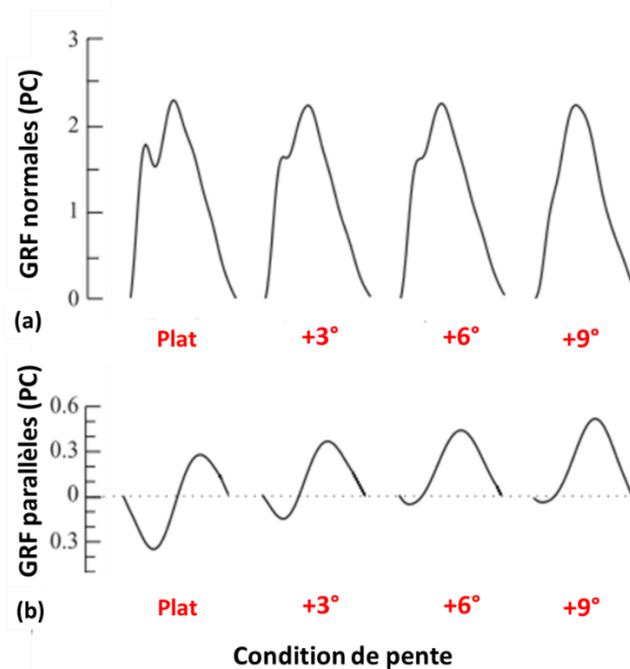


Figure 24 : Forces de réaction au sol normales (a) et parallèles (b) en fonction du temps pour un sujet de 73kg courant à 3 m.s^{-1} pour différentes conditions de pente allant de -9° à 0° (Adapté de Gottschall et Kram, 2005). GRF : Forces de réaction au sol, exprimé par rapport au poids du corps (PC).

Dewolf et al. (2016) montrent que le comportement masse-ressort persiste sur les pentes faibles, mais disparaît progressivement lorsque la pente augmente. Cette disparition est plus rapide pour les pentes positives que pour les pentes négatives et pour les vitesses de course les plus élevées. Dans le plan normal, plus la montée est raide, plus l'accumulation d'énergie élastique est faible, puisque la trajectoire du centre de masse vers le bas est de plus en plus réduite, et le corps doit générer

de l'énergie supplémentaire à chaque pas pour élever le centre de masse (Snyder et al., 2012; Snyder and Farley, 2011) (figure 25).

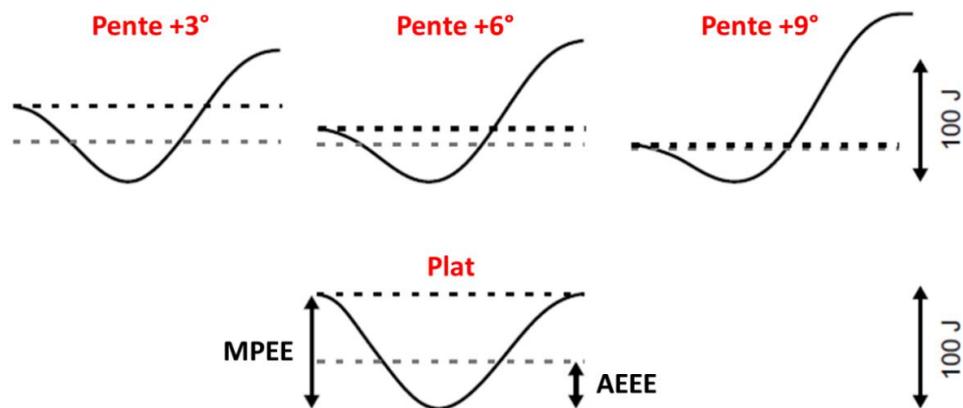


Figure 25 : Trajectoire du centre de masse et fluctuations d'énergie en fonction de la pente durant la phase d'appui lors de la course à plat ou en montée (+3° ; +6° et +9°). (Adapté de Snyder et al., 2012). L'accumulation et la restitution d'énergie élastique, ainsi que la quantité d'énergie mécanique produite et dissipée changent significativement avec la pente. Les courbes pleines représentent les fluctuations d'énergie mécanique durant la phase d'appui. Les lignes pointillées noires représentent la quantité maximale possible d'énergie élastique (MPEE) accumulée et restituée. Les lignes pointillées grises représentent la quantité anatomiquement estimée d'énergie élastique stockée (AEEE), à partir de la mesure des forces de réaction au sol et des données anatomiques pour un coureur type de 70kg. Pour des pentes modérées (<+6°), de l'énergie élastique est accumulée et restituée, mais la production prédomine. Pour des pentes au-delà de +9°, l'énergie élastique accumulée décroît et le corps doit produire un surplus d'énergie.

Conséquences sur le coût énergétique

Le travail musculaire concentrique lors de la course en montée augmente avec la pente (Gottschall and Kram, 2005b). De plus, comme l'effet de potentialisation par le réflexe d'étirement du CED diminue avec la pente, le coût énergétique de la course augmente avec la pente pour une vitesse donnée (Gottschall and Kram, 2005a; Minetti et al., 1994; Sá Filho and Machado, 2018). L'augmentation de la force produite lors de la course en montée se traduit par une augmentation de l'activité électromyographique (e.g. jusqu'à 83% et 100% d'augmentation pour les muscles grand fessier et le vaste latéral, respectivement) pour une vitesse donnée (Vernillo et al., 2016a). De plus, le moment de force de la hanche augmente avec la pente du fait de la position inclinée du coureur vers l'avant (Roberts et al., 2005). La sollicitation musculaire accrue lors de la course en montée est aussi mise en évidence par une déplétion plus importante en glycogène des muscles vaste latéral,

gastrocnémien et soléaire après deux heures de course à 75% de VO_{2max} en montée par rapport à la course à plat (Costill et al., 1974).

En conséquence, la figure 23 montre l'augmentation proportionnelle du coût énergétique de déplacement avec la pente à différentes vitesses de course lors de la course en montée (Minetti et al., 1994). Cette relation est retrouvée même pour des pentes extrêmes (*i.e.* jusqu'à 45%) (Minetti et al., 2002). La pente permettant la progression verticale la plus économique serait une pente comprise entre 20 et 30% (Minetti et al., 2002). Pour les pentes caractéristiques des épreuves de Km vertical les plus raides (30° ou 57,74%), Ortiz et al. (2017) rapportent que la marche est plus économique pour des vitesses comprises entre 0,3 et 0,7 ms^{-1} , tandis qu'au-delà, la course deviendrait le mode de déplacement le plus économique.

Les études récentes sont contradictoires quant à la relation entre l'EC à plat ou en montée (Balducci et al., 2016, 2017b; Breiner et al., 2018; Willis et al., 2019). En effet, Breiner et al. (2018) et Willis et al. (2019) rapportent une corrélation importante ($r = 0,909$ et $r = 0,826$, respectivement), entre l'EC mesurée à plat et celle mesurée en montée (7,5% et 12,5% de pente, respectivement) chez une population d'ultra-traileurs très entraînés. Les valeurs d'EC mesurées à plat sont moins bonnes que celles mesurées chez des marathoniens experts, ce qui montre que les qualités développées par ces coureurs élités de différentes disciplines ne sont pas les mêmes. De façon similaire, mais pour une population de pratiquants expérimentés de niveau plus hétérogène, Balducci et al. (2017) rapportent une corrélation importante ($r = 0,826$) entre l'EC mesurée sur le plat ou à 10% de pente, mais l'EC en montée mesurée chez ces ultra-traileurs est moins bonne que celle estimée théoriquement à partir de leur EC à plat avec l'équation de di Prampero et al. (2009), avec des différences individuelles allant de 0% à 14% (Balducci et al., 2017b). Enfin, dans une étude portant sur 10 coureurs de trail bien entraînés, Balducci et al. (2016) ne trouvent aucune corrélation entre l'EC sur le plat ou en montée à 12,5% et 25% de pente ($r = 0,10$ et $r = 0,09$, respectivement), tandis que la corrélation entre l'EC à 12,5% et 25% est forte. Une expérimentation sur un plus grand nombre de sujet serait nécessaire pour savoir si l'EC à plat et en montée raide sont corrélées. Néanmoins, ces résultats amènent à s'interroger sur la pertinence de l'extrapolation de valeurs mesurées sur tapis de course à la discipline du trail, et suggèrent la nécessité de mesurer l'EC en conditions réelles de trail à l'aide de systèmes portatifs d'analyse des échanges gazeux.

Les spécificités biomécaniques décrites précédemment et le type de sollicitation musculaire (*i.e.* à dominante concentrique en montée et excentrique en descente) ont des conséquences directes sur l'étiologie de la fatigue inhérente à une épreuve de trail.

3. Fatigue neuromusculaire et performance en Trail running

3.1. Caractérisation de la fatigue neuromusculaire

3.1.1. Définitions et étiologie

La fatigue est définie par le dictionnaire Larousse comme un « état physiologique consécutif à un effort prolongé, à un travail physique ou intellectuel intense et se traduisant par une difficulté à continuer cet effort ou ce travail ». Dans le domaine de la physiopathologie, la fatigue peut être considérée comme un processus chronique chez les patients ayant des pathologies sévères. La fatigue s'apparente donc à un modèle et/ou paradigme généraliste qui peut être employé dans de nombreuses situations physiologiques ou pathologiques, et qui peut référer à un état transitoire ou chronique (Twomey et al., 2017). Pour illustrer le caractère polymorphe de la fatigue, Gruet (2018) a récemment évoqué, dans une revue de questions, les notions complexes de fatigabilité musculaire et de fatigue perçue renvoyant à des mécanismes sous-jacents différents et spécifiques.

Dans le contexte sportif, le terme de « fatigue » est utilisé pour décrire une baisse de performance induite par l'exercice, l'exercice étant défini comme une activité musculaire pouvant potentiellement conduire à une perturbation de l'homéostasie (Winter and Fowler, 2009). Par le passé, la fatigue était définie comme l'incapacité de maintenir la force requise pour une tâche donnée (Joyner, 2016). Cette définition était associée à la notion de « point de rupture » et à une manifestation soudaine de la fatigue par l'arrêt de l'exercice. Selon Gandevia (2001), la fatigue est un processus qui évolue au cours de l'effort physique, et n'apparaît pas uniquement lors du « point de rupture » marqué par l'incapacité à maintenir la force requise. D'ailleurs, l'état initial du système neuromusculaire (*e.g.* réserves énergétiques, concentrations ioniques, agencement des protéines contractiles) est altéré dès le début de l'exercice, puis la fatigue se développe progressivement (Boyas and Guével, 2011). D'autre part, la fatigue doit être distinguée des dommages ou de la faiblesse musculaires (qui persistent sur de plus longues périodes et peuvent être indépendants de l'exercice, par exemple en cas de pathologie) par le fait qu'elle est réversible par le repos (Twomey et al., 2017). Dans le cadre de cette thèse, la fatigue sera considérée comme étant « la diminution, réversible par le repos, de la capacité de production de force et/ou de vitesse en réponse à une activité contractile » (Kent-Braun et al., 2012). La fatigue ayant différentes origines possibles, la notion de fatigue neuromusculaire apparaît plus appropriée dans le contexte de nos études et sera privilégiée dans ce chapitre.

Selon le type d'effort réalisé, l'étiologie de la fatigue neuromusculaire peut varier, et son étude doit prendre en compte tous les facteurs mis en jeu depuis le signal moteur jusqu'à l'interaction énergie-dépendante de l'actine et de la myosine ; comprenant le niveau d'activation musculaire, la

fonction vasculaire, la bioénergétique, la signalisation intracellulaire et la mécanique des molécules contractiles (Kent-Braun et al., 2012). Dans l'approche à laquelle nous nous référons dans ce travail, la fatigue neuromusculaire peut donc être d'origine centrale (diminution de la commande nerveuse) et périphérique (changements au niveau ou en aval de la jonction neuromusculaire) (Gandevia, 2001). La défaillance d'un ou plusieurs des événements en série mis en jeu dans la production de force peut conduire à la perte de force caractérisant la fatigue, comme le schématise la figure 26. Différentes méthodes expérimentales, de la fibre isolée aux tests réalisés à l'échelle humaine avant, pendant et après l'exercice, permettent d'identifier les mécanismes impliqués dans la fatigue (Place et al., 2010).

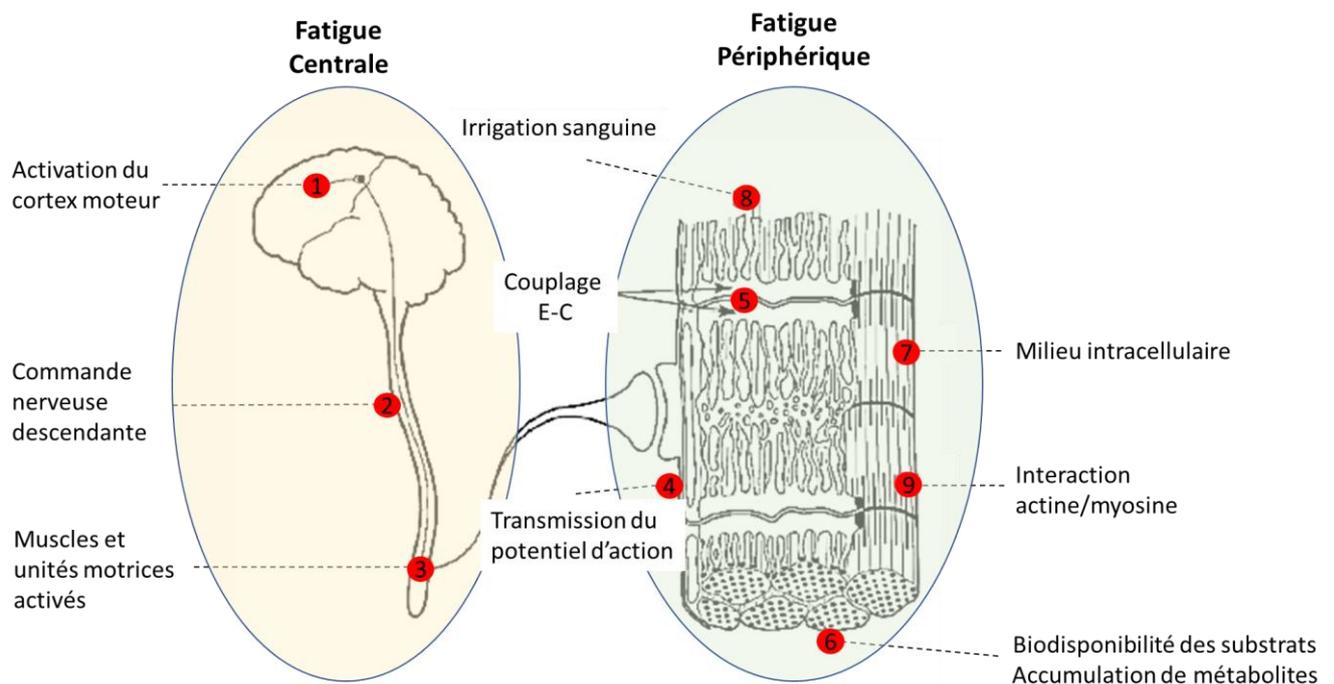


Figure 26 : Sites potentiels de manifestation de la fatigue neuromusculaire. (Adapté de Bigland-Ritchie, 1981). Ils peuvent être répartis en quatre catégories principales : sites 1 à 4 : les sites responsables d'un signal électrique suffisant depuis le système nerveux central jusqu'aux muscles ; sites 6 à 8 : les processus métaboliques et enzymatiques permettant de pourvoir en énergie le mécanisme contractile ; site 5 : le couplage entre excitation et contraction, faisant le lien entre les 2 catégories sus-citées ; site 9 : l'interaction entre l'actine et la myosine.

La fatigue périphérique

La fatigue périphérique peut être définie comme une altération de la capacité intrinsèque du muscle à produire une force et/ou une vitesse, et est caractérisée par une altération des processus de contraction situés en aval de la jonction neuromusculaire (Bigland-Ritchie et Woods, 1984; Gandevia, 2001). Différents mécanismes de perturbations ioniques peuvent être mis en jeu dans ce type de

fatigue. D'une part, la réduction de la capacité de production de force des ponts actine-myosine. Celle-ci serait principalement due à l'accumulation d'ions phosphate inorganique, principalement dans les fibres musculaires rapides mises en jeu dans la production de niveaux de force élevés (Kent-Braun et al., 2012). D'autre part, la sensibilité des myofibrilles aux ions calcium (Ca^{2+}) peut être réduite par l'accumulation d'ions phosphate et hydrogène, ce qui perturbe la formation des ponts actine-myosine (Kent-Braun et al., 2012). Enfin, la diminution de la concentration intracellulaire en ions potassium et l'augmentation de la concentration extra-cellulaire en ions sodium entraînent une dépolarisation relative (*i.e.* potentiel de repos proche de -60 mV à la place de -70 à -80 mV hors contexte de fatigue) de la membrane des tubules t, ce qui entraîne une diminution de la libération et de la recapture du Ca^{2+} par le réticulum sarcoplasmique, et par conséquent perturbe la formation de ponts actine-myosine (Kent-Braun et al., 2012).

A ces mécanismes ioniques s'ajoutent une limitation de l'irrigation sanguine musculaire locale (qui limite l'apport en oxygène et en substrats et l'évacuation des métabolites générés par l'effort), ainsi que la diminution de la biodisponibilité des substrats (Wan et al., 2017). Lors d'exercices prolongés (> 1 h) à intensité élevée, les molécules de glycogène musculaire et hépatique constituent une source majeure d'énergie pour la synthèse de l'ATP (Kent et al., 2016). En plus de ce rôle énergétique, le glycogène contribue au maintien du métabolisme oxydatif ainsi qu'à un bon fonctionnement du couplage excitation-contraction et à la relaxation suivant la contraction (Kent et al., 2016; Wan et al., 2017).

L'altération du couplage excitation-contraction (E-C) pourrait être causée, au moins en partie, par la disruption des membranes des sarcolemmes impliquées dans ce couplage (Millet and Lepers, 2004). Ainsi, la fatigue dite de « basse fréquence », exprimée dans cette thèse à partir de l'évolution du ratio 10:100⁵, caractérise une altération du couplage E-C et serait un indicateur de dommages musculaires causés par un stress mécanique (Millet and Lepers, 2004). Le couplage E-C est l'ensemble des phénomènes qui permettent le passage du signal depuis le sarcolemme vers les myofibrilles. Au repos et en l'absence de fatigue, la concentration du calcium dans le sarcoplasme est très basse (environ 0,1 $\mu\text{mol.L}^{-1}$). L'arrivée du potentiel d'action musculaire au niveau des triades (*i.e.* tubules T et citernes terminales du réticulum sarcoplasmique) provoque un flux de calcium depuis le réticulum sarcoplasmique vers le sarcoplasme. C'est cette augmentation, pouvant aller jusqu'à un facteur 1000,

⁵ Fatigue basse fréquence : diminution importante de la réponse mécanique suite à une stimulation électrique à basse fréquence par rapport à une stimulation électrique à haute fréquence. Après un exercice excentrique ou de type trail, la perte de force est relativement plus élevée aux basses fréquences (10-20 Hz) que pour les fréquences élevées (50-100Hz), ce qui diminue le ratio entre basse fréquence et haute fréquence (*e.g.* ratio 10:100).

de la concentration sarcoplasmique en calcium, qui permet la contraction musculaire par interaction entre les têtes de myosine et les filaments d'actine (Navarra, 2017).

La fatigue centrale

La fatigue centrale peut être définie comme une réduction de la commande nerveuse entraînant une incapacité à recruter et/ou innover toutes les unités motrices à une fréquence de décharge nécessaire pour maximiser la force ou la puissance (Millet et al., 2018). Le niveau d'activation volontaire est le niveau du signal envoyé au pool de motoneurones lors d'une contraction volontaire. Le déficit d'activation volontaire qui caractérise la fatigue centrale peut être mesuré grâce à la méthode de la surimposition (« *twitch interpolation* »), qui consiste à stimuler de manière supra-maximale le nerf moteur pendant une contraction maximale volontaire, et ainsi provoquer la dépolarisation de l'axone des motoneurones afin d'assurer le recrutement de toutes les unités motrices (figure 27 ; (1)) (Gandevia, 2001). De plus, la même stimulation sur muscle relâché permet d'obtenir l'onde M via l'EMG mesuré par des électrodes placées sur le muscle, et d'ainsi évaluer l'excitabilité du sarcolemme et la transmission du signal à la jonction neuromusculaire (mécanismes entrant dans la fatigue périphérique)⁶.

Il est communément admis que les mécanismes responsables de la fatigue centrale peuvent se situer aussi bien au niveau spinal qu'au niveau supraspinal ou intracortical (Gandevia, 2001). Des mécanismes psychologiques et/ou émotionnels sont également impliqués, incluant la volonté, l'humeur, la tolérance à la douleur (Nybo et Secher, 2004). Dans notre travail, nous nous limiterons aux composantes physiologiques de la fatigue centrale, objectivées à partir de la méthode de la surimposition (*twitch interpolation*), qui permet seulement d'identifier un déficit d'activation centrale. L'identification des mécanismes supraspinaux nécessite de combiner l'utilisation de la stimulation magnétique transcrânienne à la méthode de la surimposition (Kent-Braun et al., 2012; Millet et al., 2018; Temesi et al., 2014) (figure 27 ; (2)). Celle-ci permet de mesurer l'excitabilité et/ou l'inhibition au niveau cortical par une stimulation magnétique appliquée au niveau du cortex moteur pour activer directement le muscle considéré. Enfin, une stimulation électrique de faible intensité appliquée au niveau du nerf périphérique active préférentiellement les fibres sensorielles de type Ia, qui ont une synapse sur le motoneurone α . La réponse musculaire à cette stimulation est appelée réflexe de

⁶ Les méthodes d'évaluation de la fonction neuromusculaire sont détaillées dans la partie « méthodes » de cette thèse

Hoffmann, et est utilisée pour évaluer l'excitabilité et l'inhibition au niveau spinal (Duchateau and Enoka, 2016; Kent-Braun et al., 2012) (figure 27 ; (3)).

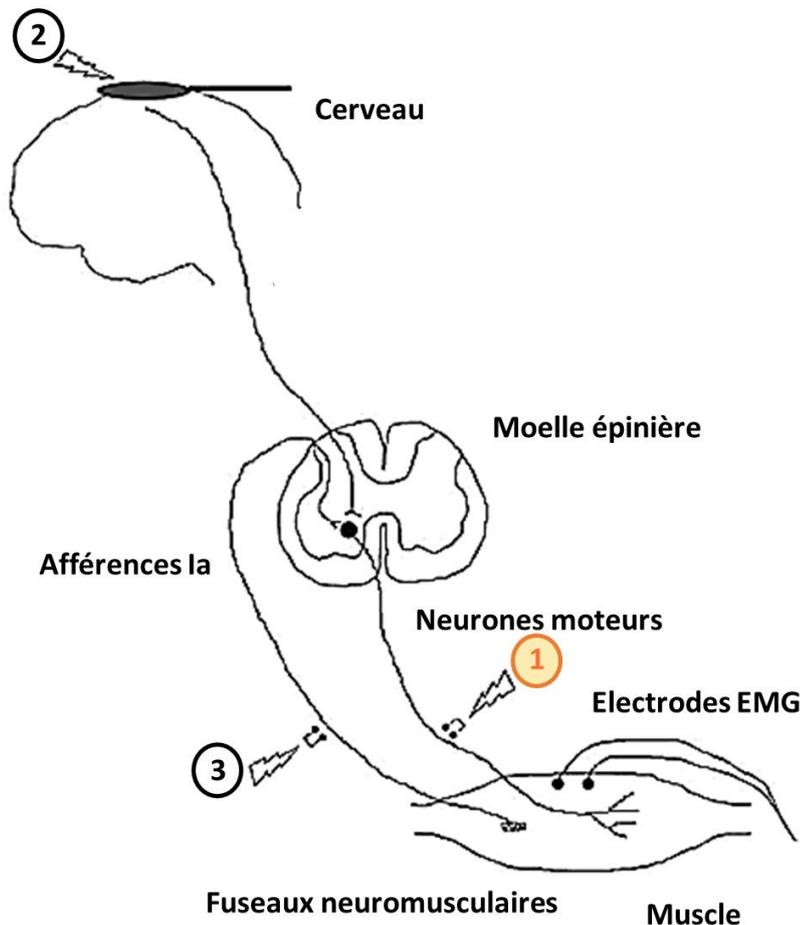


Figure 27 : Sites de stimulation pour l'évaluation de la fonction neuromusculaire. (Adapté de Kent-Braun et al., 2012). (1) Stimulation du nerf moteur à une intensité de stimulation suffisante pour recruter toutes les unités motrices, permettant d'enregistrer l'activité électromyographique (EMG), via des électrodes, la mesure de l'onde M sur muscle relâché, et le niveau d'activation volontaire lorsque la secousse est surimposée à une contraction maximale. C'est la méthode utilisée dans les travaux de cette thèse pour l'évaluation de la fonction neuromusculaire. (2) Stimulation magnétique transcrânienne, appliquée sur le cortex moteur afin d'activer le muscle d'intérêt, et ainsi caractériser l'activation et/ou l'inhibition corticale. (3) La stimulation du neurone moteur à faible intensité active les fibres sensibles (afférences Ia) et déclenche le réflexe de Hoffmann, permettant d'évaluer l'excitabilité et l'inhibition spinales.

Dans le contexte d'efforts d'endurance et d'ultra-endurance, plusieurs mécanismes ont été proposés pour s'intéresser à l'étiologie de la fatigue centrale, comme le schématise la figure 28.

Tout d'abord, à l'étage cortical, le niveau d'activation des aires sensori-motrices peut être altéré au cours d'un effort fatiguant (Taylor et al., 2006) (figure 28 ; (1)). Des hypothèses biochimiques ont été aussi proposées, telle que l'augmentation de la sérotonine cérébrale au cours d'un effort prolongé, qui pourrait induire une fatigue centrale en réduisant le niveau d'activation centrale (Davis et Bailey, 1997; Nybo et Secher, 2004). Enfin, l'hyperthermie altère la capacité à maintenir une activation motrice maximale, et l'hypoglycémie participe à l'apparition de la fatigue centrale par une augmentation de la perception de l'effort (Nybo et Secher, 2004).

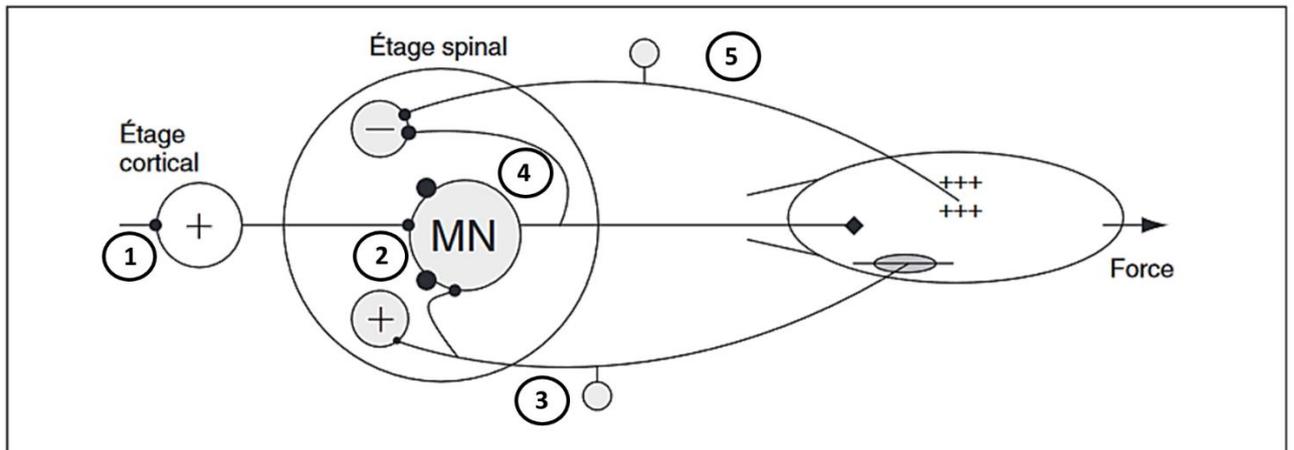


Figure 28 : Les possibles mécanismes responsables de la réduction de la commande motrice avec la fatigue. (D'après Lepers et al., 2004). (1) Diminution de l'influx en provenance du cortex moteur ; (2) Adaptation au niveau du motoneurone lui-même ; (3) Réduction de l'influx en provenance des fuseaux neuromusculaires ; (4) Augmentation de l'inhibition de Renshaw, (5) Inhibition due aux récepteurs musculaires de type III et IV⁷.

A l'étage spinal, on observe une diminution de la fréquence de décharge des motoneurones avec la fatigue (Gandevia, 2001). Les mécanismes mis en jeu sont représentés par les numéros 2, 3, 4 et 5 de la figure 28.

Parmi ces mécanismes explicatifs de l'apparition d'une fatigue centrale au cours d'un effort d'endurance, l'inhibition des motoneurones par les afférences de type III et IV est particulièrement intéressante, car ce mécanisme permet indirectement de réduire ou de limiter la fatigue périphérique (Taylor et al., 2016) (figure 29). En effet, la fréquence de décharge des afférences musculaires de type III et IV augmente lors de contractions fatigantes, provoquant une augmentation réflexe de la fréquence cardiaque, de la tension artérielle et de la respiration, et par conséquent le débit sanguin

⁷ - Les fibres de type III, myélinisées, sont sensibles aux stimuli mécaniques et les fibres de type IV, non myélinisées, sont sensibles aux stimuli métaboliques (Venturelli et al., 2017).

musculaire et l'oxygénation. Ces réponses permettraient de retarder le développement de la fatigue intrinsèque au muscle (fatigue périphérique) (Taylor et al., 2016). L'augmentation de la fréquence de décharge des afférences musculaires de type III et IV entraîne également une réduction de la commande motrice volontaire, contribuant ainsi au développement d'une fatigue centrale (Taylor et al., 2016). Enfin, la fréquence de décharge des afférences musculaires de type III et IV augmente la fatigue supraspinale en diminuant l'excitabilité du cortex moteur (Sidhu et al., 2017) et exerce au niveau spinal une inhibition pré-synaptique sur l'activation des motoneurones (Taylor et al., 2016).

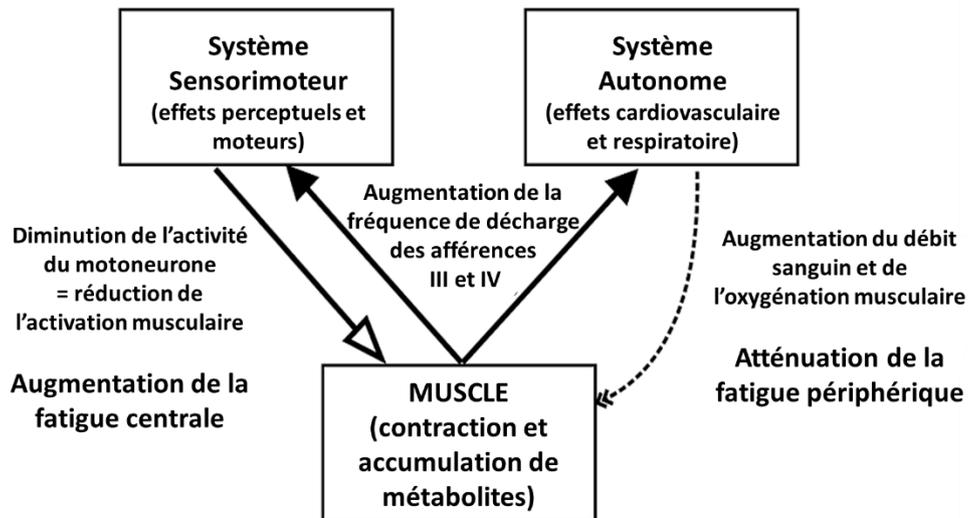


Figure 29 : Contribution des afférences musculaires de type III et IV dans le développement de la fatigue neuromusculaire. (Adapté de Taylor et al., 2016).

3.1.2. Fatigue neuromusculaire et courses d'endurance

La fatigue neuromusculaire et la baisse de performance qui en résulte varient selon le type de contraction impliqué, le patron d'activation musculaire, les groupes musculaires testés et les modalités (*i.e.* durée, intensité) de l'exercice. On parle de «dépendance à la tâche de la fatigue neuromusculaire» (Giandolini et al., 2016c ; Millet and Lepers, 2004). Comme nous l'avons détaillé précédemment, la course à plat se caractérise par des CED répétés au niveau des structures musculo-tendineuses des groupes extenseurs des membres inférieurs (Nicol et al., 2006), tandis que la course en montée et en descente est principalement caractérisée par des modes d'action musculaire à dominante concentrique et excentrique, respectivement (Abe et al., 2011). Par conséquent, la fatigue générée par une compétition de trail est potentiellement différente (causes, localisation, magnitude) de celle générée par la course traditionnelle.

Il a été démontré que la fatigue centrale était présente en course d'endurance (Millet et Lepers, 2004). Notamment, il existe une corrélation significative entre la perte de FMV et le déficit d'activation volontaire à l'issue d'une épreuve de trail (30km et 800m D+/-) (Millet et al., 2003a). Si la perte de FMV des muscles extenseurs du genou est légèrement plus marquée suite à une épreuve de trail de 65km (Millet et al., 2002) par rapport à une épreuve de 30km (Millet et al., 2003a) (-30,2% vs -23,5%, respectivement), le déficit d'activation volontaire est presque quatre fois plus important suite à l'épreuve de 65km (-27,7% vs -7,6%). A l'issue d'épreuves d'endurance comme le cyclisme (Lepers et al., 2002) ou le ski de fond (Millet et al., 2003c) induisant des dommages musculaires moins importants, le déficit d'activation volontaire est présent, mais moins important. Il est établi que les mécanismes de régulation des motoneurons au niveau spinal par les afférences inhibitrices de type III et IV et la disfacilitation issue des fuseaux neuromusculaires contribuent au déficit d'activation volontaire suite à un exercice prolongé (Millet et Lepers, 2004). Par ailleurs, une fatigue d'origine supraspinale a été mise en évidence suite à un ultra-trail de 110 km (Temesi et al., 2014) et ne peut être exclue lors d'épreuves d'endurance de plus courte durée.

Cependant, la fatigue d'origine centrale ne permet pas à elle seule d'expliquer entièrement la perte de FMV à l'issue d'épreuves d'endurance. Ainsi, des altérations de la propagation neuromusculaire, du couplage E-C et de l'appareil contractile peuvent également être impliqués (Millet and Lepers, 2004). La mesure de l'onde M en réponse à un stimulus électrique permet d'estimer les modifications du niveau d'excitabilité de la membrane du sarcolemme. On observe une hétérogénéité importante de la réponse de ce paramètre entre les différentes études menées suite à des épreuves d'endurance. Cette hétérogénéité de la réponse de l'onde M peut s'expliquer par le fait que l'entraînement en endurance augmente la concentration des pompes sodium-potassium. Par conséquent, le statut d'entraînement des individus influence l'excitabilité du sarcolemme, ainsi que ses conséquences sur la perte de FMV (Millet and Lepers, 2004). La fatigue basse fréquence, provoquée par les dommages musculaires, n'est pas retrouvée au décours d'activités d'endurance à prédominance concentrique (cyclisme), chez des coureurs à pied de haut niveau sur un marathon impliquant des CED répétés (Petersen et al., 2007)), ou lors d'une épreuve de trail de 30km et 800m de D+/- (Millet et al., 2003a). Cependant, cette absence de fatigue basse fréquence lors de tests post-effort ne permet pas d'affirmer l'absence de perturbation du couplage E-C, car il peut exister un mécanisme de potentiation (Millet and Lepers, 2004).

Enfin, la fatigue basse fréquence est caractéristique de la course en descente, exercice à dominante excentrique. Ainsi, une fatigue basse fréquence a été observée au niveau des muscles fléchisseurs plantaires et/ou extenseurs du genou suite à 30 min de course en descente sur tapis

roulant (vitesse 10 km.h⁻¹ et pente -20%) (Martin et al., 2005) ou après une course en descente sur sentiers de 6,5 km et 1264m de D- (Giandolini et al., 2016b). Ceci montre que cet exercice est à l'origine de dommages musculaires conséquents, de même qu'un ultra-trail de 166km et 9500m de D+/- au cours duquel la vitesse de course est inférieure mais dont le cumul de dénivélé est presque huit fois supérieur (Millet et al., 2011c).

3.1.3. Conséquence de la fatigue neuromusculaire sur l'économie de course

La fatigue neuromusculaire qui se développe au cours d'épreuves d'endurance peut impacter l'EC, via différents mécanismes. Sur le plan métabolique, le rendement de la phosphorylation oxydative (*i.e.* transformation de l'énergie chimique issue de l'hydrolyse des substrats énergétiques en molécule d'ATP) est réduit à l'issue d'une épreuve d'ultra-endurance (raid multisport simulé en laboratoire) (Fernström et al., 2007), et l'oxydation des glucides diminue au cours de l'effort au profit de celle des lipides (on parle de « shift métabolique »), ce qui induirait une élévation de la VO₂ au cours du temps. Ce phénomène propre aux épreuves d'endurance a été constaté par des mesures en cours d'effort dès le 1^{er} tiers d'une épreuve de trail de 65km et 1093m D+/- (Scheer et al., 2018c). Ce « shift métabolique » est important à prendre en compte dans les modalités d'évaluation de l'EC, puisque l'équivalent énergétique de l'oxygène diffère en fonction de la proportion de glucides et d'acides gras oxydés. Ainsi, il est préférable d'exprimer l'EC en unités énergétiques (J ou Kcal) à l'aide du quotient respiratoire et des tables d'équivalent énergétique de l'oxygène⁸ (Fletcher et al., 2009; Vernillo et al., 2017) plutôt qu'en millilitres d'oxygène.

Depuis les années 90, il est connu que l'EC est dégradée suite à une épreuve de marathon. Cependant, les auteurs notent que cette dégradation est moins marquée que celle de la fatigue neuromusculaire mesurée (Nicol et al., 1991). De façon similaire, chez des marathonniens élites, Petersen et al. (2007) montrent une diminution de la puissance musculaire des membres inférieurs et une dégradation de l'EC, qu'ils attribuent à une diminution de l'efficacité énergétique du CED. Enfin, Gimenez et al. (2013) montrent une dégradation de l'EC au cours des 8 premières heures d'une épreuve de 24 heures de course sur tapis roulant à une vitesse de 8 km.h⁻¹, puis une stabilisation au cours des 16 heures suivantes. Il est intéressant de souligner que les sujets ayant maintenu la fraction

⁸ Lorsque le quotient respiratoire est égal à 1 (oxydation des glucides), l'équivalent énergétique de l'oxygène est de 5,04 kcal par litre d'oxygène ; lorsque le quotient respiratoire est d'environ 0,7 (oxydation des acides gras), l'équivalent énergétique de l'oxygène est de 4,68 kcal par litre d'oxygène.

de VO_{2max} la plus élevée étaient également ceux dont la dégradation de l'EC était la plus marquée, ce qui est en faveur de l'hypothèse d'un compromis à établir lors d'épreuves d'endurance entre l'intensité de l'effort et l'EC (Gimenez et al., 2013).

Dans le cadre d'une épreuve de trail, le dénivelé est un paramètre important à prendre en compte, ainsi que la condition de pente à laquelle l'EC est mesurée. En effet, après une épreuve de 65km et 4000m D+/-, Vernillo et al. (2015) rapportent une dégradation de l'EC de 13,1% mesurée en course en descente (-5%), mais pas lors de la course à plat, ni en montée. La perte de force n'était pas mesurée, mais cette dégradation était corrélée à la durée de l'épreuve (*i.e.* dégradation plus importante pour les coureurs les plus lents). Cependant, sur une épreuve de distance équivalente mais avec un dénivelé positif et négatif beaucoup moins important (1093m vs 4000m), Scheer et al. (2018) rapportent une dégradation de l'EC mesurée en course à plat, en montée et en descente.

Cette altération de l'EC observée dans certaines conditions expérimentales pourrait résulter de l'importance de la fatigue neuromusculaire induite lors de l'exercice (pour revue, Vernillo et al. (2017)). Dans cette revue de synthèse, 12 études sur 21 recensées indiquent une altération de l'EC (2,5-20%) consécutivement à un exercice générant une fatigue centrale et/ou périphérique. Ce manque de consensus pourrait s'expliquer par les conditions d'évaluation de l'EC (*e.g.* pré-post exercice, évaluation en laboratoire, inclinaison du tapis roulant). Il a été suggéré que la fatigue neuromusculaire pourrait être compensée par une commande nerveuse plus importante en direction des muscles actifs pour produire un niveau de force équivalent, notamment pendant la phase de propulsion, entraînant une augmentation de la VO_2 , et, par conséquent, une détérioration de l'EC (Bigland-Ritchie and Woods, 1976).

Malgré l'augmentation de la fatigue neuromusculaire avec le temps de course (Giandolini et al., 2016d), l'EC n'est pas toujours dégradée suite à un ultra-trail, et peut même être améliorée suite à une épreuve extrême comme le Tor des Géants (330km et 24000m D+/-) (Vernillo et al., 2016b). Cette réponse de l'EC pourrait être liée à des adaptations favorables au niveau du contrôle moteur (Vernillo et al., 2017). En effet, la fatigue neuromusculaire pourrait être atténuée par une répartition de la force sur d'autres unités motrices (Barry and Enoka, 2007), palliant ainsi à la perte de force des unités motrices fatiguées (Turpin et al., 2011). Cette stratégie de répartition de l'activation au sein des unités motrices serait plus propice aux efforts de faible intensité (Millet et al., 2012b), pouvant expliquer la moindre altération de l'EC pour des épreuves d'ultra-marathon par rapport à des épreuves de quelques heures (Vernillo et al., 2017).

Par ailleurs, Giandolini et al. (2016a) rapportent à l'issue d'un ultra-trail (110km et 5862m D+/-) une corrélation positive entre la fatigue périphérique des muscles fléchisseurs plantaires et l'amplitude de mouvement de la cheville pendant la foulée. La fatigue périphérique des muscles fléchisseurs plantaires était aussi corrélée à l'augmentation de la fréquence de foulée et avec l'angle de l'articulation de la cheville au moment de la pose de pied (*i.e.* pose avant-pied ou talon moins marquée, évoluant vers une pose de pied à plat). Bien qu'aucune mesure de l'EC n'ait été réalisée dans ce travail, les résultats principaux confortent l'hypothèse de Millet et al. (2012), selon laquelle lors d'une course d'ultra-endurance, le patron de foulée évolue afin de minimiser les contraintes appliquées au système musculo-squelettique, au dépend de l'EC, et que ces adaptations peuvent être corrélées à la fatigue périphérique des muscles fléchisseurs plantaires. Cependant, chez des coureurs très entraînés, Vernillo et al. (2019) ont récemment montré que la fréquence de foulée n'augmentait pas avec la fatigue suite à un effort de 6h de course, et que les coureurs choisissaient spontanément, comme démontré précédemment en l'absence de fatigue, la fréquence de foulée associée à une EC optimale (Hunter et Smith, 2007). Ainsi, les conséquences de la fatigue sur la cinématique de foulée et les réponses de l'EC qui en découlent pourraient être influencées par le degré d'entraînement des coureurs.

Dans ce contexte, Hayes et al. (2011) ont mis en évidence une forte corrélation négative ($r = 0,709$ à $0,798$; $P = 0,03$ à $0,01$) entre l'endurance musculaire des extenseurs du genou et la dégradation de l'EC suite à une course de 30min en endurance comprenant un effort fatiguant de 4min à la vitesse associée à VO_{2max} . Ainsi, l'endurance musculaire (évaluée par 2 blocs de 20 secondes de contractions excentriques sur dynamomètre isocinétique à $180^{\circ}.s^{-1}$) conférerait une résistance à la fatigue, et permettrait une moindre dégradation de l'EC (Hayes et al., 2011). Dans la partie suivante, nous allons voir les caractéristiques spécifiques (*i.e.* origine, magnitude) de la fatigue générée par des épreuves d'ultra-trail et de trail courte distance, ainsi que le rôle joué par le dénivelé positif et négatif dans l'apparition de cette fatigue.

3.2. Fatigue neuromusculaire spécifique à la sollicitation musculaire en trail

Dans une revue de littérature récente, Giandolini et al. (2016c) ont caractérisé l'évolution de la fonction neuromusculaire des extenseurs du genou (EG) et/ou des fléchisseurs plantaires (FP) à l'issue de trails de formats XS à XXL. Pour les EG comme pour les FP, une relation non linéaire est observée entre la perte de force et la durée de course (figure 30) (Giandolini et al., 2016d). Pour les

épreuves les plus longues (>160 km) la perte de force est moindre, probablement du fait de la plus faible vitesse de course adoptée, moins traumatisante pour les structures ostéoarticulaires (Saugy et al., 2013). Il est intéressant de noter que, pour des études ayant été conduites sur des épreuves d’(ultra)-trails avec un dénivelé positif et négatif élevé ou sur un terrain plat, cette relation non linéaire entre durée et fatigue est similaire, suggérant que la durée de l’exercice plus que le dénivelé total influence la fatigue neuromusculaire globale (*i.e.* la perte de force mesurée) (Giandolini et al., 2016d).

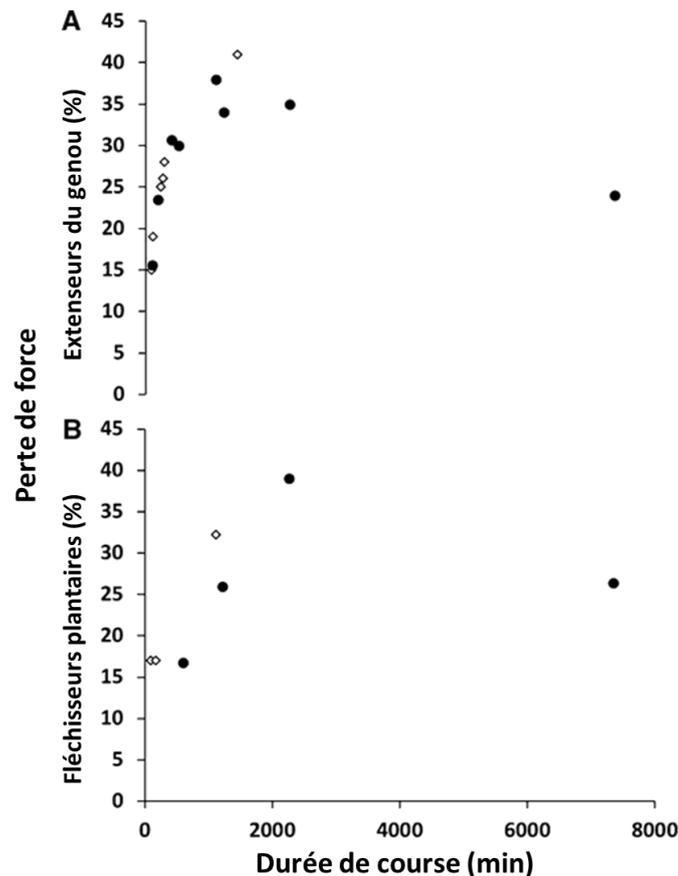


Figure 30 : Perte de force des muscles extenseurs du genou (A) et fléchisseurs plantaires (B) avec la durée de course, mesurée à partir de la comparaison entre les situations pré- et post-exercice. (Adapté de Giandolini et al., 2016c). Les losanges blancs se réfèrent à des épreuves à plat et les cercles noirs à des épreuves de trail et ultra-trails.

Ainsi, la perte de force des muscles EG et FP est similaire pour une durée de course donnée. Cependant, lorsque l’étiologie de la fatigue neuromusculaire est investiguée, les études montrent une prédominance de l’origine centrale (déficit d’activation volontaire) pour les EG et de l’origine périphérique pour les FP (altération de la réponse mécanique aux stimulations sur muscle relâché)

(Giandolini et al., 2016d). Cependant, l'étiologie de la fatigue neuromusculaire est aussi dépendante du type de contractions musculaires impliquées, et par conséquent de la pente.

3.2.1. Fatigue neuromusculaire spécifique à la course en montée

Peu d'études ont abordé spécifiquement la fatigue neuromusculaire induite par la course en montée. Lattier et al. (2004a) ont étudié chez des coureurs bien entraînés l'impact d'un protocole intermittent à haute intensité sur tapis incliné à +18% (*i.e.* 10 répétitions de 1min à 120% de la vitesse maximale aérobie, avec 2min de récupération passive). La perte de FMV de 8% des EG pourrait être en partie due à une fatigue centrale, une tendance statistique étant observée au niveau du déficit d'activation volontaire. Cependant, la principale cause de la perte de FMV pourrait être une altération du couplage E-C, mise en évidence par les modifications significatives de la réponse contractile aux stimuli électriques et une fatigue basse fréquence (Lattier et al., 2004a). La nature concentrique de la sollicitation musculaire lors de la course en montée suggère que l'altération du couplage E-C est liée à des modifications métaboliques plutôt que mécaniques (Lattier et al., 2004a; Pokora et al., 2014). En effet, pendant la course à haute intensité, le phosphate inorganique peut jouer un rôle majeur dans le développement d'une fatigue basse fréquence. Le phosphate inorganique produit pendant l'effort pourrait pénétrer dans le réticulum sarcoplasmique et précipiter avec les ions calcium, réduisant ainsi le calcium libre disponible pour être libéré du réticulum sarcoplasmique et contribuer à la contraction musculaire (Allen et al., 2008). En revanche, l'absence de modification de la réponse à des stimuli à haute fréquence suggère que, contrairement à ce qui a été observé sur des fibres musculaires isolées, en condition de course en montée à haute intensité, l'acidose et les concentrations élevées de lactate n'ont pas d'effets délétères sur la force isométrique tétanique maximale (Lattier et al., 2004a). En récupération, la FMV n'était pas entièrement restaurée au cours de la première heure post-effort, probablement en raison de la persistance d'une altération du couplage E-C (Lattier et al., 2004b).

Lors d'une épreuve en montée continue et prolongée (*i.e.* 43km d'ascension de l'Etna, 3000m D+, 5h30 de course en moyenne), Giovanelli et al. (2016) rapportent une perte de puissance des membres inférieurs (évaluée par un saut en contre-mouvement). Parallèlement, Lazzer et al. (2015) rapportent une dégradation de l'EC de 8,7%, en relation avec des changements biomécaniques de la foulée (*i.e.* augmentation du temps de contact et des oscillations verticales, diminution du temps aérien, de la fréquence de foulée, de la raideur verticale et de la raideur de jambe). Ces adaptations biomécaniques étaient inversement corrélées à la puissance des membres inférieurs, et apparaissaient plus tardivement dans l'épreuve pour les coureurs les plus performants (Giovanelli et al., 2016), ce qui

laisse supposer une meilleure résistance à la fatigue de ces coureurs. De plus, l'EC était corrélée à la performance, et les athlètes présentant une puissance des membres inférieurs plus élevée présentaient également une moindre dégradation de l'EC durant l'épreuve. Les auteurs concluent donc que l'entraînement en puissance des membres inférieurs pourrait améliorer les performances en course de montée prolongée (Giovanelli et al., 2016; Lazzer et al., 2015).

3.2.2. Fatigue neuromusculaire spécifique à la course en descente

La course en descente induit une diminution de la FMV des EG et FP mesurée en post-effort (figure 31) (Chen et al., 2008; Giandolini et al., 2016b; Maeo et al., 2017; Malm et al., 2004; Martin et al., 2004a, 2005). Cette perte de FMV, est moins importante que celle occasionnée par des épreuves d'ultra-endurance d'une durée voisine de 24h (Giandolini et al., 2016d), mais est proche de celle retrouvée après un exercice excentrique intense (e.g. 5 séries de 10 contractions excentriques à 80% de FMV) des EG et des FP (Chen et al., 2019; Morawetz et al., 2019), et supérieure à celle occasionnée par un effort similaire réalisé sur le plat (Malm et al., 2004). En effet, la perte de FMV est, selon les protocoles, de l'ordre de 15 à 20% pour les EG jusqu'à 25% pour les FP, après 30min de course en descente (Chen et al., 2008; Giandolini et al., 2016b; Malm et al., 2004; Martin et al., 2004a, 2005). Une part importante de cette perte de FMV est due à une fatigue basse-fréquence, caractéristique de la fatigue causée par un exercice excentrique (Giandolini et al., 2016b; Martin et al., 2005). Celle-ci indique une altération du couplage E-C, causée par une diminution de la libération de calcium par le réticulum sarcoplasmique (Hill et al., 2001). A l'issue d'une descente en contre la montre de 6,5km et 1264m de D- (pente moyenne de -16%), Giandolini et al. (2016b), rapportent également une réduction de l'amplitude de l'onde M (-16 % pour le muscle vaste latéral et -9% pour le muscle soléaire), suggérant une modification de l'excitabilité membranaire. Ces résultats indiquent la présence d'une importante fatigue périphérique, dont la magnitude est encore plus élevée au niveau des EG.

En utilisant la technique d'imagerie par résonance magnétique, Maeo et al. (2017) ont pu montrer que 45min de course en descente (pente de -15%) induisaient des dommages musculaires au niveau de EG et des FP, avec une localisation plus importante au niveau des EG, notamment le muscle vaste intermédiaire. Ces dommages plus importants au niveau des EG étaient associés à une diminution de FMV plus marquée des muscles EG que des muscles FP (i.e. perte de FMV mesurées 24 et 48 h post-exercice, respectivement de -17 et -14% pour les EG et -6 et -8% pour les FP) (figure 31). De façon similaire, Giandolini et al. (2016b) montrent une corrélation entre l'activité EMG du muscle vaste médial pendant la descente et les altérations de l'onde M de ce même muscle post-effort, ce qui

souligne l'implication des EG en course en descente, et la fatigue périphérique qui en découle. En effet, les EG jouent un rôle important d'absorption et de dissipation de l'énergie lors de la course en descente, ce qui augmente considérablement leur travail excentrique par rapport à la course sur le plat (Buczek and Cavanagh, 1990). Giandolini et al. (2016b) rapportent en outre une fatigue périphérique des EG globalement plus prononcée chez les coureurs présentant une pose de l'avant pied en premier, probablement liée à une flexion de genou associée plus importante. Cette flexion engendre une situation d'allongement et de tension musculaire plus marqués, qui induit probablement plus de dommages musculaires, conduisant à une fatigue de type basse-fréquence. Cependant, une importante variabilité du patron de pose de pied au cours de la descente permettrait de réduire la fatigue neuromusculaire immédiate et retardée des EG (Giandolini et al., 2016b).

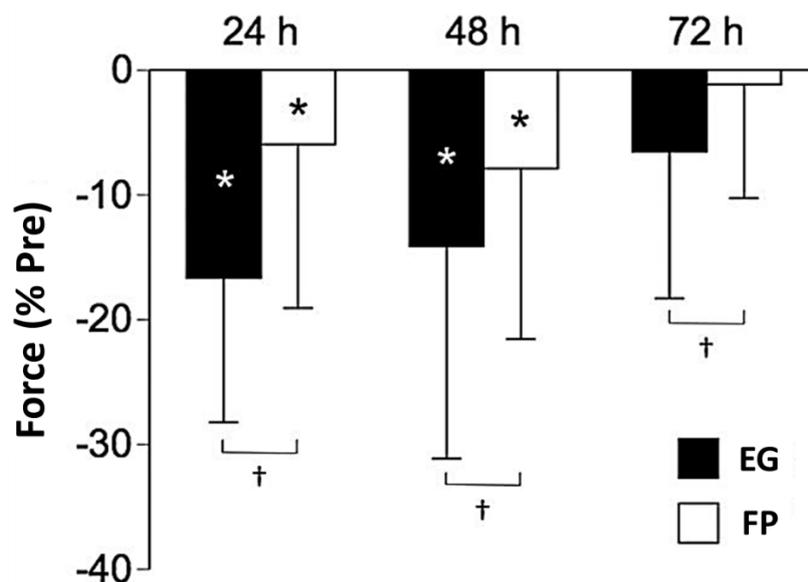


Figure 31 : Variations de la force maximale volontaire en condition isométrique 24, 48 et 72 h après une descente (45min ; pente -15%), exprimée en pourcentage des valeurs Pre-effort. (Adapté de Maeo et al., 2017). EG : extenseurs du genou, FP : fléchisseurs plantaires. Valeurs moyennes ± SD. * Valeur significativement différente de la condition Pre pour le groupe musculaire concerné ($p < 0,05$). † Différence significative entre les groupes musculaires ($p < 0,05$).

Contrairement aux altérations périphériques, le déficit d'activation volontaire des muscles EG et/ou FP de l'ordre de -8% évalué après 30min de course en descente sur tapis (Martin et al., 2005) ou sur sentiers (Giandolini et al., 2016b) est moins important que celui rapporté après des ultramarathons (Giandolini et al., 2016b, 2016d). Ainsi, l'importance de la fatigue centrale semble influencée par la durée et les caractéristiques de l'épreuve.

La fatigue centrale mesurée en post-effort immédiat peut être d'origine supraspinale et/ou causée par des réflexes inhibiteurs médiés par les afférences musculaires de type III et IV (Martin et al., 2005). De plus, de possibles dommages causés aux fuseaux neuromusculaires pourraient également réduire le signal des afférences de type Ia vers le pool de motoneurones, et par conséquent diminuer son excitabilité (Martin et al., 2005). Un déficit d'activation volontaire est mesurable y compris au niveau des membres supérieurs, puisque Brandenberger et al. (2019) rapportent une réduction de force des muscles fléchisseurs du coude après une heure de course en descente. Celle-ci est causée par un déficit d'activation volontaire de ce groupe musculaire, bien que celui-ci n'ait pas subi de dommages musculaires (absence de fatigue périphérique).

En post-effort immédiat, un délai incompressible de quelques minutes propre à la technique de mesure (*e.g.* mise en place sur l'ergomètre de mesure, pose des électrodes) peut conduire à une sous-estimation de la fatigue périphérique (Froyd et al., 2013) et de la fatigue centrale (Carroll et al., 2017; Gruet et al., 2014). En effet, dès la fin de l'exercice, les processus de restauration partielle de la FMV et des indicateurs de fatigue périphérique (*e.g.* ratio 10:100) et centrale se mettent en place rapidement (Carroll et al., 2017; Froyd et al., 2013; Gruet et al., 2014).

La perte de FMV des muscles EG et FP se prolonge plusieurs jours suite à la course en descente, notamment chez des sujets non-accoutumés (Chen et al., 2008; Maeo et al., 2017). La persistance partielle du déficit d'activation volontaire ne serait plus causée dans les jours suivant l'effort par une régulation au niveau spinal, mais par une modulation au niveau supraspinal, associée à la réponse inflammatoire et les douleurs musculaires (Giandolini et al., 2016b; Racinais et al., 2008).

Ainsi, les altérations immédiates et retardées de la fonction neuromusculaires suite à un exercice de course en descente sont associées à des dommages musculaires des muscles EG et FP, occasionnés par la répétition d'actions excentriques. Dans la partie suivante, nous allons examiner le processus des dommages musculaires, les différents marqueurs permettant de les identifier, et les conséquences engendrées sur la fonction neuromusculaire et l'EC.

3.3. Exercice excentrique et dommages musculaires

3.3.1. Mécanismes des dommages musculaires induits par l'exercice excentrique

Lors de la course en descente, la contribution des actions musculaires à dominante excentrique devient prépondérante (Eston et al., 1995), induisant par sa répétition des réponses adaptatives

spécifiques du système musculo-squelettique. Dans ce cadre, Asmussen a établi dès les années 1950 que les douleurs musculaires⁹ sont directement associées aux dommages musculaires liés principalement par la composante excentrique d'un exercice (Asmussen 1952, 1956). Les dommages musculaires peuvent être induits par des actions du couple muscle-tendon statiques (isométriques) ou dynamiques (concentriques et excentriques). En effet, une contrainte métabolique importante et/ou contrainte mécanique d'intensité supérieure ou de durée plus longue que celles auxquelles le sujet est adapté seraient les principaux facteurs générant des dommages musculaires (Byrne et al., 2004; Tee et al., 2007). Néanmoins, les actions musculaires de type excentrique sont à l'origine de dommages musculaires plus importants, causés principalement par la contrainte mécanique, par comparaison avec les actions de type isométrique ou concentrique (Clarkson et al., 1986; Komi and Viitasalo, 1977; Piitulainen et al., 2011; Vissing et al., 2008). L'ampleur de la perte de force post-exercice isolé mono-articulaire peut varier de 5-10% à plus de 50% (Byrne et al., 2001; Dipasquale et al., 2011; Douglas et al., 2016) selon les caractéristiques du protocole (*i.e.* muscle(s) concerné(s), amplitude et intensité du mouvement, nombre de répétitions, population) et le type d'actions musculaires (*i.e.* isométrique, concentrique ou excentrique) réalisées au cours du test post-exercice.

L'ampleur plus importante des dommages causés par les actions excentriques par rapport aux actions isométriques ou concentriques est également vérifiée au cours d'exercices non isolés impliquant le corps entier. Ainsi, la perte de force et les altérations neuromusculaires sont plus importantes à l'issue d'une épreuve de course d'endurance, au cours de laquelle les muscles sont sollicités de façon répétée selon des modalités d'action excentriques et concentriques, comparativement à d'autres activités comme le cyclisme ou le ski de fond, où l'action excentrique est moins intense et impacte peu le système musculo-squelettique (Millet and Lepers, 2004).

3.3.1.1. L'exercice excentrique : inducteur majeur de lésions musculaires

L'exercice à dominante excentrique favorise l'apparition de dommages musculaires pour plusieurs raisons. Tout d'abord, le niveau de force pouvant être développé en excentrique par un muscle est supérieur à celui pouvant être développé en isométrique ou en concentrique (Enoka, 1996). En revanche, le taux de recrutement et le niveau d'activation des unités motrices sont plus faibles,

⁹ Dans ce document, nous utiliserons le terme de « douleurs musculaires » pour désigner les douleurs musculaires ressenties pendant l'exercice ou immédiatement après, et le terme de douleurs musculaires d'apparition retardées, ou DOMS, abréviation de l'anglais « Delayed Onset Muscle Soreness » pour désigner les douleurs musculaires ressenties les jours suivant l'exercice.

comme le prouve le signal EMG mesuré pour une force ou une vitesse angulaire donnée lors d'une action concentrique vs une action excentrique (figure 32) (Duchateau and Baudry, 2014; Enoka, 1996; Kellis and Baltzopoulos, 1998; Westing et al., 1991). La conjugaison d'un niveau de tension élevé et d'un recrutement plus faible induit une contrainte mécanique plus importante sur les fibres mobilisées (Enoka, 1996; Lima and Denadai, 2015). Ensuite, les ponts myofibrillaires formés lors de la contraction musculaire se détachent mécaniquement sous l'effet d'une force externe induisant l'allongement des fibres musculaires plutôt que par l'utilisation d'ATP, ce qui contribue à une moindre dépense énergétique mais augmente la contrainte mécanique (Enoka, 1996; Lima and Denadai, 2015). De plus, la partie compliant des ponts myofibrillaires est plus étirée au cours d'une contraction excentrique qu'au cours d'une contraction isométrique (Byrne et al., 2004).

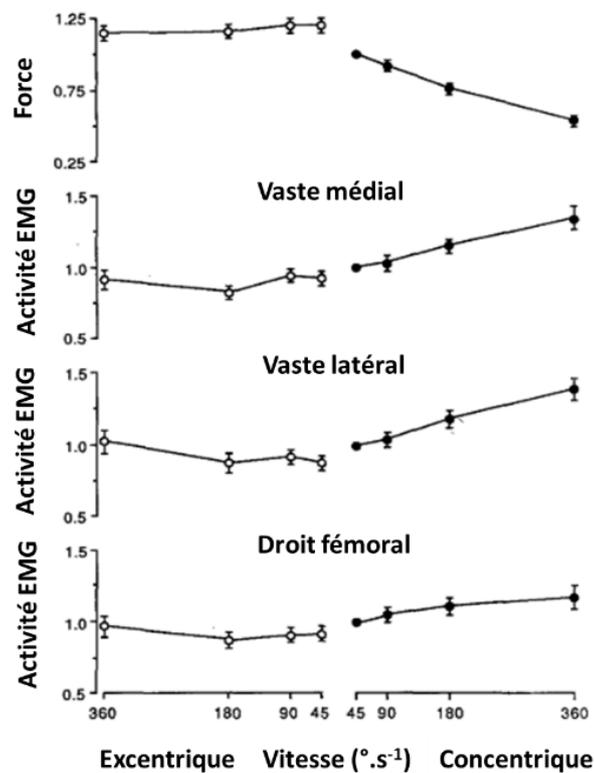


Figure 32 : Moyenne et écart-type des relations force-vitesse et EMG-vitesse au cours de contractions maximales volontaires excentriques et concentriques à différentes vitesses angulaires entre 30° et 70° de flexion du genou. (Adapté de Westing et al., 1991). A gauche (points blancs) les contractions excentriques et à droite (points noirs) les contractions concentriques.

Il est aussi intéressant de noter que selon Enoka (1996) le recrutement moteur différerait lors de contractions excentriques par rapport aux contractions concentriques et ne suivrait pas le principe décrit par Henneman en 1957, puisque des unités motrices à seuil de recrutement élevé seraient

recrutées pour des niveaux de contraction sous-maximaux (Enoka, 1996; McHugh, 2003). Cependant, cette affirmation a été remise en question par des études récentes qui montrent un ordre de recrutement similaire pour tous les modes de contractions, mais un taux de décharge systématiquement plus faible pour les contractions excentriques (Duchateau and Enoka, 2016). On observe en outre une différence de modulation aux niveaux spinal et cortico-spinal : il semble que les niveaux d'excitabilités spinale et cortico-spinale soient réduits au cours des contractions excentriques en comparaison des contractions concentriques et isométriques. Néanmoins, cette modulation s'effectuerait principalement au niveau spinal (Duchateau and Enoka, 2016).

3.3.1.2. Description des dommages musculaires causés par l'exercice excentrique

Fridén et al. (1981) ont apporté la preuve expérimentale de la présence de dommages de l'ultrastructure myofibrillaire chez l'homme suite à un exercice excentrique, ce qui a ensuite été confirmé par de nombreuses études (pour revue, Clarkson et Hubal, 2002). Lors du stress mécanique engendré par l'exercice excentrique (Fridén et Lieber, 2001), l'hétérogénéité de longueur des différents sarcomères rendrait certains sarcomères plus fragiles face à une contrainte d'étirement (Morgan et Proske, 2004). Certains sarcomères seraient étirés plus rapidement et de façon excessive par rapport à d'autres sarcomères plus résistants. Les sarcomères qui s'étirent à des longueurs d'étirement supérieures à leurs longueurs d'étirement optimales subissent alors des dommages structuraux allant jusqu'à la disruption. C'est le phénomène de « *popping sarcomeres* » décrit par Morgan et Proske (2004). Ce mécanisme peut induire de nombreuses conséquences au niveau de la fibre musculaire, incluant des dommages membranaires (qui altèrent le couplage E-C), des déformations des stries Z, des lésions des bandes A et un moins bon recouvrement des filaments d'actine et de myosine, réduisant la formation de ponts myofibrillaires et la force produite (Choi, 2014; Clarkson and Hubal, 2002) (figures 33 et 34). La concentration calcique intra-cellulaire est augmentée par l'afflux de calcium à travers le sarcolemme endommagé et via les canaux calciques sensibles à l'étirement, ce qui active des protéases telles que la calpaïne (Choi, 2014; Overgaard et al., 2002). Cette protéolyse entraîne une réponse inflammatoire caractérisée par l'afflux de leucocytes et de cytokines pro-inflammatoires au niveau des sarcomères lésés, ce qui, combiné à une augmentation de la production d'espèces réactives de l'oxygène (Pyne, 1993), contribue à accentuer encore les dommages musculaires, mais permet aussi de déclencher le processus de régénération par les cellules satellites (Paulsen et al., 2012; Peake et al., 2017).

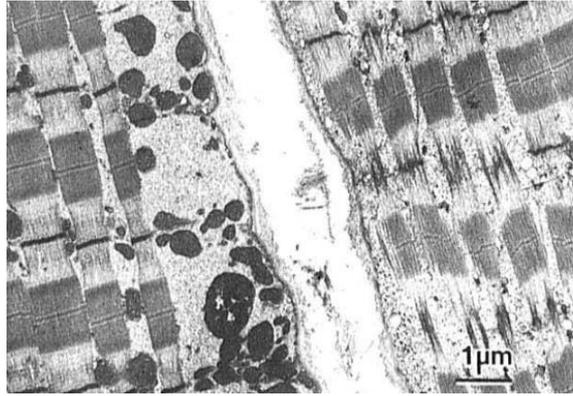


Figure 33 : Image de microscopie électronique (x 13500) montrant à gauche des fibres de type 1 intactes et à droite des fibres de type 2B endommagées. (D'après Fridén et al., 1983). On peut distinguer les déformations et l'élargissement des stries Z sur les fibres endommagées.

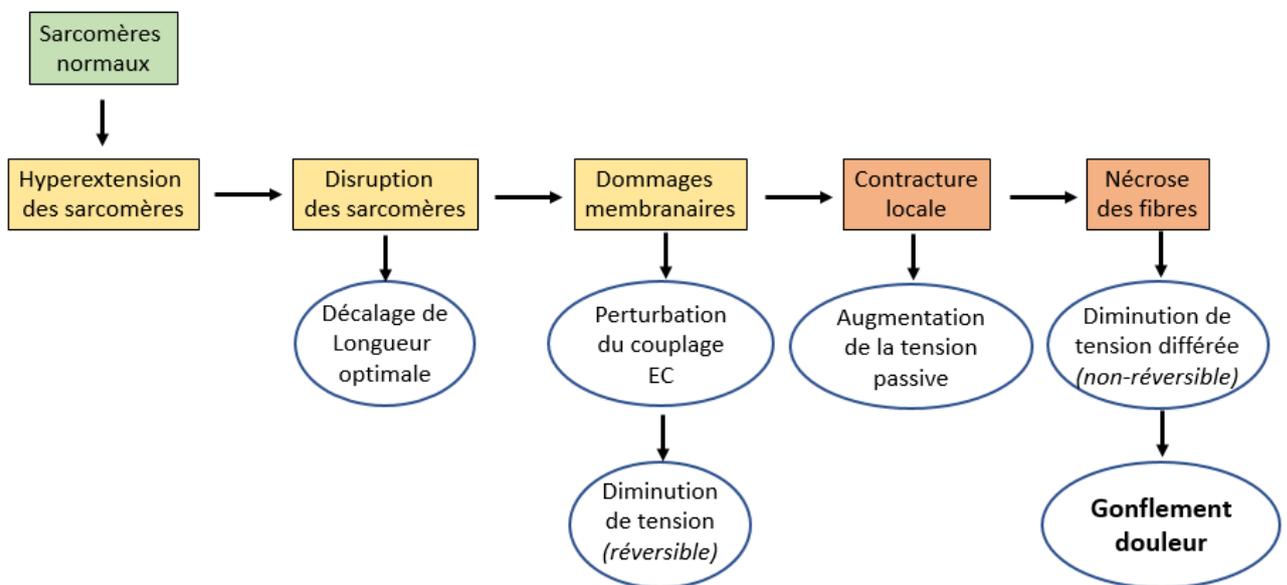


Figure 34 : Série d'événements pouvant conduire aux dommages musculaires provoqués par l'exercice excentrique. (Adapté de Proske and Morgan, 2001). Au cours de contractions excentriques répétées, les sarcomères les plus fragiles sont étirés au-delà des limites de la relation tension-longueur optimale. En conséquence, ils s'allongent rapidement et de façon incontrôlée au-delà du chevauchement des myofilaments, et l'arrêt de l'allongement repose alors sur la tension des structures passives. Le sur-étirement répété des sarcomères entraîne leur disruption. La relation tension/longueur optimale est alors modifiée, vers une plus grande longueur des fibres. Lorsque la zone de disruption est suffisamment étendue, la membrane est endommagée. On décrit un processus en deux étapes. Tout d'abord les tubules-t se dégradent, puis le réticulum sarcoplasmique, entraînant une libération incontrôlée du calcium contenu dans ses citernes, provoquant une violente contracture locale, ce qui augmente la tension musculaire passive. Si les dommages sont suffisamment importants, des parties de fibres ou des fibres entières se nécrosent. Les produits de dégradation des cellules mortes et mourantes conduiraient à une réponse inflammatoire locale associée à un œdème tissulaire et une douleur locale.

3.3.2. Les indicateurs des dommages musculaires induits par l'exercice excentrique et leur cinétique de récupération

3.3.2.1. Indicateurs de dommages musculaires induits par l'exercice excentrique

La perte de force est considérée comme le moyen indirect le plus efficace d'évaluer l'ampleur et la durée des dommages musculaires résultant de contractions à dominante excentrique (Warren et al., 1999). La réponse de ce marqueur semble orchestrer les réponses des différents autres marqueurs indirects des dommages musculaires (Damas, 2016). Ces marqueurs supplémentaires sont les disruptions du sarcolemme et de la matrice extracellulaire (Fridén and Lieber, 2001; Stauber et al., 1990), l'augmentation des taux sanguins de créatine kinase et de myoglobine, la raideur et le gonflement musculaires (Chen et al., 2012b; Pyne, 1993; Rodenburg et al., 1993) ou encore la diminution de l'amplitude de mouvement et les douleurs musculaires ressenties (Peake et al., 2017). Les DOMS (*i.e.* sensation de douleur différée) suite à des actions excentriques répétées seraient probablement dues à la réponse inflammatoire causée par les disruptions de la matrice extracellulaire (Stauber et al., 1990).

Outre la diminution de FMV, on observe que l'angle optimal de génération de force est supérieur (*i.e.* longueur musculaire optimale plus grande) après un exercice excentrique. Par conséquent, la perte de force mesurée par une contraction maximale isométrique est d'autant plus élevée lorsqu'elle est mesurée sur un muscle peu étiré (*e.g.* angle supérieur à 90° de flexion pour tester les extenseurs du genou) (Proske and Morgan, 2001). Ces observations étayent le concept selon lequel une plus grande longueur musculaire est nécessaire pour obtenir le même chevauchement de myofilaments et donc la même production de force suite à un exercice excentrique, ceci en raison d'une extension des sarcomères entraînant une plus grande compliance en série, sans variation de la longueur tendineuse (Byrne et al., 2004).

Par ailleurs, consécutivement à un exercice excentrique, les performances lors d'un saut vertical (de type squat jump, drop jump) sont aussi altérées, et de façon plus importante pour un saut n'impliquant pas de CED. En effet, la baisse de performance plus marquée lors d'un test de « *squat jump* » que lors d'un test de « *countermovement jump* » ou de « *drop jump* » (Byrne and Eston, 2002b). Ainsi, l'altération de la performance par les dommages musculaires lors d'un saut vertical pourrait être atténué par les CED (Byrne et al., 2004), ce qui est intéressant pour la performance en course à pied.

Enfin, le contrôle moteur et la proprioception sont aussi altérés suite à un exercice excentrique (Byrne et al., 2004), ce qui est un aspect intéressant à connaître dans un objectif de prévention des blessures.

3.3.2.2. Cinétique de récupération post exercice excentrique

La cinétique de récupération des dommages musculaires induits par un exercice excentrique dépend de l'ampleur des dommages musculaires initiaux, qui dépendent eux-mêmes de l'intensité et de la durée de l'exercice, ainsi que de l'angle articulaire, du degré d'étirement des fibres musculaires et des groupes musculaires concernés (Peake et al., 2017). La littérature fait souvent état d'une grande variabilité inter-individuelle dans la réponse aux exercices inducteurs de dommages musculaires (« *high and low-responders* ») (Damas, 2016). Cependant, la cinétique des processus de dommages puis de récupération et d'adaptation suit la même évolution, comme en témoigne l'évolution des différents marqueurs au cours du temps (Clarkson and Hubal, 2002; Peake et al., 2017) (figure 35).

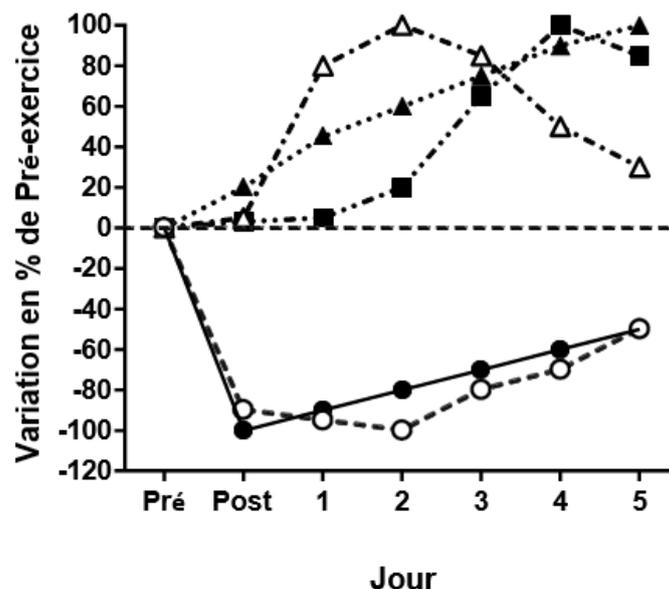


Figure 35 : Représentation schématique de la magnitude et de l'évolution typiques des modifications des marqueurs de dommages musculaires avant (Pré), immédiatement après (Post) et 1 à 5 jours suivant un exercice excentrique (Adapté de Peake et al., 2017, à partir des données de Damas, 2016). L'exercice était réalisé par des hommes jeunes et en bonne santé non habitués à l'exercice, et consistait en 30 contractions musculaires excentriques maximales des fléchisseurs du coude. Légende des symboles : ● = force maximale volontaire des muscles fléchisseurs du coude, ○ = amplitude de mouvement de l'articulation du coude, ▲ = gonflement (i.e. tour du bras), △ = douleurs musculaires évaluées à l'aide d'une échelle visuelle analogique et ■ = activité plasmatique de la créatine kinase.

Les travaux de Nicol et al. (2006) évoquent une cinétique de récupération dite « biphasique » les heures et les jours suivant un exercice épuisant de type CED. On observe alors une perte de FMV immédiatement après l'exercice, suivie d'une récupération à court terme (2h), suivie d'une nouvelle perte de force dont la récupération sera plus longue (jours) (Nicol et al., 2006) (figure 36).

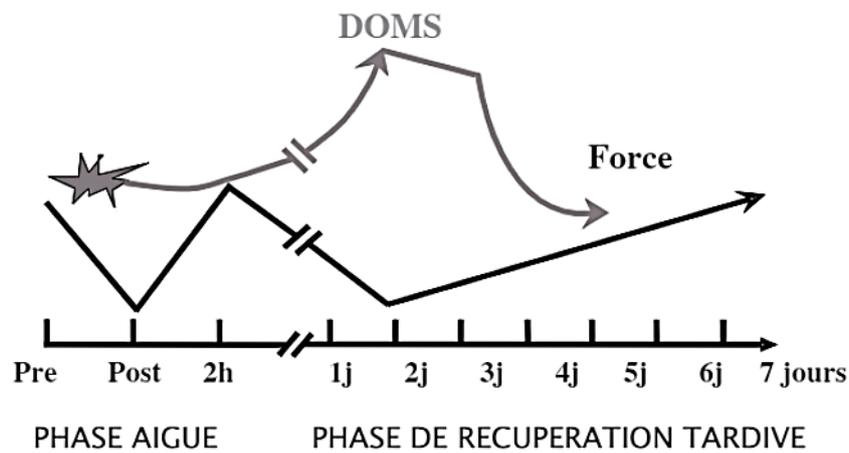


Figure 36 : Représentation schématique du profil général de récupération de la capacité de production de force maximale et des douleurs musculaires retardées (DOMS) suite à un exercice épuisant de type cycle étirement-détente. (Adapté de Martin and Nicol, 2010, à partir de Nicol et al., 2006).

D'autre part, les cinétiques de récupération des capacités de production de force isométrique et de puissance maximale suite à un exercice excentrique (*i.e.* 10 séries de 10 répétitions de squats excentriques à la barre, avec une barre chargée à 80% de la force maximale concentrique) sont différentes, bien que la durée de récupération (7 jours) soit similaire (Byrne and Eston, 2002a). En effet, après une perte de force significative 1h après l'exercice, la récupération de la force maximale isométrique est linéaire dans les heures et jours suivant l'exercice, tandis que la puissance maximale continue à diminuer durant 24 à 48h avant d'amorcer la récupération. Ces observations sont compatibles avec la proposition selon laquelle l'exercice excentrique entraîne un dysfonctionnement sélectif des fibres musculaires de type II. De plus, cette cinétique de récupération laisse supposer que la perte de puissance soit affectée par les douleurs musculaires et la réponse inflammatoire post-exercice excentrique (Byrne et al., 2004).

3.3.3. Conséquences des dommages musculaires sur le coût énergétique

Les dommages musculaires et l'état inflammatoire global induits par l'exercice excentrique peuvent potentiellement conduire à une dégradation de l'EC soit en altérant la cinématique de foulée, notamment à cause des douleurs musculaires (Braun et Dutto, 2003), soit en augmentant le signal EMG lors de la foulée, notamment en phase de poussée (Vernillo et al., 2017).

Si l'on focalise sur la course de descente qui est un modèle de type « corps entier » efficace pour induire des dommages musculaires, Braun et Dutto (2003) ont montré une altération de l'EC associée à une augmentation des douleurs musculaires ressenties chez des sujets entraînés après 30 min de descente (*i.e.* -10% de pente) à une intensité correspondant à 70% de VO_{2max} . Les auteurs postulent que les dommages musculaires réduisent l'amplitude de mouvements et la force des groupes musculaires des membres inférieurs, perturbant ainsi la cinématique de course et la réponse de l'EC (Braun and Dutto, 2003).

Pour mieux décrire l'évolution temporelle des modifications d'EC suite à une course en descente, certains auteurs ont mis en évidence une altération de l'EC à différentes intensités (65%, 75% et 85% de VO_{2max}) immédiatement après et durant les 5 jours suivant la course en descente, associée à une altération des indicateurs indirects des dommages musculaires (FMV, douleurs musculaires, activité de la créatine kinase et myoglobine plasmatique) (Braun et Dutto, 2003 ; Chen et al. 2007b). Comme décrit précédemment, les valeurs maximales étaient atteintes 48h après la course en descente pour les indicateurs de dommages musculaires suivants : douleurs musculaires, activité de la créatine kinase et myoglobine plasmatique. La perte de FMV était maximale immédiatement après la course en descente. Les valeurs de ces indicateurs étaient revenues aux valeurs initiales 5 jours après la course en descente. L'ampleur des variations était plus petite et la cinétique de récupération plus rapide pour l'EC (4-7% et 4 jours, respectivement) que pour la FMV (7-21% et 4 jours, respectivement) (figure 37). Les auteurs notent aussi une augmentation significative ($p < 0,05$) de la fréquence cardiaque, de la ventilation minute, du quotient respiratoire, de la perception de l'effort, de la concentration plasmatique en lactate et de la fréquence de foulée, ainsi que des réductions de la longueur de foulée et de l'amplitude de mouvement des articulations de la cheville et du genou. Ces résultats suggèrent que les dommages musculaires pourraient conduire à des modifications de la cinématique de foulée et à une altération de la fonction musculaire, associées à une dégradation de l'EC les 3 jours suivant un exercice de course en descente (Chen et al., 2007b).

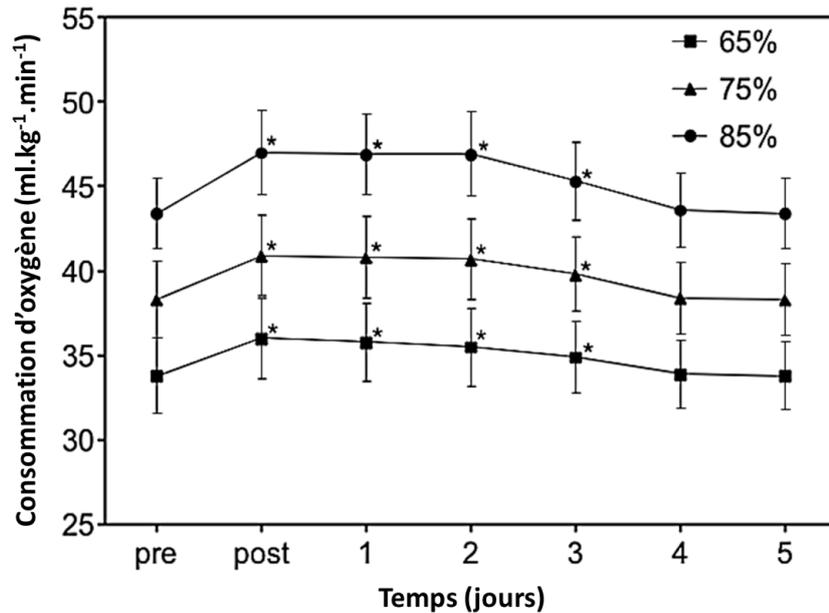


Figure 37 : Variations de la consommation d'oxygène en course à plat à 65%, 75%, et 85% de la consommation maximale d'oxygène avant (pre), immédiatement après (post), et 1 à 5 jours suivant la course en descente. (Adapté de Chen et al., 2007b). Les valeurs moyennes \pm écart type des 10 sujets sont représentées. * indique une différence significative ($P < 0,05$) avec la valeur pre.

Afin d'étudier l'effet des dommages musculaires sur l'EC à différentes intensités, y compris au-delà du seuil ventilatoire, Chen et al. (2009) ont évalué l'EC à 70%, 80%, et 90% de VO_{2max} avant et 2 à 5 jours après 30 min de course en descente (-16% de pente) à une intensité correspondant à 70% de VO_{2max} . Les marqueurs de dommages musculaires ont montré les altérations attendues, avec un pic 2 jours après la course en descente. L'altération de l'EC mesurée à 90% de VO_{2max} était significativement plus importante qu'à 80% de VO_{2max} . Contrairement aux résultats de leur étude précédente (Chen et al., 2007b), l'EC n'était pas significativement altérée à une intensité de 70% de VO_{2max} . L'altération de l'EC observée après une course de descente serait dépendante du niveau d'intensité métabolique sollicitée lors du test et, par conséquent, des modalités de recrutement des unités motrices.

Des études antérieures ont montré que les unités motrices de type rapide sont progressivement recrutées lorsque l'intensité de l'exercice augmente (Essén, 1978). Plusieurs études ayant révélé des lésions sélectives des fibres musculaires de type II après des actions musculaires excentriques chez l'homme (Fridén et al., 1983; Jones et al., 1986), ces différences de recrutement musculaire pourraient expliquer les différences d'altération de l'EC à différentes intensités. Ainsi, la dégradation de l'EC suite à un exercice excentrique ne semble se produire que pour des intensités de course impliquant une composante lente de VO_2 (Assumpção et al., 2013). L'augmentation du

recrutement des fibres de type II à l'effort suite à un exercice excentrique, conduit en outre à une augmentation de la concentration sanguine en lactate (Gleeson et al., 1995). Enfin, la resynthèse de glycogène musculaire est altérée par les dommages musculaires 24 à 48h suivant un exercice excentrique (Tee et al., 2007), ce qui peut avoir des conséquences importantes pour la performance, notamment dans le cadre de courses à étapes.

Il est intéressant cependant de constater que les mécanismes impliqués dans l'augmentation de la concentration des marqueurs de dommages musculaires ou dans la dégradation de l'EC suite à un exercice de course en descente ne sont pas complètement partagés. En effet, un entraînement de type isométrique maximal réalisé deux jours en amont une course en descente permet d'atténuer les douleurs musculaires et la perte de force mesurées 48h après, mais pas la dégradation de l'EC (Lima et al., 2018).

Par comparaison avec les valeurs mesurées à l'issue d'un contre la montre en descente uniquement, l'altération du ratio 10:100 (*i.e.* fatigue basse fréquence) mesuré à l'issue d'épreuves d'ultra-trail est moins marquée (Giandolini et al., 2016d), suggérant des dommages musculaires moins importants malgré le dénivelé négatif accumulé pouvant aller jusqu'à 24000m (Saugy et al., 2013). Ces résultats pourraient être expliqués par l'adoption d'une allure conservatrice dès le début de course (*i.e.* vitesse de course plus faible générant des impacts moins importants) et des modifications de la cinématique de foulée permettant de minimiser les contraintes ostéotendineuses (Millet et al., 2012b; Vernillo et al., 2017). Cette minimisation des dommages musculaires lors d'épreuves d'ultra-trail pourrait expliquer l'absence d'altération de l'EC mesurée en course à plat et en montée après des épreuves de trail de catégorie L (Balducci et al., 2017a; Vernillo et al., 2015), lorsque l'EC est exprimée en consommation énergétique plutôt qu'en consommation d'oxygène, afin que l'augmentation de VO_2 engendrée par une augmentation de la contribution des substrats lipidiques à la fourniture énergétique au cours de l'épreuve ne conduise pas à surestimer la dégradation de l'EC (Fletcher et al., 2009; Vernillo et al., 2017). Suite à une épreuve de catégorie XXL, Vernillo et al. (2014) rapportent même une amélioration de l'EC mesurée en montée, et aucun changement de l'EC mesurée à plat.

Ainsi, les dommages musculaires les plus importants et la dégradation de l'EC la plus marquée sembleraient être spécifiques des épreuves plus courtes et plus rapides ainsi que des courses de descentes à intensité élevée.

3.3.4. Adaptation à l'exercice excentrique : "repeated bout effect »

L'ampleur des dommages musculaires et des altérations de la fonction neuromusculaire pourraient être atténuées suite à un exercice excentrique précédent (Nosaka and Clarkson, 1995). C'est le concept de « *repeated bout effect* » (RBE). Le RBE est effectif chez des sujets non accoutumés après des exercices de contractions musculaires excentriques à différentes intensités (40 à 100% de FMV) (Chen et al., 2006), après 30min de course en descente à -15% de pente (Chen et al., 2007a), et observable pour différents muscles des membres supérieurs, inférieurs et du tronc (Chen et al., 2019). Cet effet protecteur est objectivé par une diminution de l'ampleur des altérations et une récupération plus rapide des marqueurs de dommages musculaires tels que la FMV, les douleurs et le gonflement musculaire, ainsi que les taux plasmatiques de créatine kinase et de myoglobine (Chen et al., 2007a; Nosaka and Clarkson, 1995). Les images échographiques montrent également une diminution de l'inflammation locale (Chen et al., 2010). Cet effet protecteur du RBE se prolonge plusieurs mois pour les muscles fléchisseurs du coude (Nosaka et al., 2001), et au moins 7 semaines pour les muscles EG (Black and McCully, 2008). Avec l'entraînement chronique, pour une même intensité relative d'exercice excentrique, l'amplitude de variation des marqueurs de dommages musculaires (*i.e.* FMV, amplitude de mouvement, taux plasmatique de créatine kinase) est moindre et la récupération est plus rapide (Meneghel et al., 2013).

Dès 2003, McHugh concluait que les adaptations neurales, mécaniques et cellulaires impliquées dans le RBE pouvaient opérer indépendamment les unes des autres ou de concert, sans que tous les mécanismes impliqués dans le RBE ne puissent être expliqués (McHugh, 2003). Une récente revue de littérature par Hyldahl et al. (2017) précise que les mécanismes potentiels du RBE impliquent une synergie entre des adaptations neurales, des modifications des propriétés mécaniques du muscle, un remodelage structural de la matrice extra-cellulaire et une signalisation biochimique (figure 38). Cependant, ces mécanismes peuvent aussi opérer de manière indépendante. En effet, il semble que les adaptations protectrices précoces (1 à 2 jours) soient conduites par des mécanismes nerveux, alors que les adaptations ultérieures seraient davantage attribuées au remodelage de la matrice extra-cellulaire.

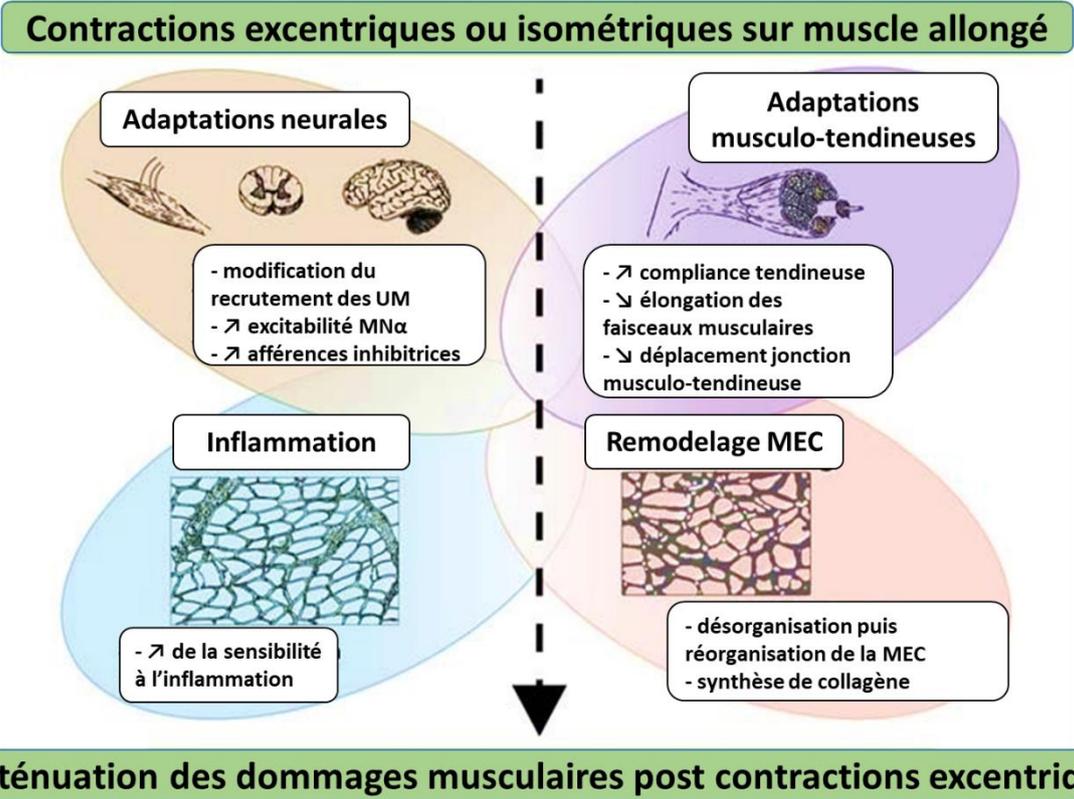


Figure 38 : Mécanismes probablement impliqués dans l'adaptation protectrice à l'exercice excentrique (*Repeated Bout Effect* ou *RBE*). (Adapté de Hyldahl et al., 2017). Ces mécanismes incluent des adaptations du système nerveux, du comportement mécanique des structures musculo-tendineuses, de la matrice extracellulaire musculaire (MEC) et de la réponse inflammatoire. Cette représentation schématique illustre l'hypothèse selon laquelle le phénomène de RBE est permis par l'interaction de ces différents mécanismes qui agissent de concert pour générer une protection musculaire après l'exercice. Ainsi, le remodelage de la MEC suite à une première sollicitation peut augmenter la compliance tendineuse lors des sollicitations suivantes, réduisant ainsi la fatigue musculaire, les dommages musculaires et les altérations de la MEC. De même, la réponse inflammatoire pourrait être modifiée par le RBE par le biais des adaptations neurales. L'interaction des adaptations peut également expliquer la chronologie du RBE. Alors que certains mécanismes (i.e. nerveux et inflammatoires) pourraient contribuer aux manifestations précoces du RBE (~ 1 à 2 semaines), d'autres (i.e. le remodelage de la MEC) pourraient se dérouler à plus long terme (2 à 6 semaines).

L'effet protecteur face aux dommages musculaires induits par un exercice excentrique maximal peut aussi être conféré par des contractions excentriques sous-maximales (Chen et al., 2012b, 2012a), ou deux contractions maximales isométriques réalisées sur une grande longueur musculaire (Chen et al., 2013), ou des contractions excentriques maximales réalisées avec le membre controlatéral, bien que l'atténuation des marqueurs de dommages musculaires soit moindre par

rapport au membre ipsilatéral (Howatson et van Someren, 2007). L'observation de l'existence d'un effet protecteur exercé sur le membre controlatéral est favorable à l'hypothèse d'une composante neurale contribuant au RBE (Howatson et van Someren, 2007). En revanche, le RBE ne serait pas effectif pour atténuer le déficit d'activation volontaire occasionné par un exercice excentrique maximal des muscles EG, malgré une atténuation des marqueurs de dommages musculaires (*i.e.* FMV, douleurs musculaires et créatine kinase plasmatique) (Kamandulis et al., 2010).

Dans le cadre de la course en descente, lorsque les sujets modifient leur longueur de foulée lors d'une première descente puis effectuent une seconde descente avec une longueur de foulée librement choisie, la protection conférée par une première descente avec une longueur de foulée librement choisie est équivalente à celle conférée par une descente avec une longueur de foulée augmentée, bien que cette dernière entraîne des dommages musculaires plus importants. En revanche, l'effet protecteur conféré par une première descente avec une longueur de foulée raccourcie est moindre (Rowlands et al., 2001). Ainsi le RBE n'est pas toujours spécifique à l'exercice initial, mais son efficacité semble dépendante de la tension générée lors de celui-ci, plutôt que du volume d'exercice réalisé (Dipasquale et al., 2011; Rowlands et al., 2001).

A l'heure actuelle, on ne connaît pas l'élément déclencheur du processus d'adaptation. On constate qu'un délai de plus de 12h est nécessaire à l'induction d'un RBE controlatéral (Chen et al., 2016), et que l'effet protecteur induit par des contractions isométriques maximales n'est pas effectif lorsque l'exercice excentrique est réalisé immédiatement après (Chen et al., 2013), il apparaît donc nécessaire de mieux comprendre les mécanismes se déroulant les 24 premières heures suivant le premier exercice (Hyldahl et al., 2017).

4. Vibrations des tissus mous et compression musculaire

4.1. Interactions entre vibrations des tissus mous et fatigue neuromusculaire en course d'endurance

La propagation de l'onde de choc provoquée par l'impact du sol lors de la course entraîne une vibration des tissus mous¹⁰ (Martínez et al., 2019). La vibration est un phénomène dynamique qui décrit un objet animé d'un mouvement oscillatoire. Il s'agit d'un phénomène périodique, dont la fréquence représente le nombre d'oscillations par seconde du système en vibration. Le mouvement

¹⁰ Les tissus mous supportent les structures et les organes du corps et regroupent les muscles, les vaisseaux sanguins ou encore le tissu adipeux.

vibratoire des tissus mous est la combinaison de plusieurs mouvements périodiques simples, qui peut être décomposé en une somme de mouvements sinusoïdaux de fréquences égales à f , $2f$, $3f$, $4f$, etc. La fréquence f la plus basse est appelée fréquence fondamentale. L'analyse en fréquence (i.e. spectre de Fourier) permet d'obtenir un graphique d'amplitude en fonction de la fréquence et permet l'identification des différentes composantes constituant un signal de vibration périodique. Chacune des composantes apparaît comme une ligne verticale dont la hauteur correspond à leur amplitude respective. La position de chaque ligne en indique la fréquence. Cette représentation est appelée spectre de fréquence. Lorsqu'un compartiment de tissus mous est soumis à un choc, ce dernier vibre de manière atténuée, réduisant ainsi l'amplitude des oscillations (Nigg et Wakeling, 2001). Ce mécanisme d'atténuation connu sous le nom du paradigme du « *muscle tuning* » a été proposé par Nigg et Wakeling (2001). Ce modèle repose sur la conception selon laquelle le système neuromusculaire développe une stratégie consistant à adapter ses niveaux de pré-activation (avant la phase d'impact) et d'activation (pendant la phase de support) en fonction des forces d'impact générées lors de l'interaction pied-sol. Cette adaptation du système neuromusculaire permettrait d'augmenter naturellement les propriétés d'amortissement ou d'absorption des vibrations et donc d'atténuer l'intensité ou la sévérité des chocs (Nigg and Wakeling, 2001; Wakeling et al., 2002). Les muscles situés aux extrémités des membres inférieurs se comportent donc comme des systèmes masse-ressort-amortisseur, comme le schématise la figure 39 (Khassetarash et al., 2015b).

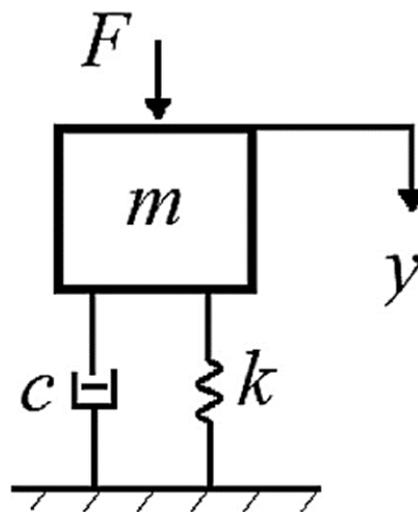


Figure 39 : Représentation schématique du modèle masse-ressort-amortisseur. (D'après Khassetarash et al. (2015)). m représente la masse, k la raideur, c le coefficient d'amortissement visqueux. Dans ce modèle, $c = 2md$, avec d représentant le coefficient d'amortissement. F est considéré comme la force appliquée à m et y est le déplacement de m .

En physique, l'amortissement d'un système est défini par une atténuation de ses mouvements par dissipation de l'énergie qui les engendre. Plus le coefficient d'amortissement est élevé, plus la force d'amortissement est grande. En pratique, dans le contexte de la course à pied, le coefficient d'amortissement rend compte de la capacité des tissus mous à amortir et/ou absorber les vibrations au cours du temps (Enders et al., 2012). Dans ce contexte, une plus grande valeur du coefficient d'amortissement calculé est associée à une plus grande capacité des tissus mous à amortir les vibrations induites lors de l'impact au sol.

La fréquence naturelle des tissus mous s'étend de 10 Hz pour un muscle détendu à 50 Hz pour un muscle contracté. On observe donc un phénomène de résonance pour les fréquences comprises entre 10 et 50 Hz, comme par exemple en course à pied, tandis que l'énergie est atténuée aux fréquences plus élevées (Trama et al., 2020). Trama et al. (2018) rapportent en outre une plus grande augmentation du signal vibratoire pour les fréquences comprises entre 25 et 50 Hz que pour les fréquences inférieures lorsque la vitesse de course augmente.

Selon le modèle du « *muscle tuning* », l'intensité et/ou la réponse du niveau de pré-activation musculaire s'adapterait au niveau d'intensité des forces de réaction au sol (Boyer and Nigg, 2004). Récemment, Nigg (2018) a apporté des précisions sur le mécanisme du « *muscle tuning* ». En effet, l'efficacité du « *muscle tuning* » est dépendante (i) du niveau de pré-activation, commandé par le système nerveux central ; (ii) de la fréquence naturelle de vibration du compartiment du tissu mou considéré et de la fréquence de vibration appliquée (plus celles-ci seront proches, plus le « *muscle tuning* » est efficace) ; (iii) de l'état de fatigue musculaire (Nigg, 2018).

En effet, les propriétés vibratoires des tissus mous évoluent avec la fatigue (Friesenbichler et al., 2011; Khassestarash et al., 2015b, 2019). Friesenbichler et al. (2011) ont ainsi rapporté, lors d'une tâche de course jusqu'à épuisement, une augmentation de l'amplitude et de la durée des vibrations tissulaires du *triceps surae* avec la fatigue. En revanche, les fréquences de vibrations n'étaient pas modifiées par la fatigue. Les auteurs concluent que le mécanisme protecteur du « *muscle tuning* » semble être réduit lorsque le muscle est fatigué, ce qui augmente le risque potentiel de lésions tissulaires (Friesenbichler et al., 2011).

De façon similaire, Khassestarash et al. (2015) ont rapporté une augmentation de l'amplitude des vibrations tissulaires du *triceps surae* sur l'axe longitudinal avec la fatigue, lors d'une course prolongée ($9,6 \pm 1,14$ km) à la vitesse de $4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. L'amplitude de cette augmentation était différente pour les différentes fréquences de vibration (figure 40) (Khassestarash et al., 2015b). Cette augmentation de l'amplitude des vibrations tissulaires à certaines fréquences était associée à une

augmentation du coefficient d'amortissement. Selon le paradigme de « *muscle tuning* », les propriétés mécaniques des tissus mous s'adaptent via une adaptation de l'activation musculaire afin de minimiser l'amplitude de vibration. Par conséquent, les auteurs spéculent que l'augmentation du coefficient d'amortissement avec la fatigue pourrait résulter d'une stratégie de protection du corps humain visant à minimiser l'augmentation de l'amplitude de vibration au cours de l'effort (Khassetarash et al., 2015b).

L'analyse par ondelettes (Enders et al., 2012) permet l'analyse de fonctions présentant des discontinuités ou des phénomènes locaux, notamment les vibrations musculaires dans un contexte de fatigue. A la différence de la transformée de Fourier, l'analyse par ondelettes permet d'avoir des informations simultanément dans le domaine du temps et celui des fréquences, en indiquant la quantité de chaque fréquence qui se trouve dans le signal, et à quel moment ces fréquences se passent dans le temps.

Lors d'un effort de course réalisé jusqu'à épuisement, Khassetarash et al. (2019) ont montré chez des coureurs d'un bon niveau de pratique une augmentation de l'amplitude de vibration et du coefficient d'amortissement, sans changement de la durée de vibration à chaque impact. Bien que les résultats suggèrent une activité musculaire accrue, les réponses EMG observées dans cette étude ne montrent aucune augmentation significative de l'activité musculaire des muscles gastrocnémiens. Les résultats ne permettent donc pas de déterminer si l'augmentation du coefficient d'amortissement et l'absence de variation de la durée de vibration sont dues à une propriété active ou passive du muscle (Khassetarash et al., 2019). Ces résultats rejoignent ceux de Mizrahi et al. (1997), qui ne rapportent aucune corrélation entre l'évolution du signal EMG des muscles quadriceps et gastrocnémiens et l'évolution de la fatigue lors d'une course sur tapis de 30min chez des sujets en bonne santé. Néanmoins, le signal EMG de surface lors d'un exercice dynamique, notamment les indices de quantification d'activation globale (*e.g.* RMS¹¹, EMGi¹²), ne permettent pas systématiquement de caractériser un état de fatigue. Cependant, le développement d'électrodes de surface sans fil, voire d'électrodes intégrées au textile (Ribas Manero et al., 2016), ainsi que l'utilisation de techniques d'analyse plus fines des propriétés du signal EMG (analyse spectrale, analyse temps-fréquence) permettraient de mieux évaluer la fatigue neuromusculaire (González-Izal et al., 2012; Howard et al., 2018).

¹¹ RMS, pour *Root Mean Square*, correspond à la racine carrée de la variance du signal sur un temps donné.

¹² EMGi correspond à l'intégration du signal électromyographique sur un temps donné.

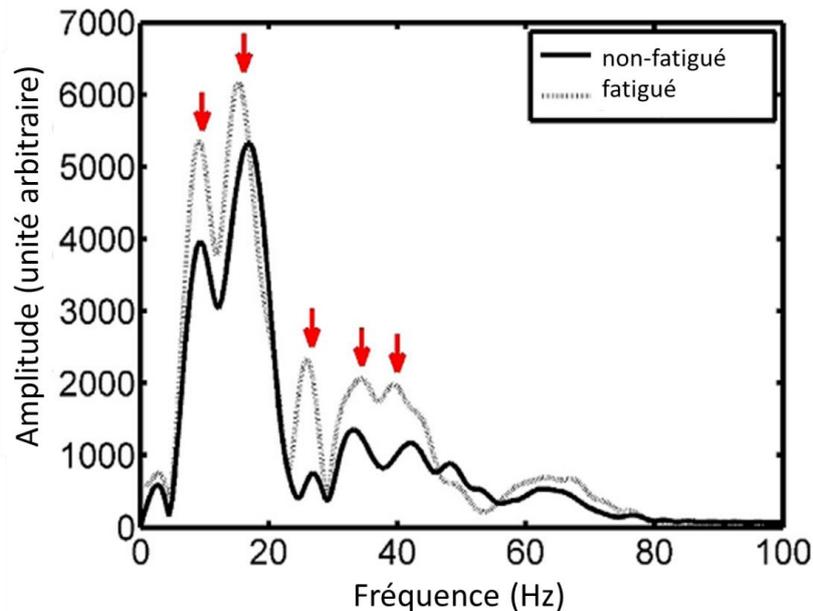


Figure 40. Évolution des fréquences mesurées dans la direction axiale en condition de fatigue (Adapté de Khassestarash et al., 2015b). La courbe noire représente une condition hors fatigue et la courbe grise représente une condition de fatigue. Les flèches rouges représentent les valeurs pic évaluées. .

Une exposition répétée et/ou prolongée aux vibrations, comme par exemple en course à pied, pourrait induire des douleurs musculaires (Cronin et al., 2004), ainsi qu'une diminution de la fréquence de décharge des unités motrices et de la force maximale volontaire (Bongiovanni et al., 1990; Shirato et al., 2019). Ceci pourrait être expliqué par une diminution de l'excitabilité des motoneurones (Souron et al., 2017a). Dans ce contexte, il a été montré sur le modèle animal que l'exposition prolongée à des vibrations (pendant 5h par jour) entraînait des lésions musculaires pouvant aller jusqu'à la nécrose (Kostyshyn et al., 2019; Necking et al., 1992). L'inflammation résultante était d'autant plus importante que l'amplitude et la fréquence des vibrations étaient élevées (Kostyshyn et al., 2019). Chez l'humain et en utilisant la vibration provoquée, de Hoyo et al. (2013) ont rapporté que 6min de vibrations du corps entier à une fréquence de 30Hz et à une amplitude de vibration de 4mm entraînent une augmentation de la concentration des marqueurs indirects des dommages musculaires (*e.g.* créatine kinase) immédiatement après l'intervention, avec un retour aux valeurs de bases après 48h.

Il est à mentionner que les vibrations provoquées par une plateforme de vibrations sont assez éloignées des vibrations propres à la course à pied, qui sont générées brièvement à chaque impact,

mais de façon répétée sur une longue durée. On peut cependant postuler que l'intensité des vibrations occasionnées au niveau des tissus mous joue un rôle dans le développement des dommages musculaires induits par la course à pied, ainsi que sur les DOMS et les phénomènes inflammatoires qui en résultent. Dans une dimension d'application pratique, la production de vibrations (provoquées) sur muscle relâché à une intensité non douloureuse avant ou immédiatement après un exercice inducteur de dommages musculaires permettrait de réduire les DOMS dans les 24 à 72h suivant l'exercice (Kim et al., 2017). Ainsi, l'effet inducteur ou protecteur des vibrations sur les dommages musculaires serait dépendant des modalités de stimulation (*i.e.* intensité, fréquence, durée).

4.2. Spécificités de la course en descente

Lors de la course en descente, Gottschall et Kram (2005) rapportent des augmentations significatives du pic de force verticale d'impact (>50%) et de la force horizontale de freinage (>70%) avec une pente de -15%, en comparaison avec les valeurs de force obtenues lors d'une course à plat. Cette augmentation des forces de réaction au sol, combinée à une élévation de la vitesse verticale (vers le bas) lors de la course en descente pourrait accroître le niveau de vibrations des tissus mous (Dewolf et al., 2016) et, par conséquent, l'activation musculaire et le phénomène de « *muscle tuning* ». Avec la fatigue, l'augmentation des vibrations musculaires et de l'activité EMG constatées lors de la course à plat (Friesenbichler et al., 2011; Khassetarash et al., 2015b), pourraient ainsi être accentuées en course de descente notamment au niveau des muscles EG et FP, compte tenu de leur exposition prolongée et répétitive à des forces d'impact supérieures. Par extension, l'élévation potentielle du niveau de vibrations des tissus mous pourrait contribuer au développement de la fatigue neuromusculaire et aux dommages musculaires classiquement rapportés en course de descente (Giandolini et al., 2016d).

Dans cette perspective, Mizrahi et al. (2001) montrent une diminution de l'atténuation des chocs (quantifiée par un accéléromètre) au cours de 30min de course en descente sur tapis (*i.e.* -7% de pente) à intensité élevée (*i.e.* vitesse 5% supérieure à la vitesse associée au seuil lactique sur le plat). Celle-ci pourrait être reliée à la fatigue des muscle EG (caractérisée par une augmentation de l'activité EMG) et à des changements de la cinématique de foulée.

Plusieurs stratégies visant à minimiser les forces d'impact lors de la course en descente ont été proposées dans la littérature. Parmi celles-ci, la diminution de l'amplitude de la foulée permettrait de modifier l'intensité de l'impact du sol et le niveau d'absorption de l'énergie par l'articulation du genou. En effet, à vitesse constante, il a été observé avec des valeur de pentes comprises entre 0% et -18%

que la stratégie de réduire l'amplitude de la foulée permettait de diminuer les forces d'impact et l'énergie absorbée par l'articulation du genou (Baggaley et al., 2019). Par ailleurs, l'intensité des forces d'impact lors de la course en descente varie en fonction du patron de pose de pied. En effet, Giandolini et al. (2016) ont montré que la pose de l'avant-pied en premier lors du contact au sol permet de réduire le pic d'impact et les vibrations sur l'axe vertical. Cependant, l'efficacité de cette stratégie dans le but de réduire la fatigue au cours d'un effort prolongé reste à démontrer. En effet, Vernillo et al. (2019) n'ont pas trouvé de réduction de la fatigue à l'issue d'un test de 2h30 de course sur tapis alternant des séquences de course en montée (20 min, +15% de pente), en descente (20 min, -15% de pente) ou à plat (5 min) au cours duquel les sujets modifiaient volontairement leur patron de foulée. Les auteurs suggèrent que c'est plus la capacité du coureur à adapter son patron de foulée aux contraintes du terrain que l'alternance des patrons de pose de pied (avant du pied vs talon) au cours de l'épreuve qui permet au coureur de minimiser la fatigue lors d'une course prolongée comportant du dénivelé et des variations de pente (Vernillo et al., 2019a).

La relation entre les vibrations musculaires et la fatigue neuromusculaire engendrées par la course en descente conduit à rechercher des stratégies de minimisation des vibrations musculaires dans le but de limiter et retarder l'apparition de la fatigue musculaire au cours de l'effort.

4.3. Vibrations des tissus mous et port de textiles compressifs en course à pied

4.3.1. Rôle mécanique du port de textiles compressifs lors de la course en descente et conséquences sur les réponses neuromusculaires

Afin de minimiser les dommages musculaires induits par la course en descente et les effets immédiats et retardés sur les douleurs et la performance musculaires, plusieurs stratégies ont été étudiées, comme la répétition d'exercices de course en descente à l'entraînement ou, plus récemment, l'utilisation de textiles de compression (CGs, pour *Compression Garments*) portés sur les membres inférieurs (Bieuzen et al., 2014; Hill et al., 2014; Peake et al., 2017; Toyomura et al., 2017). Plusieurs méta-analyses récentes montrent les effets bénéfiques du port de CGs pendant la phase de récupération, notamment en accélérant la récupération de certains marqueurs indirects de la fonction neuromusculaire et/ou des dommages musculaires induits à l'exercice excentrique (Brown et al., 2017; Hill et al., 2014).

Cependant, il n'existe pas de consensus scientifique sur les effets positifs du port de CGs pendant l'exercice (Pérez-Soriano et al., 2018), qui seraient dépendants de plusieurs paramètres, comme le niveau d'entraînement, les modalités d'exercice (pente, intensité, durée) et les propriétés technologiques du textile, notamment l'intensité de la compression exercée sur les masses musculaires (MacRae et al., 2011). A partir de techniques d'imagerie par résonance magnétique, Miyamoto et Kawakami (2014) ont montré que le port d'un cuissard présentant un niveau élevé de compression (*i.e.* 15 à 20 mmHg) permettait de réduire la fatigue musculaire des EG générée par la course sur tapis. Dans cette étude, la fatigue musculaire a été objectivée à partir des variations de l'indice de relaxation transversale. Plus spécifiquement, sur un parcours de trail de format XXS (15,6 km), Bieuzen et al. (2014) ont montré que le port de manchons appliqués sur les mollets et avec un niveau élevé d'intensité de compression (> 15mmHg) pendant l'effort permettait de réduire la fatigue musculaire des muscles EG (objectivée à partir d'une moindre altération de la force maximale volontaire) 24h après l'exercice chez des coureurs entraînés. Il est à noter dans cette étude que la compression était utilisée pendant l'exercice et non lors de la phase de récupération, suggérant la mise en place d'un effet protecteur du port de CGs durant l'exercice. Par ailleurs, lors d'un effort spécifique de course en descente, le port d'un cuissard de compression permet de réduire les marqueurs de dommages musculaires (évalués par biopsie) et les DOMS chez des sujets non entraînés (Valle et al., 2013), tout en réduisant les vibrations des tissus mous (Borràs et al., 2011).

La réduction des vibrations initiées au niveau des tissus mous par le port de CGs a été objectivée par quelques études dans différentes situations expérimentales. En effet, Sperlich et al. (2013) ont montré chez des skieurs alpins en position de recherche de vitesse soumis à des vibrations provoquées que le port de CGs (20 et 40 mmHg) permet une atténuation significative de l'amplitude des vibrations des tissus mous et facilite le maintien prolongé d'une position isométrique, jambes fléchies. L'atténuation du niveau de vibrations musculaires a aussi été montrée chez des cyclistes soumis à des vibrations (Hintzy et al., 2019), ainsi que chez des sujets entraînés lors d'exercices de « *drop jump* » (Fu et al., 2015) ou de sauts verticaux (Doan et al., 2003).

Plus spécifiquement en course à pied, Romain et al. (2017) ont montré lors d'un exercice de course sur tapis à vitesse croissante durant 45 min une diminution de l'amplitude des vibrations musculaires des muscles EG et ischio-jambiers par le port de CGs. Ces résultats rejoignent ceux de Gellaerts et al. (2017), qui rapportent que plus l'intensité de compression est élevée (9,6 vs. 14,5 vs. 20,4 mmHg), plus l'amplitude de vibration est réduite. Récemment, Dandrieux et al. (2020) ont montré que le port de CGs permet de diminuer significativement la puissance moyenne des accélérations tissulaires en course à pied quelles que soit la vitesse et la condition de pente. Ces résultats sont

particulièrement intéressants dans le contexte d'une épreuve de trail courte distance, au cours de laquelle on observe des variations importantes de pente et de vitesse de course (Scheer et al., 2020). Enfin, dans une étude récente, Broatch et al. (2019) ont mis en évidence chez des sujets entraînés courant sur un tapis roulant à des vitesses sous-maximales (*i.e.* 8 à 15 km.h⁻¹) une diminution de l'amplitude de vibrations des tissus mous et de l'activation musculaire par le port de CGs au cours de l'exercice. Cependant, cette diminution de l'activation musculaire n'était pas associée à une amélioration de l'EC mesurée pendant l'effort (Broatch et al., 2019). Ces données récentes, qui mettent en exergue un effet protecteur du port de CGs à l'exercice sur l'amplitude de vibrations des tissus mous, vont dans le sens des résultats de l'étude 3 de ce travail de thèse présentée dans la partie ultérieure.

4.3.2. Effets du port de textiles compressifs pendant l'effort sur les réponses physiologiques et la performance

La majorité des études ne montrent pas d'amélioration de la performance chronométrique liée au port de CGs au cours d'efforts de haute intensité ou lors de compétitions (da Silva et al., 2018). Dans ce cadre, aucun effet significatif du port de manchons compressifs n'a été constaté sur la performance sur 10 km (Ali et al., 2007), ni sur l'allure ou la performance sur marathon (Areces et al., 2015), ou la performance sur un parcours de trail de 15,6 km (Vercruyssen et al., 2012). De plus, aucun changement significatif de la cinématique de foulée n'a été rapportée avec des manchons de compression chez des sujets très entraînés (Stickford et al., 2015). Enfin, dans une méta-analyse récente, da Silva et al., (2018) montrent que le port de CGs ne semble pas modifier l'EC sous-maximale, ainsi que les paramètres centraux (*e.g.* fréquence cardiaque, volume d'éjection systolique) et périphériques (*e.g.* différence artério-veineuse en oxygène) de la VO₂, ou encore la concentration artérielle en lactate (Sperlich et al., 2010). L'évaluation de l'efficacité énergétique directement au niveau des muscles considérés pourrait nécessiter l'utilisation d'une technique de spectroscopie dans le proche infrarouge, qui permet une mesure *in situ* de l'oxygénation musculaire. En effet, Perrey et Ferrari (2018) ont suggéré que cette méthode constituait un outil de mesure « sensible » et « robuste » pour détecter les changements du métabolisme musculaire et évaluer les réponses microcirculatoires lors de l'exécution de tâches en laboratoire, mais aussi dans des conditions réelles d'activité physique.

Concernant la puissance des membres inférieurs évaluée à partir de la performance en détente verticale, Ali et al. (2011) rapportent une moindre altération de celle-ci suite à une épreuve de 10 km chez des compétiteurs hommes et femmes portant les vêtements compressifs. En revanche, après un

marathon ou un effort de type trail running courte distance, cet effet bénéfique n'est pas retrouvé (Areces et al., 2015; Vercruyssen et al., 2012). L'intérêt du port de CGs chez des coureurs de trail entraînés à la course en descente, chez lesquels des adaptations protectrices ont déjà été induites par le « *repeated bout effect* » (Hyldahl et al., 2017) reste à investiguer. Une partie de ce travail de thèse (études 2 et 3) consistait donc à évaluer si le port de CGs par des coureurs entraînés en condition de trail running (étude 2) et de course en descente continue sur tapis roulant (étude 3) présentait des effets bénéfiques sur les dommages musculaires, la fatigue, les vibrations tissulaires et l'économie de course, pendant l'effort et en récupération. La figure 41 illustre le postulat selon lequel l'effet mécanique conféré par les CGs durant une course en descente prolongée permettrait de réduire les vibrations des tissus mous, en synergie avec le mécanisme de « *muscle tuning* », ce qui réduirait l'apparition de la fatigue neuromusculaire des muscles EG et FP, et, par conséquent, pourrait atténuer l'augmentation des vibrations des tissus mous et la dégradation de l'EC durant la course en descente.

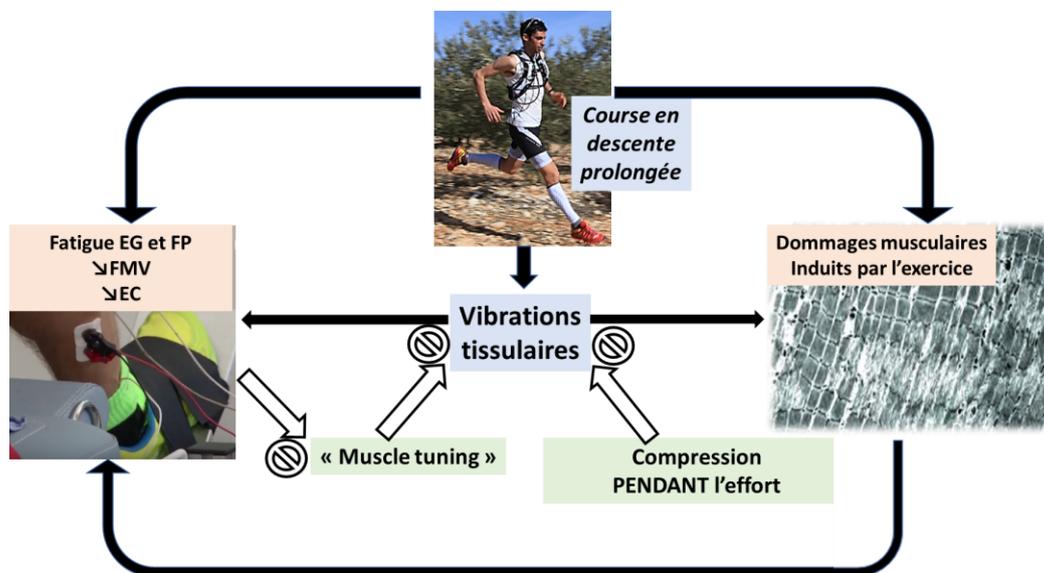


Figure 41 : Mécanisme hypothétique d'un effet protecteur mécanique conféré par le port de textile compressif lors d'une course en descente prolongée. La course en descente prolongée induit une fatigue neuromusculaire importante des muscles extenseurs du genou (EG) et fléchisseurs plantaires (FP). La perte de force maximale volontaire isométrique (FMV) est le meilleur indicateur des dommages musculaires induits par l'exercice. Cet exercice excentrique prolongé entraîne également des dommages induits aux sarcomères, et une inflammation de la matrice extracellulaire provoquant des douleurs musculaires retardées (DOMS). Les vibrations des tissus mous, qui sont connues pour augmenter avec la fatigue en course d'endurance, sont accentuées par des forces de réaction au sol plus élevées caractéristiques de la course en descente. Les muscles peuvent partiellement atténuer ce renforcement mutuel entre vibrations tissulaires et fatigue neuromusculaire par une pré-activation musculaire précédant le contact au sol, phénomène appelé « *muscle tuning* ». Le port de textile de compression pendant l'exercice pourrait atténuer ces altérations en conférant une protection mécanique contre les vibrations.

Partie 2 : Problématiques de thèse

Comme mentionné en introduction, la performance en course à pied traditionnelle dépend de la grandeur de VO_{2max} , et de la capacité du sujet à mobiliser la plus grande fraction d'utilisation de VO_{2max} (FVO_{2max}) tout en dépensant la plus petite quantité d'énergie métabolique par unité de distance parcourue (EC) (di Prampero et al., 1986; McLaughlin et al., 2010). Cependant, en trail, l'EC peut être affectée d'une part, par l'adaptation constante du patron de foulée en relation avec la pente (Giandolini et al., 2015; Snyder and Farley, 2011) et d'autre part, par la technicité du terrain (Hébert-Losier et al., 2014). La contrainte mécanique peut être augmentée par le dénivelé, en particulier lors de la course à pied en descente (Gottschall et Kram, 2005). Avec la pente, des modifications du cycle étirement-détente (Dewolf et al., 2016) sont observées, pouvant se traduire par une augmentation du travail négatif au niveau des articulations du genou et de la cheville en descente (DeVita et al., 2008; Eston et al., 1995) ou par une augmentation du travail positif au niveau de la hanche en montée (DeVita et al., 2008). En conséquence, la fatigue neuromusculaire générée avec l'augmentation de la durée de l'effort présente une origine différente lors d'une course avec dénivelé ou sur terrain plat (Giandolini et al., 2016d). Par ailleurs, la course en descente induit des dommages musculaires importants, en particulier au niveau des muscles extenseurs du genou (Maeo et al., 2017).

Dans ce contexte, le premier objectif de cette thèse est d'identifier les déterminants physiologiques de la performance en trail courte distance, afin de déterminer un modèle de performance spécifique à ce type d'épreuve. Le postulat théorique de départ est le modèle de la performance classiquement utilisé en course à pied traditionnelle (*e.g.* course sur route) incluant trois variables (*i.e.* VO_{2max} , FVO_{2max} au seuil lactique, et EC) et permettant d'expliquer les variations inter-individuelles de la performance (McLaughlin et al., 2010). Compte tenu des différences de modalités de contraction musculaire entre les épreuves de trail et de course à pied traditionnelle, nous émettons l'hypothèse que le modèle classique de la performance emprunté aux activités d'endurance est peu prédictif pour des courses à pied de type trail, qui requièrent la considération de variables plus spécifiques (*e.g.* endurance musculaire et EC en montée). Cette problématique est abordée dans l'étude 1.

Après avoir présenté les facteurs déterminants de la performance en trail courte distance, la seconde partie de la thèse se focalise sur l'identification de stratégies visant à réduire les altérations fonctionnelles musculaires (*e.g.* réduction de la force) et/ou périphériques spécifiques du trail, notamment en étudiant les effets potentiels du port de textile de compression dans des conditions d'exercice générant une fatigue « écologique » (étude 2) et de manière spécifique en laboratoire

(étude 3). Dans ces études, les critères de jugement principaux sont la fatigue neuromusculaire, l'EC et le niveau de vibration musculaire. En effet, malgré l'utilisation répandue des textiles compressifs pendant les épreuves de trail, aucun consensus scientifique n'existe réellement sur les effets positifs du port de CGs pendant l'exercice sur la fonction neuromusculaire et l'EC (Pérez-Soriano et al., 2018). Les bénéfices potentiels pouvant être conférés à la technologie vestimentaire seraient dépendant de plusieurs paramètres, comme le niveau d'entraînement, les modalités d'exercice (pente, intensité, durée) ainsi que les propriétés technologiques du textile, notamment l'intensité de la compression exercée sur les masses musculaires (MacRae et al., 2011).

Par conséquent, l'étude 2 a pour objectif d'évaluer l'influence du port d'un cuissard (7,5 mmHg) et de chaussettes de compression (18 mmHg à la cheville, 13 mmHg au mollet) lors d'une épreuve simulée type trail de format XS (*i.e.* 18,4 km ; 1160m D+/-) sur la fonction neuromusculaire et l'EC chez des coureurs de trail entraînés. Nous émettons l'hypothèse que le port du textile de compression pendant l'épreuve permet d'atténuer les altérations périphériques, et par conséquent exerce un effet bénéfique sur la fonction neuromusculaire et l'EC.

Dans le cadre plus spécifique de la course en descente, modèle expérimental reconnu pour s'intéresser aux dommages musculaires, l'étude 3 vise à évaluer l'intérêt potentiel du port d'un cuissard et de chaussettes à haute intensité de compression (> 15 mmHg) durant 40 minutes de course en descente sur tapis (-15% de pente) chez une population de coureurs de trail très entraînés, et bénéficiant donc d'un effet protecteur induit par l'entraînement répété à la course en descente (*e.g.* RBE (Hyldahl et al., 2017)). Pour cela, nous évaluons dans cette étude les effets immédiats et retardés du port de ce textile sur les vibrations des tissus mous, l'EC, la fonction neuromusculaire des muscles EG et FP et les douleurs musculaires. L'hypothèse de travail est que l'effet mécanique induit par le port de TC durant une course en descente prolongée pourrait réduire l'intensité des vibrations des tissus mous *in situ* (Gellaerts et al., 2017; Romain et al., 2017), pouvant retarder ainsi l'apparition immédiate et retardée de la fatigue centrale et périphérique des muscles EG et FP, et par extension, l'EC associée.

Partie 3 : Méthodologie

1. Sujets

Les trois études de cette thèse ont été réalisées au sein de populations masculines ($n = 9-13$) bien entraînées, pratiquant le trail en compétition depuis plusieurs années (6 à 10 ans). La charge d'entraînement hebdomadaire était évaluée au moyen d'un fichier d'entraînement rempli par chaque sujet le mois précédent les expérimentations. Le volume hebdomadaire de course à pied rapporté était de 75 ± 6 km ; 60 ± 8 km et 51 ± 20 km pour les études 1, 2, et 3 respectivement, une grande partie des entraînements étant effectuée sur sentiers avec du dénivelé (> 1900 m D+/-). En outre, les sujets rapportaient également au minimum cinq séances de vélo par mois (~ 250 à 350 km), comportant du dénivelé (~ 2000 à 3000 m D+/-). Les valeurs de VO_{2max} homogènes et élevées (~ 65 mL.kg⁻¹.min⁻¹) identifiées au sein de nos populations sont un bon indicateur du niveau d'entraînement élevé (Bassett and Howley, 2000).

Nous postulons que ce niveau d'expertise dans l'activité permet d'avoir un niveau technique et tactique homogène entre les sujets, et leur permet d'optimiser leur performance (*i.e.* technique de course en descente, gestion de l'effort) lors des épreuves de trail réalisées dans les études 1 et 2. De plus, le dénivelé important cumulé à l'entraînement pendant plusieurs années leur confère une résistance musculaire accrue à l'exercice excentrique, notamment grâce au mécanisme du RBE (Hyldahl et al., 2017; Meneghel et al., 2013) précédemment décrit. Pour les études 2 et 3, qui focalisaient sur les effets du port de textile de compression pendant l'effort, tous les sujets avaient déjà utilisé des textiles compressifs dans les deux années précédant l'étude, mais aucun d'entre eux n'en portait en compétition.

2. Analyse des paramètres cardio-respiratoires

2.1. Consommation maximale d'oxygène, vitesse associée et seuil ventilatoire

Les échanges gazeux et respiratoires ont été évalués à partir d'un analyseur fixe de type Oxycon Alpha (Jaeger®, Wuppertal, Germany) enregistrant les données lors de chaque cycle respiratoire et moyennant ces derniers par intervalle de 10 secondes. L'appareil était étalonné avant chaque test selon les spécifications du fabricant. VO_{2max} , SV et FC_{max} ont été évalués au cours d'un test incrémental maximal sur un tapis de course motorisé (Venus® 200/100r, HP cosmos, Germany) avec une pente de +10% afin de se rapprocher de la sollicitation d'une épreuve de trail, bien que les résultats

obtenus lors de tests réalisés à plat ou en pente ne diffèrent pas dans une population de coureurs de trail entraînés (Balducci et al., 2016). Les sujets commençaient le test à une vitesse de 7 km.h⁻¹, avec un incrément de 1 km.h⁻¹ par palier de 2min jusqu'à l'épuisement. Suivant les recommandations du Collège Américain de Médecine du Sport (*ACSM's Guidelines for Exercise Testing and Prescription, 2014*), la valeur de VO_{2max} était déterminée par l'absence d'augmentation de VO₂ (< 100 ml.min⁻¹) lorsque la vitesse de course augmentait, ou bien si les critères suivants étaient atteints lors de l'exercice : QR ≥ 1,10 et FC atteignant la valeur maximale théorique prédite par l'âge du sujet (FC_{max} = 220 - âge). L'indice VO_{2max} était calculé en moyennant les trois valeurs maximales consécutives de VO₂ atteintes au cours du dernier palier (*i.e.* ce qui correspond à un intervalle de 30 secondes). Cet intervalle de 30 secondes permettait aussi de déterminer la vitesse associée à VO_{2max}. Enfin, le SV correspondait à l'observation de la première augmentation du rapport VE/VO₂, sans augmentation concomitante du rapport VE/ VCO₂ (Wasserman et al., 1973b).

2.2. Fréquence cardiaque

Lors des tests sur tapis roulant, les sujets étaient équipés d'un cardiofréquencemètre (RS800CX, Polar, Kempele, Finland) relié à l'analyseur métabolique. Cette mesure de FC en temps réel permettait de déterminer la FC associée à chaque intensité d'effort, ainsi que la FC_{max} de façon individualisée, afin de pouvoir mesurer et vérifier l'intensité de l'effort lors des expérimentations ultérieures, notamment sur le terrain.

En effet, durant les épreuves de trail officielle ou simulée (études 1 et 2), les sujets étaient équipés d'une montre cardio-GPS (RS800CX, Polar, Kempele, Finland), permettant la mesure en temps réel des données de FC et de position GPS.

2.3. Calcul de l'économie de course

Les mesures d'EC à 1% (plat), +10% ou -15% de pente et à différentes vitesses étaient réalisées après un échauffement de 10 min (*i.e.* 5 min à 11 km.h⁻¹ puis 5 min à 12 km.h⁻¹).

Afin d'obtenir une valeur de VO₂ mesurée lors d'un état métabolique stable, chaque sujet courrait pendant 5 min à la vitesse cible, dans un ordre randomisé, avec 5 min de repos passif entre chaque session. Les valeurs de VO₂ étaient moyennées par intervalle de 10 secondes. Les 2 dernières minutes de chaque palier de 5 minutes étaient utilisées pour analyser la VO₂ en état stable métabolique. L'équivalent calorique de VO₂ (kcal.LO₂⁻¹) était déterminé à partir du QR moyen mesuré

pendant les 2 dernières minutes de chaque palier, permettant ainsi de calculer et d'exprimer l'EC en coût calorique brut ($\text{kcal.kg}^{-1}.\text{km}^{-1}$) selon la formule suivante :

$$\text{EC} = \text{VO}_2 \cdot \text{équivalent calorique} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MC}^{-1} \cdot \text{K}$$

Avec VO_2 exprimée en L.min^{-1} , l'équivalent calorique en kcal.min^{-1} , la masse corporelle (MC) en kg, et K est une constante représentant 1000 m.km^{-1} .

Étant donné que les substrats utilisés pour couvrir la dépense énergétique totale varient au cours d'un exercice prolongé, le coût calorique brut semble être la méthode la plus pertinente pour exprimer l'EC (Fletcher et al., 2009; Vernillo et al., 2017).

3. Evaluation de la force

Pour toutes les études, les sujets étaient familiarisés lors de leur première visite au laboratoire avec toutes les procédures d'évaluation de la force.

Dans l'étude 1, les caractéristiques mécaniques des muscles EG (côté droit) étaient évaluées par (i) les forces maximales volontaires concentrique et excentrique (FMV_{Con} et FMV_{Ecc} , respectivement) et (ii) un test d'endurance musculaire (EM).

3.1. Force maximale volontaire concentrique et excentrique

Dans l'étude 1, les sujets étaient assis et attachés sur un dynamomètre isocinétique (Biodex System 3, Shirley, NY) ; la jambe droite était évaluée avec un angle de 90° au niveau de l'articulation du genou (extension complète de jambe correspondant à 0°). L'axe de l'articulation du genou était soigneusement aligné sur l'axe de rotation du dynamomètre et tous les réglages étaient conservés pour chaque participant tout au long de l'expérimentation. Avant chaque évaluation de FMV_{Con} et FMV_{Ecc} , les participants s'échauffaient sur le dynamomètre isocinétique en répétant 10 contractions sous-maximales concentriques (ou excentriques) de 1s, espacées par 1s de récupération. Après un repos de 2min, 2 tests FMV_{Con} (ou FMV_{Ecc}) étaient réalisées à la vitesse angulaire de $60^\circ.\text{s}^{-1}$ avec l'amplitude complète de mouvement, espacées par 55s de récupération entre les deux tentatives. Les sujets étaient encouragés verbalement et pouvaient visualiser la force produite sur un écran. Les tests FMV_{Con} et FMV_{Ecc} étaient réalisés dans un ordre randomisé et les deux modalités de test étaient

espacées de 10 min de repos. Les valeurs les plus élevées de FMV_{Con} et FMV_{Ecc} obtenues au cours des deux tentatives étaient retenues pour l'analyse.

3.2. Indice de fatigue - endurance musculaire

L'endurance musculaire (EM) était testée 15min après les tests de FMV_{Con} et FMV_{Ecc}. Après un protocole d'échauffement comprenant des contractions concentriques sous-maximales, les participants effectuaient 40 contractions concentriques maximales consécutives des muscles EG à la vitesse angulaire de 60°.s⁻¹ avec une amplitude de mouvement complète (*i.e.* de la flexion complète du genou à son extension complète). A la fin de l'extension, les sujets avaient pour consigne de se relâcher jusqu'au retour en position initiale guidé par le bras de la machine isocinétique à la vitesse angulaire de 60°.s⁻¹. L'endurance musculaire était évaluée par le calcul d'un indice de fatigue (IF) décrit par Pincivero et al. (2003) et exprimé en pourcentage selon la formule suivante :

$$IF=100-\left(\frac{5 \text{ dernières répétitions}}{5 \text{ premières répétitions}}\right) \times 100$$

L'IF était donc déterminé en moyennant les valeurs maximales de force enregistrées au début et à la fin du test d'EM, uniquement en phase d'extension du genou (Figure 42).

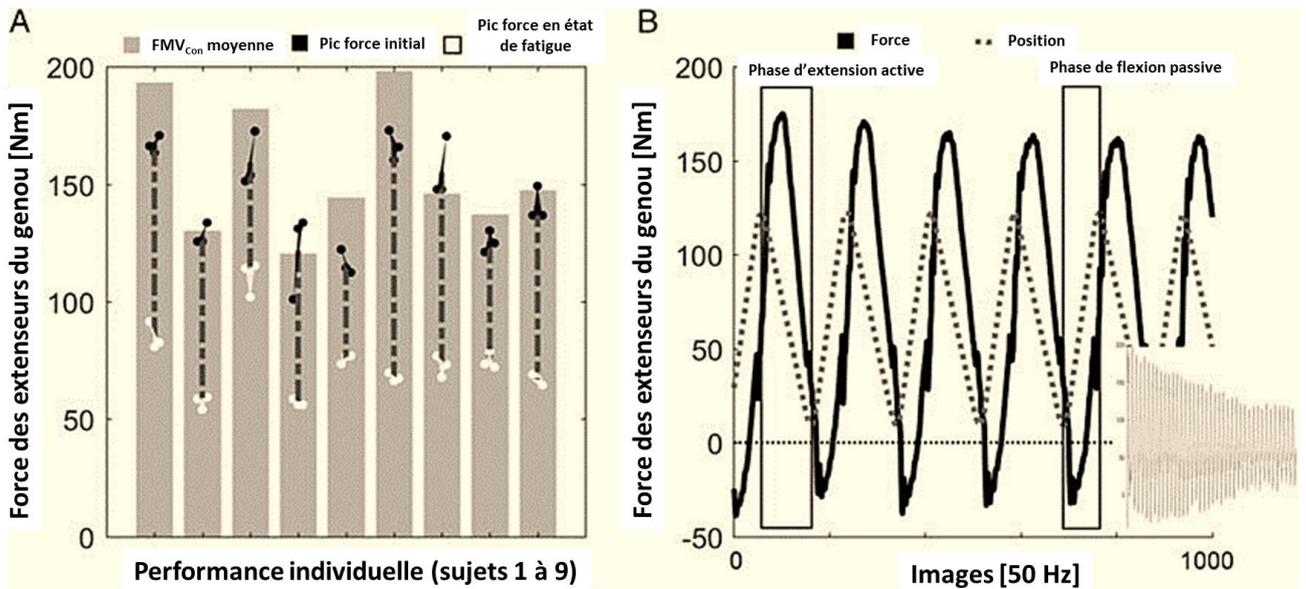


Figure 42 : Données issues du test d'endurance musculaire. A gauche (A), les variations du pic de force concentrique sont présentées durant le test d'endurance musculaire pour chaque individu. Le diagramme en barre représente, pour chaque individu, la moyenne des deux essais lors du test de force maximale concentrique (FMV_{con} moyenne). Les points noirs représentent les pics de force enregistrés lors des 3 premières extensions lors du test d'endurance musculaire, et les points blancs représentent les pics de force enregistrés lors des 3 dernières extensions du test. Ainsi, pour chaque sujet, la ligne pointillée noire représente la perte de force concentrique au cours du test. A droite (B), un tracé typique d'un individu effectuant le test est présenté. La ligne pleine représente la force produite durant la flexion (phase de relaxation de récupération) et l'extension (phase de contraction active). La ligne pointillée noire représente la position du bras de la machine isocinétique. Dans la fenêtre en bas à droite, on retrouve la totalité du test d'endurance musculaire (40 cycles complets avec une diminution du pic de force). Toutes les valeurs utilisées dans cette figure sont des valeurs de force absolues.

3.3. Puissance d'extension des membres inférieurs

Afin d'évaluer les variations de puissance explosive des membres inférieurs (Markovic et al., 2004), les participants effectuaient un test de « *Countermovement Jump* » ou CMJ (*i.e.* saut vertical précédé d'une flexion de genou) avant, immédiatement après et 24h après l'épreuve de course en descente (étude 3).

Tous les participants étaient familiarisés avec le test de CMJ lors de leur première visite au laboratoire. Ce dernier consiste, à partir d'une position debout statique, à réaliser un saut vertical avec un contre-mouvement vers le bas, les mains sur les hanches. Le mouvement consiste donc en une flexion des membres inférieurs, immédiatement suivie d'une extension complète. Les participants

avaient pour consigne de sauter le plus haut possible, puis d'atterrir sur leurs deux pieds simultanément tout en maintenant les mains sur les hanches lors de ces différentes phases.

La hauteur maximale atteinte lors du CMJ était mesurée à partir de l'application « *My jump* », développée par Balsalobre-fernández et al. (2015) et validée expérimentalement (Gallardo-Fuentes et al., 2016; Yingling et al., 2018). L'application était installée sur un iPhone 6 (Apple Inc., USA), placé sur le sol pendant la mesure, face aux pieds du sujet, à une distance de ~1,5 m (figure 43). L'application utilise le mode ralenti et une fréquence de 240 images par secondes de l'appareil, permettant d'identifier les phases de décollage et d'atterrissage du saut et ainsi de calculer le temps d'envol. La hauteur du saut vertical était calculée selon l'équation suivante :

$$h = \frac{1}{8} \cdot g \cdot t^2$$

Avec h représentant la hauteur du saut en mètres, g la constante gravitationnelle et t le temps d'envol en secondes.

Chaque athlète réalisait deux essais de CMJ, entrecoupés par une période de repos passif de 1 min, et précédés d'un échauffement de 10 min en condition pré-exercice et le lendemain lors du processus de récupération (étude 3). La moyenne des deux essais était retenue pour les analyses statistiques. La fiabilité de l'application a été validée expérimentalement par comparaison avec une plateforme de force (Balsalobre-fernández et al., 2015). En effet, le coefficient de corrélation de Pearson montre une corrélation presque parfaite entre les hauteurs de saut mesurées avec l'application ou la plateforme de force ($r = 0,995$; $P < 0,001$).



Figure 43 : Visualisation et analyse du saut vertical avec l'application *My Jump*

3.4. Mesure de forces et évaluation de la fonction neuromusculaire

L'évaluation de la fonction neuromusculaire était réalisée grâce à la technique de stimulation électrique surimposée, selon la méthode utilisée par Millet et al. (2011) pour les muscles EG (études 2 et 3) et FP (étude 3) en situation pré-exercice, dans les minutes suivant la fin de l'exercice (études 2 et 3) et 24h après (étude 3). L'ordre d'évaluation de la fonction neuromusculaire était randomisé pour les EG et les FP en post-descente (étude 3) pour une condition donnée (contrôle : CON ou compression : CGs). Avant chaque test, l'intensité de stimulation optimale était déterminée en délivrant des stimuli électriques successifs sur le nerf fémoral (pour les EG) ou le nerf tibial postérieur (pour les FP) à des intensités croissantes sur muscle relâché. Les tests étaient ensuite réalisés avec une intensité de stimulation équivalent à de 130% de l'intensité optimale, afin de s'assurer d'un recrutement spatial complet. Les intensités de stimulation variaient de 110 à 160 mA pour le recrutement des muscles EG et de 110 à 130 mA pour les muscles FP.

Pour tester les muscles EG, les sujets étaient assis sur un siège ajusté afin que les hanches soient fléchies avec un angle de 100° et les genoux fléchis à 90°. La cheville des sujets était attachée par une sangle rigide au capteur de force calibré (F 501 TC 200 daN, TME 78 Orgeval, France) placée légèrement au-dessus des malléoles. Un harnais de rallye permettait une fixation solide du corps au

siège, et les sujets regroupaient leurs mains sur le buste en se tenant au harnais pendant les tests, afin de standardiser le placement des bras.

Pour tester les muscles FP, les sujets étaient assis sur le même siège ajusté sur mesure et posaient leur pied, avec une dorsiflexion de 0°, sur un ergomètre personnalisé équipé d'une pédale instrumentée (SMTR 500 Nm, Sensel Measurement, Vincennes, France) situé dans l'alignement de la chaise. L'avant-pied était solidement attaché à la pédale pour minimiser le mouvement du talon et les sujets devaient effectuer une flexion plantaire tout en gardant les bras sur la poitrine. Le capteur de force placé sur la pédale permettait d'enregistrer les réponses mécaniques pendant les contractions maximales et lors des stimulations électriques.

Les stimulations des nerfs fémoral et tibial postérieur étaient appliquées grâce à une électrode adhésive cathode (10mm de diamètre) pressée manuellement (pour être au plus près du nerf à stimuler) par un expérimentateur au niveau du triangle fémoral (pour les EG) ou du creux poplité (pour les FP) (Jubeau et al., 2017). L'électrode adhésive anode (50 mm × 90 mm, Dura-Stick Premium, Compex) était placée au niveau du pli fessier (pour les EG) ou de la patella (pour les FP). Les stimulations étaient générées par un stimulateur à courant constant (modèle DS7A, Digitimer, Hertfordshire, Royaume-Uni). Celles-ci consistaient en un stimulus par un signal à onde carrée de tension maximale de 400 V et d'une durée de 1 ms pour la stimulation simple, ou deux stimuli espacés de 100 et 10 ms pour les doublets à 10 Hz (Db10) et 100 Hz (Db100), respectivement. Les signaux EMG de surface étaient enregistrés en continu à partir des muscles *vastus lateralis* et *gastrocnemius medialis* avec une paire d'électrodes adhésives (10 mm de diamètre) (Contrôle Graphique Medical, Brie-Comte-Robert, France) en configuration bipolaire espacées de 20 mm. L'électrode de référence était placée sur la patella. Les signaux étaient amplifiés avec une bande passante pour les fréquences comprise entre 1 Hz et 5 kHz (taux de réjection du mode commun = 110 dB, impédance d'entrée = 1000MΩ, gain = 1000), numérisés à une fréquence d'échantillonnage de 2000 Hz et stockés pour analyse avec un logiciel disponible dans le commerce (Acqknowledge 4.1, Biopac Systems Inc.).

Pour les études 2 et 3, l'évaluation était répétée deux fois de suite, en situation pré-exercice, dans les minutes suivant la fin de l'exercice et 24h après pour les muscles EG et FP. Après un échauffement isométrique sur l'ergomètre des muscles EG ou FP (*i.e.* 3 min de contractions sous-maximales effectuées à des niveaux de force croissants), l'évaluation neuromusculaire consistait d'abord en une contraction maximale volontaire de 4s (évaluation de la FMV), suivie de deux secousses potentiées sur muscle relâché séparées de 2s. Cette procédure était répétée une deuxième fois après 15s de repos.

Après une période de repos de 30s, les sujets réalisaient une contraction maximale volontaire de 4s, suivie de deux doublets potentiés sur muscle relâché (*i.e.* Db100 et Db10), délivrés à 2s d'intervalle, puis d'une dernière stimulation simple (Tw) (figure 44). Après 15s de repos, cette procédure était répétée une seconde fois. L'amplitude des réponses suite aux stimulations Db10, Db100 et Tw était analysée pour les muscles EG et FP. Les sujets étaient vigoureusement encouragés par les expérimentateurs lors des contractions maximales volontaires, puis recevaient la consigne d'être le plus relâché possible pendant les conditions de stimulation.

La variation du niveau d'activation volontaire (AV), permettant d'estimer la fatigue centrale, était mesurée grâce à une stimulation par un doublet à haute fréquence (100 Hz) surimposée à la contraction maximale volontaire. La variable AV était ensuite calculée à partir de la force maximale (F_{max}) atteinte pendant la contraction maximale volontaire, la force mesurée immédiatement avant le doublet surimposé (F_{avant}), la force maximale suivant le doublet superposé (Db100_{sup}) et la mesure de Db100 contrôle sur muscle relâché (Giandolini et al., 2016b) selon la formule suivante :

$$AV = \left(1 - \frac{(Db100_{sup} - F_{avant}) \times \frac{F_{avant}}{F_{max}}}{Db100_{contrôle}} \right) \times 100$$

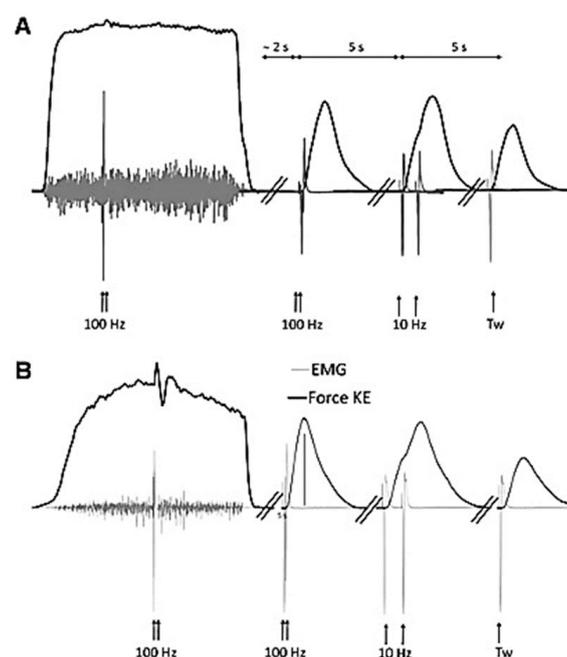


Figure 44 : Tracé typique de la force développée (ligne noire) pendant une contraction maximale volontaire des muscles extenseurs du genou avec détermination du niveau d'activation volontaire, ainsi que les doublets à haute et basse fréquences (100 et 10 Hz, respectivement), et la stimulation simple (Tw), avant (A) et après (B) un ultra-marathon. (Adapté de Millet et al., 2011). Les flèches noires indiquent le moment de stimulation. Le signal EMG est représenté par la ligne grise.

3.5. Mesures subjectives

Perception de l'effort

Dans l'étude 2, l'effort type trail consistait en 4 boucles de 4600m comprenant une portion ascendante (2000m de distance, 290m D+ pour une pente de +13%) suivie d'une portion descendante (2600m de distance pour une pente de -9%). Les sujets marquaient une pause de 30 s entre chaque tour afin de coter leur perception de l'effort (RPE) sur une échelle de Borg allant de 6 à 20 (figure 45) (Borg, 1970). Deux niveaux de cotation étaient attribués, une « RPE centrale » évaluant la sensation d'essoufflement et une « RPE » périphérique évaluant la sensation de fatigue musculaire.

Echelle de Borg	Perception de l'intensité de l'effort
6	Aucun effort
7	Extrêmement facile
8	
9	Très facile
10	
11	Facile
12	Zone d'entraînement optimale
13	Moyennement difficile
14	
15	Difficile
16	
17	Très difficile
18	
19	Extrêmement difficile
20	Exténuant

Figure 45 : Version française de l'échelle de cotation de la perception d'effort (Adapté de Borg, 1970)

Douleurs musculaires immédiates et retardées (DOMS)

Sur la base des études antérieures (Chen et al., 2009), les douleurs musculaires immédiates et retardées (DOMS) étaient cotées à l'aide d'une échelle visuelle analogique composée d'une ligne continue de 100 mm allant de «aucune douleur» (0 mm) à «très, très douloureux» (100 mm). Les sujets devaient placer un curseur situant leur niveau de douleur sur l'échelle pour les muscles EG et FP immédiatement après un enchaînement de cinq flexions/extensions.

3.6. Evaluation du patron de foulée

La fréquence de foulée était enregistrée sur les mêmes périodes de temps que les mesures d'EC dans l'étude 3 à l'aide de l'application *Runmatic* récemment validée (Balsalobre-Fernández et al., 2016a) et installée sur un iPhone 6 fonctionnant avec la version *iOS 11.0.3* (caméra à haute vitesse 240 Hz, Apple Inc., Cupertino, CA, États-Unis). L'opérateur se tenait accroupi à 30 cm de l'arrière du tapis roulant et maintenait l'iPhone en position verticale au niveau du plancher du tapis roulant. Le temps de contact (t_c) était ensuite calculé en utilisant le temps écoulé entre la première image montrant le contact entre le pied et le tapis roulant et la première image sur laquelle le pied était décollé. Par opposition, le temps aérien (t_a) était calculé en utilisant le temps écoulé entre la première image sur laquelle le pied était décollé et la première image montrant le contact entre l'autre pied et le tapis roulant. Enfin, les variables t_c et t_a (en ms) étaient moyennées sur huit pas consécutifs (*i.e.* quatre cycles de foulée), ce qui permettait de calculer la fréquence de foulée (f) en Hz.

3.7. Mesure des vibrations des tissus mous : utilisation de l'accélérométrie

Afin de quantifier les vibrations initiées au niveau des tissus mous, la méthode actuelle de l'accélérométrie a déjà été validée dans le cadre de la course à pied (Coza et al., 2010). Le principe de mesure de la plupart des accéléromètres repose sur le principe fondamental de la dynamique :

$$\vec{F} = m \cdot \vec{a}$$

Avec F , m et a correspondant respectivement à la force (N), à la masse (kg) et à l'accélération ($m \cdot s^{-2}$).

Dans l'étude 3, deux accéléromètres triaxiaux légers (plage de mesure = ± 200 g, masse = 5 g, TSD109, Biopac Systems, Inc., Goleta, CA, États-Unis) étaient placés sur la peau et sous la tenue CON ou CGs au niveau du corps musculaire des muscles *vastus lateralis* et *gastrocnemius medialis* de la jambe droite afin de quantifier les vibrations des tissus mous pendant l'effort. Le fait de placer les accéléromètres sous la tenue permettait de maintenir un contact permanent avec la peau. Afin de réduire le bruit dans le signal, les accéléromètres étaient fixés avec un adhésif double face et légèrement plaqués sur la peau avec un strap adhésif. Leur emplacement était marqué sur la peau au feutre indélébile afin de permettre la reproductibilité intra- et inter conditions. L'enregistrement des signaux d'accélération était échantillonné à 1000 Hz, sur une durée de 30s à différents intervalles de temps pendant la course à pied de descente et étaient ensuite analysés avec le logiciel Scilab 5.5.2 (Scilab Enterprises, Orsay, France).

Pour quantifier la quantité globale de vibrations des tissus mous, une analyse du domaine temporel a été effectuée sur l'ensemble des signaux, comprenant les phases de contact au sol et les phases aériennes. L'accélération résultante (A_r) était calculée pour chaque muscle à partir des trois composantes d'accélération sur les trois axes d'un repère orthonormé (x ; y ; z). La racine des carrés moyens des valeurs d' A_r (*i.e.* RMS A_r) était ensuite calculée et moyennée pour chaque intervalle de temps de 10 ms. Pour l'analyse, la valeur de RMS A_r pour chaque groupe musculaire était finalement moyennée sur deux périodes au début (4–5 et 9–10 min) et à la fin de la course de descente (34–35 et 39–40 min) pour caractériser l'effet de la durée sur RMS A_r .

3.8. Caractéristiques des textiles de compression

Dans le milieu médical, il existe une classification des chaussettes de compression en fonction de l'intensité de compression exercée. Ainsi, en France, la Haute Autorité de Santé classe les dispositifs de compression médicale en fonction de la pression exercée au niveau de la cheville : classe 1 < 15 mmHg ; classe 2 de 15 à 20 mmHg ; classe 3 de 20 à 36 mmHg et classe 4 > 36 mmHg (Haute Autorité de Santé - Compression médicale à usage individuel – Utilisation en pathologies vasculaires, 2010). En revanche, on constate en course à pied une importante variabilité dans la compression exercée par le textile étudié, quand celle-ci est précisée. Ainsi, dans la revue de littérature de Engel et Sperlich (2016), 44 études précisent l'intensité de la compression exercée (allant de 6 à 45 mmHg), 11 ne donnent pas l'information, et 13 renseignent l'intensité de compression donnée par le fabricant.

Pour l'étude 2, les sujets portaient soit des manchons dégressifs avec une intensité de compression de 18 mmHg au niveau de la cheville et 13 mmHg au mollet et un cuissard avec une intensité de compression de 7,5 mmHg au niveau de la cuisse de la gamme SALOMON® S/LAB EXO (condition CGs), soit une tenue près du corps n'exerçant pas de compression (condition CON).

Pour l'étude 3, les sujets portaient soit des manchons dégressifs avec une intensité de compression de 20 à 25 mmHg au milieu du mollet et 18 à 20 mmHg en haut du mollet et un cuissard avec une intensité de compression de 16 à 18 mmHg au milieu de la cuisse et 18 à 20 mmHg en haut de la cuisse de la gamme SALOMON® S/LAB EXO (condition CGs), soit une tenue près du corps n'exerçant pas de compression (condition CON ; <5 mmHg). Pour des raisons de faisabilité, aucune mesure « *in vivo* » de l'intensité de compression avec un manomètre n'a été réalisée lors des études. Cependant, en amont du protocole de tests, les CGs étaient ajustés sur mesure par une couturière travaillant pour la marque Salomon® afin d'obtenir le niveau de compression requis et en fonction des mesures anthropométriques du sujet (*i.e.* circonférences supérieure, moyenne et inférieure de cuisse ; circonférences supérieure et moyenne de mollet) et longueurs des membres inférieurs.

Partie 4 : facteurs de performance en trail courte distance

Comme nous l'avons vu en introduction, la performance en course à pied traditionnelle dépend de la grandeur de VO_{2max} , et de la capacité du sujet à mobiliser la plus grande fraction d'utilisation de VO_{2max} (FVO_{2max}) tout en dépensant la plus petite quantité d'énergie métabolique par unité de distance parcourue (EC) (di Prampero et al., 1986; McLaughlin et al., 2010). Cependant, en trail, l'EC est affectée par l'adaptation constante du patron de foulée à la pente (Giandolini et al., 2015; Snyder et Farley, 2011) et à la technicité du terrain (Hébert-Losier et al., 2014). De plus, la contrainte mécanique peut être augmentée par le dénivelé, en particulier lors de la course à pied en descente (Gottschall et Kram, 2005). On observe ainsi avec la pente des modifications du cycle étirement-détente (Dewolf et al., 2016) pouvant être associées à une augmentation du travail négatif au niveau des articulations du genou et de la cheville en descente (DeVita et al., 2008; Eston et al., 1995) ou à une augmentation du travail positif au niveau de la hanche en montée (DeVita et al., 2008). Par conséquent, la fatigue neuromusculaire générée avec l'augmentation de la durée présente une origine différente en comparaison avec la course sur terrain plat (Giandolini et al., 2016d). Par ailleurs, la course en descente induit des dommages musculaires importants, en particulier au niveau des muscles extenseurs du genou (Maeo et al., 2017). Enfin, dans une étude menée sur un marathon ascensionnel, Lazzar et al. (2015) rapportent que les coureurs présentant la plus petite variation d'EC (*i.e.* différence pré-post) étaient ceux dont les membres inférieurs produisaient la plus grande puissance mécanique. Ce résultat met en exergue l'importance des facteurs de force et/ou de puissance musculaire dans la détermination de la performance lors de ce type d'épreuve.

Dans ce contexte, l'objectif de l'étude 1 était d'identifier les déterminants physiologiques de la performance en trail courte distance, afin de déterminer un modèle de performance spécifique à ce type d'épreuve. Le postulat théorique repose sur l'utilisation du modèle de performance classique relatif à la course à pied traditionnelle (*e.g.* course sur route) incluant trois variables (*i.e.* VO_{2max} , FVO_{2max} au seuil lactique, et EC) et permettant d'expliquer les variations inter-individuelles de performance (McLaughlin et al., 2010). Compte tenu des différences de modalités de contraction musculaire entre les épreuves de trail et les épreuves de course à pied traditionnelles, nous émettions l'hypothèse selon laquelle le modèle classique de la performance emprunté aux activités d'endurance serait peu prédictif pour des courses à pied de type trail, nécessitant l'introduction de variables plus spécifiques (*i.e.* endurance musculaire et EC en montée).

Neuf sujets ($39 \pm 8,0$ ans ; $68,4 \pm 5,8$ kg ; $173,4 \pm 6,2$ cm) ont réalisé **1**) une épreuve de détermination de VO_{2max} (pente +10%), **2**) une épreuve sous-maximale permettant de calculer les

valeurs d'EC à plat ($EC_{0\%}$: $3,88 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, pente 0%) et en montée ($EC_{+10\%}$: $2,5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, pente +10%), **3**) une session évaluant les valeurs de FMV en modalités concentrique, excentrique et isométrique et un indice de fatigue (IF) à partir d'un test d'endurance musculaire (EM) (*i.e.* évaluation du pourcentage de perte de force maximale lors de la répétition de 40 contractions maximales concentriques enchainées) et **4**) un temps limite (Tlim) sur tapis roulant en pente à une vitesse correspondant à 87,5% de VO_{2max} (pente +10%). Les sujets participaient ensuite à une compétition officielle de trail de format XS (27 km, 1400m D+) afin de déterminer les performances individuelles en condition réelle de compétition (figure 46). Les variables indépendantes (variables issues des tests préliminaires) et dépendante (performance chronométrique) ont été analysées dans une régression multiple de type « *commonality* » (Nimon et Gavrilova, 2010) afin d'identifier les facteurs les plus prédictifs de la performance. Cette méthode permet une analyse précise en décomposant le coefficient de régression total en effet ou coefficient unique (*i.e.* la variance est expliquée par un seul prédicteur) et en effet ou coefficient commun (*i.e.* la variance est partagée entre plusieurs prédicteurs).

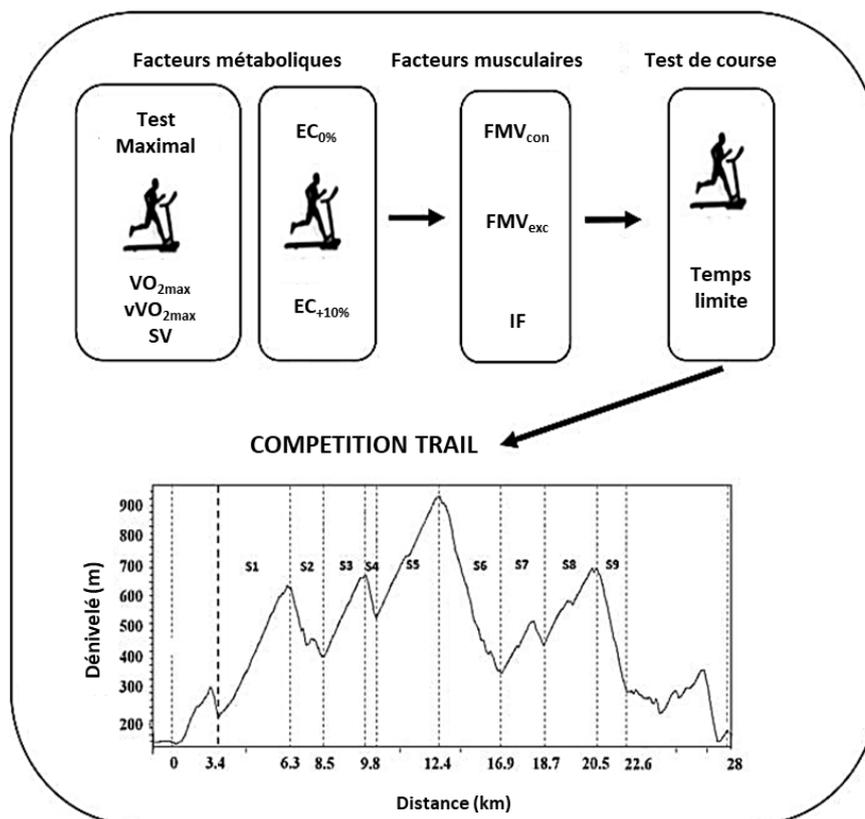


Figure 46 : Représentation graphique du protocole expérimental. VO_{2max} : consommation maximale d'oxygène ; vVO_{2max} : vitesse associée à VO_{2max} ; SV : seuil ventilatoire ; $EC_{0\%}$: économie de course à plat ; $EC_{+10\%}$: économie de course avec pente de +10% ; FMV_{con} : force maximale volontaire en concentrique ; FMV_{exc} : force maximale volontaire en excentrique ; IF : indice de fatigue.

Les principaux résultats de cette étude montrent que les variables indépendantes intégrées dans le modèle classique de course à pied traditionnelle (*i.e.* VO_{2max} , % de VO_{2max} au SV et $EC_{0\%}$) permettent d'obtenir un modèle ayant un faible pouvoir de prédiction, avec un $R^2 = 0,48$. En revanche, une seconde analyse intégrant des variables indépendantes plus spécifiques au trail (*i.e.* VO_{2max} , EM et $EC_{+10\%}$) permet d'augmenter le pouvoir prédictif du modèle, avec un $R^2 = 0,98$ (figure 47). Cette analyse statistique montre que le modèle de performance de la course à pied traditionnelle n'est pas adapté aux spécificités d'une épreuve de trail court, et ne permet donc pas d'en prédire la performance. L'inclusion de paramètres plus spécifiques au trail tels que l'EM et l' $EC_{+10\%}$ est nécessaire pour obtenir un modèle de performance hautement prédictif. Dans cette population de coureurs caractérisée par un niveau de performance élevé et homogène (*e.g.* $VO_{2max} > 60 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$), l'EM apparaît comme un facteur majeur permettant d'expliquer seule 49,8% de la variabilité de la performance en trail et 26,9% supplémentaires lorsque cette dernière est combinée à VO_{2max} (figure 47). Les analyses de régression simple indiquent que l'EM est la seule variable indépendante basée sur un indice de force corrélée à la performance totale ($r = 0,91$), et tout particulièrement avec la performance réalisée dans les parties ascensionnelles de l'épreuve ($r = 0,97$).

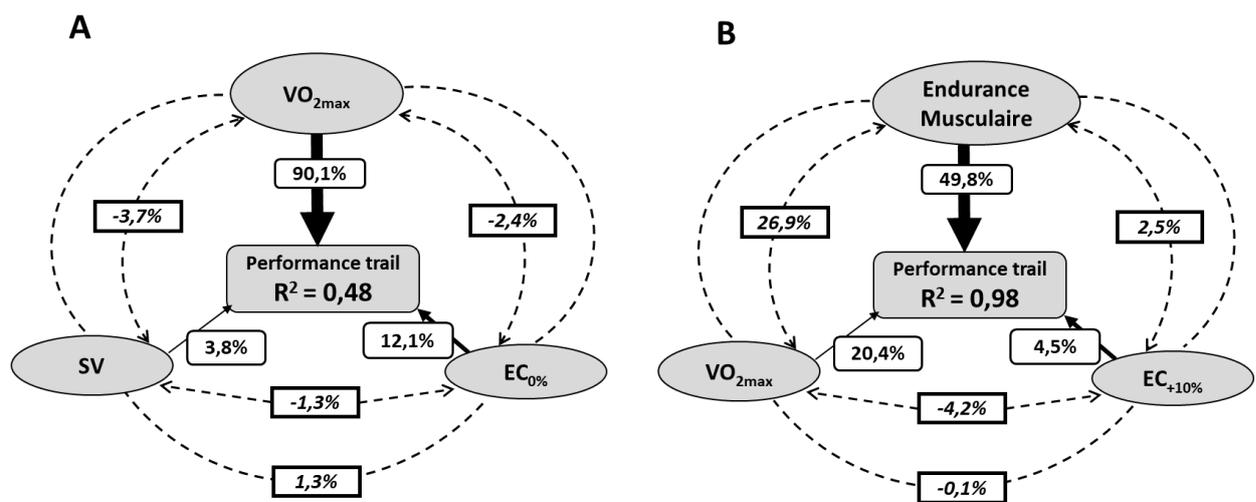


Figure 47 : Modèles de régression de type « commonality » utilisés pour prédire la performance en trail courte distance. **A.** Régression utilisant les facteurs de performance en course à pied traditionnelle. **B.** Régression intégrant des variables spécifiques au trail comme l'endurance musculaire et l'économie de course avec une pente de +10%. Les flèches simples, les flèches en pointillé à double sens et les lignes pointillées externes représentent respectivement le pourcentage de contribution des effets uniques, des effets communs à 2 prédicteurs et des effets communs à l'ensemble des prédicteurs dans le R^2 total. Les valeurs négatives indiquent des « suppressor effects », lorsque des variables du modèle exercent leurs effets dans des directions opposées.

Short Trail Running Race: Beyond the Classic Model for Endurance Running Performance

SABINE EHRSTRÖM^{1,2}, MARCUS P. TARTARUGA³, CHRISTOPHER S. EASTHOPE⁴, JEANICK BRISSWALTER¹, JEAN-BENOIT MORIN¹, and FABRICE VERCRUYSSSEN²

¹Université Côte d'Azur, LAMHESS, Nice, FRANCE; ²Université de Toulon, LAMHESS, Toulon, FRANCE; ³LABIER, Midwest State University of Paraná, LABIO Guarapuava, BRAZIL; and ⁴Spinal Cord Injury Center, University Hospital Balgrist, Zurich, SWITZERLAND

ABSTRACT

EHRSTRÖM, S., M. P. TARTARUGA, C. S. EASTHOPE, J. BRISSWALTER, J.-B. MORIN, and F. VERCRUYSSSEN. Short Trail Running Race: Beyond the Classic Model for Endurance Running Performance. *Med. Sci. Sports Exerc.*, Vol. 50, No. 3, pp. 580–588, 2018. **Purpose:** This study aimed to examine the extent to which the classical physiological variables of endurance running performance (maximal oxygen uptake ($\dot{V}O_{2max}$), $\% \dot{V}O_{2max}$ at ventilatory threshold (VT), and running economy (RE)) but also muscle strength factors contribute to short trail running (TR) performance. **Methods:** A homogeneous group of nine highly trained trail runners performed an official TR race (27 km) and laboratory-based sessions to determine $\dot{V}O_{2max}$, $\% \dot{V}O_{2max}$ at VT, level RE (RE_{0%}) and RE on a +10% slope, maximal voluntary concentric and eccentric knee extension torques, local endurance assessed by a fatigue index (FI), and a time to exhaustion at 87.5% of the velocity associated with $\dot{V}O_{2max}$. A simple regression method and commonality analysis identifying unique and common coefficients of each independent variable were used to determine the best predictors for the TR race time (dependent variable). **Results:** Pearson correlations showed that FI and $\dot{V}O_{2max}$ had the highest correlations ($r = 0.91$ and $r = -0.76$, respectively) with TR performance. The other selected variables were not significantly correlated with TR performance. The analysis of unique and common coefficients of relative $\dot{V}O_{2max}$, $\% \dot{V}O_{2max}$ at VT, and RE_{0%} provides a low prediction of TR performance ($R^2 = 0.48$). However, adding FI and RE on a +10% slope (instead of RE_{0%}) markedly improved the predictive power of the model ($R^2 = 0.98$). FI and $\dot{V}O_{2max}$ showed the highest unique (49.8% and 20.4% of total effect, respectively) and common (26.9% of total effect) contributions to the regression equation. **Conclusions:** The classic endurance running model does not allow for meaningful prediction of short TR performance. Incorporating more specific factors into TR such as local endurance and gradient-specific RE testing procedures should be considered to better characterize short TR performance. **Key Words:** MUSCLE STRENGTH, RUNNING ECONOMY, MAXIMAL OXYGEN UPTAKE, ENDURANCE, TRAINING, TRAIL RUNNING

The International Trail Running Association defines trail running (TR) as “a pedestrian and off-road race conducted in a natural environment (e.g. mountain) with minimal possible paved or asphalt road (<20% of the total duration race).” Classically, TR races are performed on mountain single tracks including positive and negative elevation with repeated technical sections on rocky and root-covered paths. TR profiles may extend from short (<42 km) to ultralong (>100 km) distances. In TR races, in which popularity has markedly increased during the last decade (1,2), the performance (race time) among the best runners usually ranges between 1.5 and 4 h for a short distance race of 20 to 42 km.

The main difference between short TR races and more conventional, on-road, running events (i.e., level road profile) such as the marathon is that TR races are characterized by successive uphill and downhill off-road sections, leading to major changes in physiological and mechanical responses (for review, see Ref. [1]). In such cases, prolonged and intense concentric and eccentric actions occur in lower limb muscle-tendon units during uphill and downhill sections of TR events, respectively (3). The modality of muscle action and the contraction time are specific to TR sections and differ from level road running, which is mainly characterized by repeated and continuous stretch-shortening cycles for lower limb extensors (4). Dewolf et al. (5) recently showed that the classic mechanical model of level running clearly differs from incline conditions. Specifically, during level running, the upward and downward movements of the center of mass are overall equal, as are the positive and negative external work within each step. In contrast, during incline running, the “bouncing” mechanism gradually disappears as speed and slope increase (5). On positive slopes, the step period and the downward movements of the body are reduced, whereas on negative slopes, the step period increases and the upward movement decreases. Major changes in ground reaction forces are also apparent from a

Address for correspondence: Sabine Ehrström, M.Sc., Faculté des Sciences du Sport, Université Côte d'Azur, LAMHESS, 261 Boulevard du Mercantour, 06205 Nice, France; E-mail: sabine_ehrstrom@hotmail.fr.

Submitted for publication May 2017.

Accepted for publication October 2017.

0195-9131/18/5003-0580/0

MEDICINE & SCIENCE IN SPORTS & EXERCISE®

Copyright © 2017 by the American College of Sports Medicine

DOI: 10.1249/MSS.0000000000001467

steep downhill to a steep uphill: the normal impact force peaks and the parallel braking force peaks decrease, whereas the parallel propulsive force peaks increase (5,6). Therefore, repeated changes in slope and associated mechanical responses during TR likely influence the modality of muscular contraction and metabolic demand (for review, see Refs. [1,7]).

In a recent review, Giandolini et al. (1) reported that central and peripheral mechanisms of muscle fatigue as well as mechanical muscle damage largely contributed to the decline of TR performance. During uphill sections, predominantly concentric muscle contractions induce less mechanical stress and thereby less potential muscle damage. Excitation–contraction failures reported after uphill running (UHR) seem mainly due to the high exercise intensity required (1). In contrast, a marked decline in maximal voluntary contraction (MVC) torque ($>-15\%$) for plantar flexor and/or leg extensor muscles has been reported after treadmill and outdoor downhill running (DHR) exercises (8,9). Although central fatigue might play an important role in the MVC decline, especially in prolonged exercises (1), studies investigating short distance TR or DHR modalities report clear decreases in both central and peripheral fatigue-related parameters (3,8–10). For instance, Vercruyssen et al. (10) recently reported a $\sim 4.5\%$ to 6.5% decrease in quadriceps voluntary activation (i.e., central component) associated with a significant reduction in the low- to high-frequency doublet ratio (i.e., peripheral component) after various 18.6-km TR sessions performed close to race intensity. Thus, the severe muscular alterations induced by isolated downhill sections or simulated TR events contribute to intense and prolonged fatigue and suggest that muscle strength and/or resistance to fatigue is an important factor in the understanding of short TR performance.

Although muscular actions differ between TR and level road running, the duration of short TR races reported in trained runners is comparable with that observed during half-marathon or marathon events (<4 h). For these endurance events, it is classically accepted that the key physiological determinants of performance include maximal oxygen uptake ($\dot{V}O_{2\max}$), the percentage of $\dot{V}O_{2\max}$ ($\% \dot{V}O_{2\max}$) that can be sustained during running—which has been shown to be closely linked to the lactate threshold (LT)—and running economy (RE; expressed as energy cost), that is, the metabolic energy spent per unit of distance covered (11–16). The relationship between each one of these physiological variables and level running performance has been widely studied. For instance, Costill et al. (14) reported a strong negative correlation ($r = -0.91$) between $\dot{V}O_{2\max}$ and 10-mile race time in runners who varied greatly in $\dot{V}O_{2\max}$. Similarly, LT was also highly correlated ($r \geq 0.91$) with performance on running distances ranging from 3.2 to 42.2 km (15). Finally, McLaughlin et al. (16) recently reported a high correlation ($r = 0.81$) between RE and 16-km time in well-trained distance runners. As a result, these three variables ($\dot{V}O_{2\max}$, $\% \dot{V}O_{2\max}$ at LT, and RE) have been often used in a classical physiological model of endurance running performance (12,17). Given the specific muscle actions in TR, it would be interesting to know whether these

physiological determinants of level running are also related to short TR performance.

As described previously, it is well established that differences in RE explain a great part of the interindividual variability in running performance among athletes with similar $\dot{V}O_{2\max}$ values (18). In this regard, improved RE is associated with better marathon performance in world-class marathon athletes, independent of changes in $\dot{V}O_{2\max}$ (19). However, to elucidate whether RE plays a similar role in short TR, dissimilar to level road running in terms of terrain and pacing, a specific investigation of the relationship between RE and TR performance is necessary. When focusing on RE responses to slope conditions on a treadmill, Balducci et al. (20) recently reported that level RE was not correlated with RE measured on positive slopes (12.5% and 25%). Conversely, RE values at 12.5% and 25% were well correlated ($r = 0.75$), suggesting that specific mechanisms are active in determining RE on inclines and preserved throughout different gradients. Interestingly, a recent study focusing on physiological and biomechanical determinants of uphill mountain marathon performance (21) showed that RE was significantly correlated with overall race time and that athletes with smaller changes in RE during the race also had greater maximal lower limb power. This is in line with previous studies that emphasize the importance of lower limb muscle strength and specific strength training (e.g., uphill bouts, resistance) to improve RE and, in turn, running performance (11,21). On the basis of these reports and considering the impairment in muscle strength consistently observed after simulated TR events or races (3,22,23), the implication of factors associated with muscular strength might be expected in short TR performance.

The objective of this study was therefore to identify the physiological determinants of short TR performance using the classic endurance performance model (16) and including specific factors to TR such as local endurance or uphill RE. Given the differences in muscle contraction modalities and race profiles between TR and level road running, we hypothesized that the predictive power of a commonality regression analysis using the classical model of endurance running would increase through inclusion of TR-specific factors (e.g., local endurance, uphill RE) in a homogeneous group of highly trained trail runners.

METHODS

Subjects. Nine experienced, high-level male trail runners (age, 39 ± 8 yr; height, 1.73 ± 0.06 m; body mass, 68.4 ± 5.8 kg (mean \pm SD)) volunteered to participate in this study. Recruitment was based on the performance level within national and regional short distance TR races, with subjects consistently ranking in the first 20 finishers. Participants had a mean of 8.5 ± 2.1 yr of TR experience and a mean weekly running mileage of 75 ± 6 km completed on $3-5$ d \cdot wk $^{-1}$. Furthermore, on the basis of their training log, subjects also performed a minimum of five cycling sessions per month (~ 250 to 350 km) including specific uphill bouts

(~2000 to 3000 m of cumulated positive elevation). Subjects gave their informed written consent to participate in this study, which was approved by the local ethics committee for the protection of individuals and conducted according to the Declaration of Helsinki.

Experimental design. Experiments were conducted within a 21-d period including laboratory sessions (separated by at least 72 h) and the TR race (Fig. 1). On five separate occasions, each participant completed (i) a maximal test performed on a motorized treadmill with +10% slope (Gymrol; HEF Tecmachine, Andrézieux-Bouthéon, France) to determine $\dot{V}O_{2max}$, velocity associated with $\dot{V}O_{2max}$ ($v\dot{V}O_{2max}$), maximal heart rate (HR_{max}), and ventilatory threshold (VT); (ii) a submaximal treadmill running test to measure RE at various velocities and slopes; (iii) muscle performance tests to determine MVC in concentric and eccentric muscle modes and local endurance of the knee extensors; (iv) a treadmill run time to exhaustion; and (v) an official TR race to determine running performance as the total racing time. For all running conditions conducted in laboratory, $\dot{V}O_2$, carbon dioxide production and minute ventilation (\dot{V}_E) were analyzed breath-by-breath and every 10 s by using an Oxycon Alpha metabolic measurement cart (Jaeger®, Wuppertal, Germany).

Maximal running test. Subjects started running on a treadmill at a velocity of 7 km·h⁻¹, which increased by 1 km·h⁻¹ every 2 min until exhaustion. During the maximal test, the slope was fixed at +10% to better represent the characteristics of TR training and racing (10), although it was recently reported that treadmill slope has no effect on the determination of relative

$\dot{V}O_{2max}$ in endurance mountain runners (20). According to ACSM's Guidelines for Exercise Testing and Prescription, $\dot{V}O_{2max}$ was considered to have been achieved if there was no increase (<100 mL·min⁻¹) in $\dot{V}O_2$ with an increase in treadmill speed or if the following criteria occurred at the end of exercise: respiratory exchange ratio of >1.15 and subjects reached their age-predicted HR_{max} (220 - age). All tests were terminated at volitional exhaustion, and all subjects achieved $\dot{V}O_{2max}$ by these criteria. $\dot{V}O_{2max}$ was averaged using the three highest consecutive values (i.e., during a 30-s interval) reached during the last stage of the maximal running test. For each subject, the 30-s interval enabling the $\dot{V}O_{2max}$ determination was used to identify $v\dot{V}O_{2max}$. Finally, VT was determined as the point at which an increase in $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ was observed with no concomitant increase in \dot{V}_E /carbon dioxide production (24).

RE. A standardized 10-min warm-up (5-min level and 5-min UHR at 2.77 and 2.08 m·s⁻¹, respectively) was performed before the RE test. Subsequently, each subject completed, in random order, two 5-min running stages at two different speeds and slopes, with a 5-min rest (in a seated position) between stages: 3.88 m·s⁻¹ (0% grade; RE_{0%}) and 2.5 m·s⁻¹ (+10% grade; RE_{+10%}). $\dot{V}O_2$ values were measured continuously with the metabolic cart during the 5-min running tests and averaged over the final 2 min to calculate RE values. RE at each speed was expressed in units of energy (J·kg⁻¹·m⁻¹) (25). The level speed was determined from pilot testing conducted in three subjects of the present study and fixed at 3.88 m·s⁻¹ to be close to the relative intensity (~80% $\dot{V}O_{2max}$) reported by

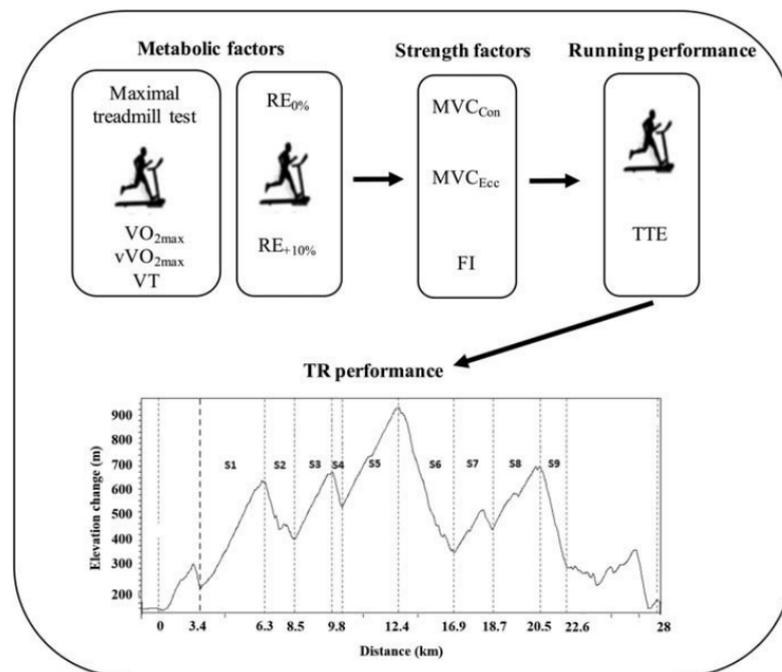


FIGURE 1—Graphic representation of experimental conditions. TTE, run time to exhaustion.

McLaughlin et al. (16) in their model of level running performance. Similarly, uphill speed was chosen to reproduce a metabolic intensity close to that expected at level running, but also to reflect the metabolic demand induced during the uphill sections of short distance TR races. Thus, the $\% \dot{V}O_{2\max}$ reached by subjects during level RE and uphill RE tests was $81.3\% \pm 6.9\%$ and $82.6\% \pm 7.5\%$, respectively.

Muscle strength factors. Subjects were familiarized with all procedures concerning muscle force testing on their first visit to the laboratory. Muscle force characteristics of the right knee extensors were evaluated using (i) maximal voluntary concentric and eccentric torques (MVC_{Con} and MVC_{Ecc} , respectively) and (ii) a local endurance test. During these tests, participants were securely strapped into an isokinetic dynamometer (Biodex System 3, Shirley, NY) with a knee joint angle of 90° (full leg extension, 0°) for the assessed (right) leg. The axis of the knee joint was carefully aligned with the rotational axis of the dynamometer, and all settings were kept constant throughout the experiment. Before each MVC_{Con} and MVC_{Ecc} , participants warmed up on the isokinetic dynamometer by repeating ten 1-s submaximal concentric or eccentric contractions (1-s rest between contractions). After 2-min rest, two MVC_{Con} or MVC_{Ecc} (angular velocity, $60^\circ \cdot s^{-1}$) were performed for the full range of motion, each lasting around 4–5 s (55-s rest between attempts). Strong verbal encouragement was given and torque was visually displayed. MVC_{Con} and MVC_{Ecc} tests were conducted in random order and a 10-min rest was granted between MVC modalities. The highest MVC_{Con} and MVC_{Ecc} achieved during the two attempts were retained for analysis.

The local endurance test was conducted 15 min after MVC_{Con} and MVC_{Ecc} testing. After a standardized warm-up consisted of submaximal concentric contractions, subjects performed

40 consecutive maximal concentric contractions (angular velocity, $60^\circ \cdot s^{-1}$) of the knee extensors over their full range of motion (i.e., from full knee flexion to full knee extension) (26). After full extension, subjects were instructed to relax during the flexion phase of the cycle, while the isokinetic machine arm returned to full flexion position ($60^\circ \cdot s^{-1}$). Local endurance was assessed through a fatigue index (FI) expressed in percent: $FI = 100 - [(last\ 5\ repetitions/first\ 5\ repetitions) \times 100]$ (26). FI was therefore determined by averaging maximal concentric torque values recorded at the start and at the end of local endurance test only in the knee extension phase (Fig. 2).

Run time to exhaustion. Subjects were requested to perform the same warm-up routine as for the RE tests. Immediately after the warm-up, a relative velocity corresponding to $87.5\% \dot{V}O_{2\max}$ was set on the treadmill at +10% slope and the subjects ran until they could no longer maintain the required velocity. On the basis of pilot testing, this velocity was selected to obtain running times between 10 and 15 min. This running intensity was chosen to induce fatigue in less than 15 min with major aerobic contribution to running performance. The run time to exhaustion was measured using a manual stopwatch to the nearest second from the moment the participant released the handrail until he pushed on the security button fixed on the handrail. All subjects received strong verbal encouragement to continue as long as possible.

TR race. Running performance was determined from an official short distance TR race (December 2012; southeast of France; total number of participants, 120) with a medium elevation to distance ratio of 51.9 (1400-m positive elevation for 27-km total distance). The TR race was exclusively run on mountain single tracks with repeated technical rocky sections. All subjects wore a cardio-GPS watch (RS800CX; Polar, Kempele, Finland) during the TR race for continuous HR and

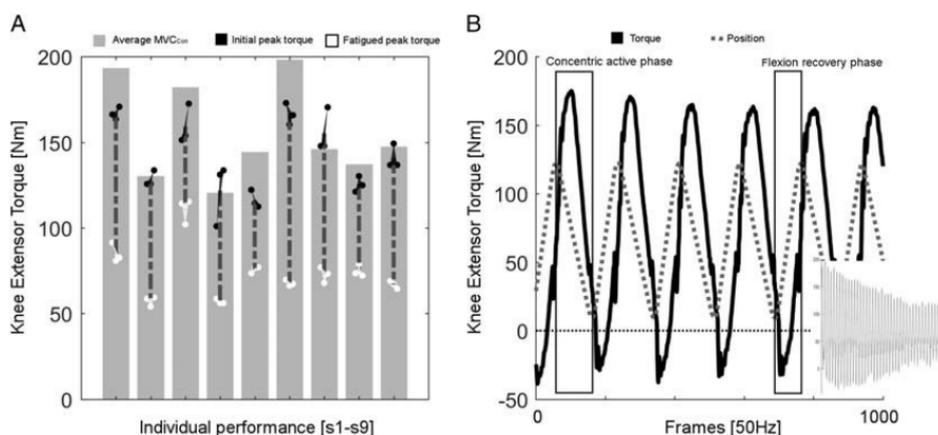


FIGURE 2—Data from the local endurance test: the left panel (A) shows the individual decrements of peak concentric torque during the muscular endurance test. The gray bars represent each individual's mean of two maximal voluntary concentric torques (Average MVC_{Con}). The black dots represent the first three concentric torque peaks recorded at the beginning of the local endurance test, and the white dots show the last three concentric torque peaks recorded at the end of the test. Each individual's torque loss throughout the test is illustrated with a black dotted line. The right panel (B) shows a representative individual's torque trace with a magnified extract in which flexion (recovery relaxation phase) and extension (active contraction phase) are indicated along with the position of the Biodex arm (black dotted line). The bottom right window shows the entire local endurance test (40 full cycles inducing a decrease in peak torque) for reference. All values used in this graph are absolute torque values.

TABLE 1. RE and muscular characteristics measured during laboratory-based sessions.

	Mean ± SD	Minimum	Maximum
RE _{+10%} , J·kg ⁻¹ ·m ⁻¹	7.4 ± 0.7	6.1	8.0
RE _{0%} , J·kg ⁻¹ ·m ⁻¹	4.7 ± 0.3	4.2	5.1
MVC _{Con} , Nm·kg ⁻¹	2.3 ± 0.3	2.0	2.8
MVC _{Ecc} , Nm·kg ⁻¹	4.7 ± 0.6	3.8	5.9
FI, %	37.2 ± 7.0	29.6	47.5

Values are presented as mean ± SD.

speed monitoring. Although different refueling points were available during the TR race, subjects were free to carry light backpacks or drinking belts containing fluids or carbohydrates (e.g., drinks, gels, bars).

Statistical analysis. All data are expressed as mean ± SD. Pearson's correlation test was used to determine which of the variables measured during the laboratory sessions was the best predictor for running performance defined as TR race time. Only for this analysis, a *P* value of ≤0.05 was considered statistically significant. Given the limitations related to the stepwise regression method, especially the overlapping variance attributed to the individual predictors, Nathans et al. (27) have suggested alternative multiple regression methods to assess each variable's importance in a prediction model. The commonality regression analysis was implemented here to identify unique and common effects (i.e., commonality coefficients) of each predictor (independent variable) on the dependent variable (27,28), which was, in this case, TR race time as a measure of performance. Briefly, unique effects identify how much variance is unique to an observed variable or total effect (i.e., no shared variance with other independent variables), and common effects identify how much variance is common to groups of variables (i.e., shared variance or "overlap" in independent variables) (27). Finally, negative commonality coefficients occur in the presence of suppressor effects when some of the independent variables affect each other in the opposite direction (28).

RESULTS

The subjects' average race time was 2 h 58 min 49 s ± 10 min 35 s, which corresponds to an average running speed of 9.42 ± 0.55 km·h⁻¹. Their relatively high level of performance was shown by their final ranking between the 2nd and the 16th place but also $\dot{V}O_{2max}$ responses ranging from 61.1 to 69.7 mL·min⁻¹·kg⁻¹. On average, the relative metabolic intensity sustained during the TR race represented 89.8% ± 2.8% HR_{max}. Mean run time to exhaustion was 773 ± 266 s

(range, 552–1403 s). RE and muscle strength parameters are presented in Table 1.

The simple Pearson product-moment correlations of physiological variables with TR performance are listed in Table 2. On the basis of this statistical analysis, FI and relative $\dot{V}O_{2max}$ showed the highest correlations with the TR race time, whereas the % $\dot{V}O_{2max}$ at VT, RE_{0%}, and RE_{+10%} were not correlated. Mean values in $v\dot{V}O_{2max}$ (*r* = -0.75; *P* = 0.03) were also associated with the TR race time. Conversely, no significant association was found between the TR race time and MVC_{Con} (*r* = 0.27; *P* = 0.52), MVC_{Ecc} (*r* = -0.22; *P* = 0.60), or run time to exhaustion (*r* = -0.39; *P* = 0.29). Additional simple correlations indicated that after controlling for body mass, $\dot{V}O_{2max}$ was not associated with RE_{0%} (*r* = 0.61; *P* = 0.06) or RE_{+10%} (*r* = 0.38; *P* = 0.28). Finally, run time to exhaustion was significantly correlated with RE_{0%} (*r* = -0.85; *P* = 0.01) or RE_{+10%} (*r* = -0.73; *P* = 0.02).

Unique and common effects of each independent variable were assessed using the commonality analysis (Table 2). A first statistical analysis was applied to the classic endurance running model, which produced a model summary with a total coefficient of *R*² = 0.48 (Fig. 3)—a low predictive power. In this analysis, relative $\dot{V}O_{2max}$ alone accounted for 90.2% of the total regression effect. However, a second commonality analysis was applied and included TR-specific factors such as FI and RE_{+10%} (Fig. 3). In this case, the commonality matrix identified the best predictive model with total *R*² = 0.98 from the use of relative $\dot{V}O_{2max}$, FI, and RE_{+10%}, as independent variables. In total, these three predictors uniquely accounted for 74.8% of the total *R*². The remaining 25.2% was due to the variance that the sets of predictors shared in common with TR race time. The most noticeable common effect observed was between FI and $\dot{V}O_{2max}$, which accounted for 26.9% of the regression effect. The percentage of unique and common contributions of each independent variable to the total *R*² is detailed in Figure 3.

DISCUSSION

The objective of this study was to identify the physiological determinants of short TR performance based on the classic model of level running performance. Using a commonality regression analysis, the major result of this study is that the classic endurance performance model does not explain short TR performance in a homogeneous group of trained trail

TABLE 2. Pearson product-moment correlations with TR performance and commonality matrix with unique and common effects for each independent variable.

Predictors	Correlation Coefficients		Commonality Coefficients for Classic Model		Commonality Coefficients for Adapted Model	
	<i>r</i>	<i>P</i>	Unique	Common	Unique	Common
	$\dot{V}O_{2max}$	-0.76	0.03	0.43	-0.02	0.20
% $\dot{V}O_{2max}$ at VT	0.11	0.80	0.02	-0.02	—	—
RE _{0%}	0.25	0.55	0.06	-0.01	—	—
RE _{+10%}	0.21	0.63	—	—	0.04	-0.02
FI	0.91	<0.001	—	—	0.49	0.28

Unique and common effects for all independent variables (predictors) were identified throughout a commonality regression analysis applied to both the classic endurance running model and the adapted model specific to TR performance.

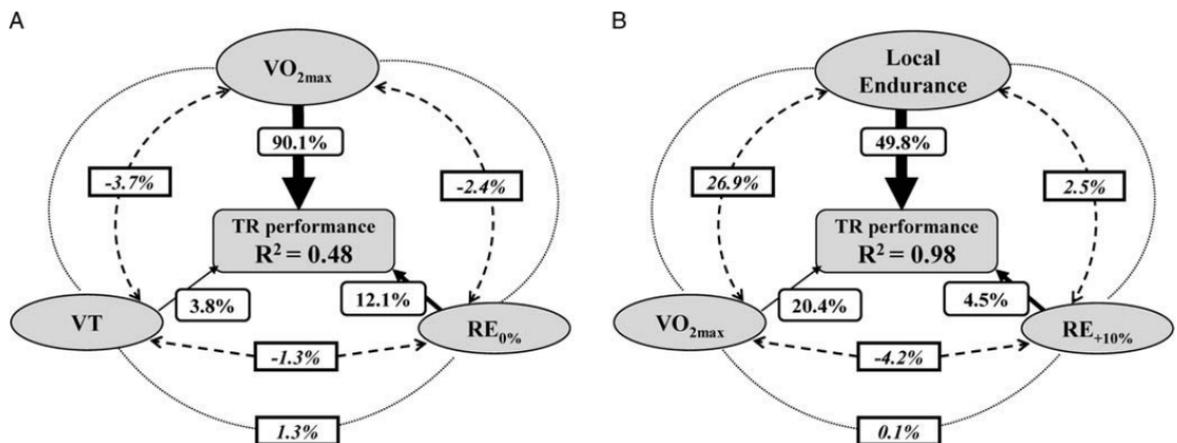


FIGURE 3—Graphic representation of commonality regression models for predicting TR performance. A, Commonality analysis for the classic endurance running model. B, Commonality analysis for the adapted and specific model to TR. Single arrows, dashed lines (double arrows), and external dotted lines represent, respectively, the contribution-percentage of unique, common to two factors, and common to all factors for each independent variable in the total regression effect (i.e., R^2). Negative values indicate a suppressor effect between independent variables. The sum of common and unique effects for each model corresponds to the total regression effect (i.e., total R^2).

runners. The novelty of this study is that the inclusion of factors more representative of TR such as local endurance and RE_{+10%} improved the predictive power of the model and herewith provides new insights into the analysis of short TR performance.

In this investigation, the commonality regression analysis showed that laboratory-based physiological measures from the classic endurance running model explained only 48.1% of the total variance in TR performance (Fig. 3). As a consequence, various suppressor effects were identified through combinations between the three predictors selected in the model (Table 2), which tends to indicate that the amount of variance in the regression effect (total R^2) is confounded by a set of independent variables (28). Although it is acknowledged that relative $\dot{V}O_{2max}$, % $\dot{V}O_{2max}$ at LT, and RE are the three primary physiological factors in well-trained distance runners (13,16–18), the importance of these variables in determining running performance may depend on the degree of homogeneity in the population studied (e.g., characterized by relative $\dot{V}O_{2max}$ responses and/or performance level). For instance, using a stepwise regression model, McLaughlin et al. (16) reported a strong prediction of a 16-km time trial performance (97.3%) from relative $\dot{V}O_{2max}$ and RE variables in well-trained male and female distance runners. These results are in agreement with those previously reported over a longer distance running event (17). In this specific context, the flatter the running surface (i.e., road), the higher the relevance of laboratory-based physiological measures of relative $\dot{V}O_{2max}$, % $\dot{V}O_{2max}$, and RE. Many findings focusing on predictors of running performance have been observed within heterogeneous cohorts of well-trained runners (e.g., Refs. [16,18]). However, the physiological variables used in the classic endurance running model might have lower predictive value when the recruited population is highly trained and relatively

homogeneous in terms of performance level (29,30). For homogeneous groups, it has been reported that other predictive variables were more appropriate to better describe running performance. In addition, the specificity of the running course profile (i.e., rough terrain) may have also influenced the predictive power of the classic model. In the present study, the profile of the TR race featured positive and negative changes in elevation over rocky and uneven terrain, and contrary to more conventional running events, flat sections were scarce (Fig. 1). In TR, prolonged concentric and eccentric muscle actions during uphill and downhill sections are known to induce specific mechanical and metabolic alterations (for review, see Ref. [1]), which could partly explain why the traditional model of endurance running is less appropriate for predicting TR performance based only on the classic physiological determinants.

Within this framework, incorporating local endurance (as assessed with the FI variable) into the model significantly improved the predictive power, uniquely accounting for not only 49.8% but also 26.9% in shared variance with relative $\dot{V}O_{2max}$ of the total ($R^2 = 0.98$; Fig. 3). The common effects identified between these two predictors indicate how particular sets of variables operate in combination in predicting TR performance, possibly generating recommendations regarding how to jointly target these two variables to produce desired effects. To our knowledge, this is the first study to highlight the importance of local endurance in short TR performance, even within a homogeneous group of trained athletes. Our results showed that trail runners with the highest local endurance (as assessed by a lower FI) had better TR final race times. On the basis of a previous study (31), it is likely that greater local endurance could limit the extent of any change in muscle recruitment and/or coordination and might have a potential regulatory role in fatigue

development and, in turn, on TR performance. Interestingly, additional results also showed a strong and positive correlation between FI and the cumulated UHR times over TR sections (Fig. 4). Collectively, these results suggest that local endurance is a key physiological determinant of TR race time and performances especially in UHR sections.

In the present work, local endurance was assessed through an FI variable calculated from repeated maximal concentric contractions of the knee extensors, that is, the modality of muscle action that is dominant not only in UHR sections but also during cycling or cross-country mountain bike exercises. As detailed in the “Methods” section, trail runners frequently use the latter activities in their training programs during specific uphill sessions. We suggest that the greater local endurance observed in the trained trail runners studied here may result in chronic muscular adaptations induced by specific uphill training, which in turn probably contributes to improved UHR and total TR race times.

The relationship between local endurance and TR race time provides a new practical insight into the comprehensive approach of short TR performance. Nevertheless, FI was the only significant strength variable correlated with the TR race, whereas maximal strength capabilities including MVC_{Con} and MVC_{Ecc} showed a poor correlation. Only few studies about the relationship between muscle performance (e.g., muscle strength and power) and off-road running performance are available (21,32). In these recent investigations focusing on uphill marathons, the major findings indicated that runners with greater maximal mechanical power of lower limbs demonstrated smaller changes in running mechanics or lower fatigue-induced alterations in RE. Consequently, it has been suggested that specific power training of the lower limbs may contribute to the improvement of uphill marathon performance. Collectively, these results support the importance of muscle strength capacity and endurance in determining off-road running performance. In terms of training content, there is an interest for trail runners to include uphill cycling sections and local endurance training (11).

Furthermore, the simple Pearson product-moment correlations showed that relative $\dot{V}O_{2max}$ and $v\dot{V}O_{2max}$ were related

to TR performance ($r = -0.76$ and $r = -0.75$, respectively; Table 1). The finding regarding $v\dot{V}O_{2max}$ is in agreement with previous investigations about factors affecting running performance (e.g., Refs. [16,33]). Although no specific test was used to determine $v\dot{V}O_{2max}$ in the current study, it would be interesting to determine this variable from a treadmill running protocol, which has been previously used (16), to better characterize the aerobic profile of trail runners. Indeed, it is well known that reaching a high $v\dot{V}O_{2max}$ can be accomplished by having either a high $\dot{V}O_{2max}$ or an improved RE (e.g., Ref. [16]). In addition, a high correlation between these two variables ($r > 0.8$) has consistently been observed among distance runners (12,14,34) over many years. In the present study, the correlation obtained between relative $\dot{V}O_{2max}$ and TR performance was lower than those previously reported in distance runners who were greatly heterogeneous in terms of relative $\dot{V}O_{2max}$ responses (e.g., Refs. [12,14]). This difference could be due, in great part, to the higher homogeneity in our experimental group ($\dot{V}O_{2max}$ values ranging from 61.1 to 69.7 mL·min⁻¹·kg⁻¹). Consequently, these results support the idea that relative $\dot{V}O_{2max}$ is an important factor in determining running performance (road or TR events), whether the studied population is heterogeneous or not.

In contrast, our results showed a poor correlation between % $\dot{V}O_{2max}$ at VT or RE_{0%} and TR race time (Table 1). The % $\dot{V}O_{2max}$ at VT or LT is not systematically a reliable predictor of running performance. Indeed, McLaughlin et al. (16) found a nonsignificant correlation ($r = 0.13$) between % $\dot{V}O_{2max}$ at LT and 16-km running performance in trained distance runners, probably because of the low variability of this physiological variable observed in this group of distance runners. Similarly, the low variability of runners' % $\dot{V}O_{2max}$ at VT reported in this study might explain the lack of a clear relationship with TR race time. Moreover, the finding that RE_{0%} was not related to TR performance is in line with earlier studies conducted in Kenyan or nonelite European runners (29,35). We assume that, in this homogeneous group of trained runners, the relative importance of RE is lowered by other factors such as FI and $\dot{V}O_{2max}$ to maintain high performance levels. It has been postulated in a large cohort of highly

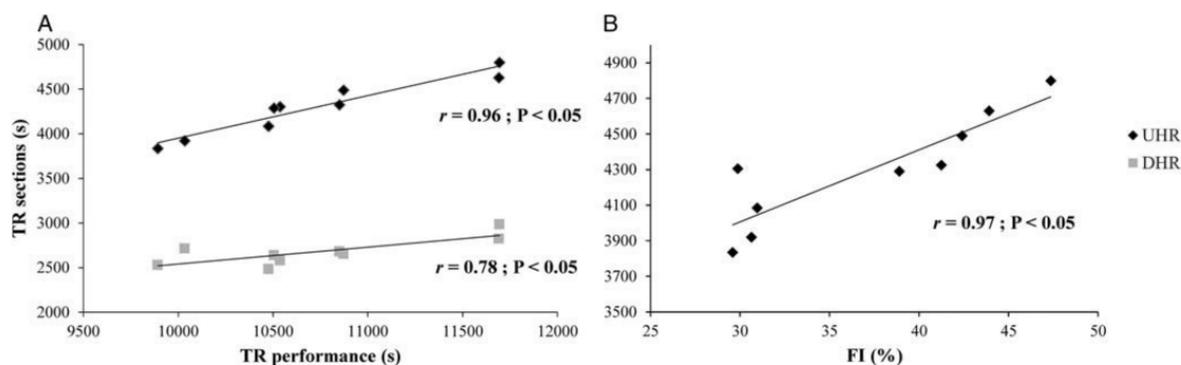


FIGURE 4—Relationship between cumulated UHR or cumulated DHR times and TR performance (A), but also between UHR times and FI (%; B).

trained distance runners that a slight positive relationship ($r = 0.25$) exists between RE and $\dot{V}O_{2\max}$ when body mass is appropriately accounted for (36). In the present study, however, correlation analysis controlling for body mass revealed no relationship between $\dot{V}O_{2\max}$ and RE_{0%}, suggesting that RE and $\dot{V}O_{2\max}$ are primarily determined independently.

The major drawback in translating the classic endurance running model to off-road races was the traditional evaluation of RE based on a level treadmill protocol. The determination of RE specific to TR incline ground constraints might provide an improved predictive power of the model in off-road runners. This is supported by the better total R^2 when including RE_{+10%} in the model (Fig. 3). Because the expression of RE as a caloric unit cost (e.g., kcal·kg⁻¹·km⁻¹) has been suggested to be more sensitive to changes in relative speed than RE expressed as O₂ unit cost (25), it would be interesting to calculate an average caloric unit cost specific to TR including at least two running velocities or relative intensities set at level ground, downhill, and uphill. Moreover, our findings also indicated that better treadmill time to exhaustion was associated with improved RE_{0%} ($r = -0.85$) and RE_{+10%} ($r = -0.73$), suggesting the importance of determining RE on a surface/slope on which runners can reproduce a running pattern representative of that produced in field conditions. Using a telemetric system, Jensen et al. (37) reported that orienteering athletes who included uneven terrain sessions in their daily training demonstrated superior RE on this type of surface compared with track runners who trained on flat roads. Recently, in a group of elite and amateur orienteering athletes, Hébert-Losier et al. (38) reported a lower correlation between laboratory-based RE measures and 2-km time trial performance when the field test was performed in a forest-path compared with road condition. Collectively, these results suggest that

using steep inclines and/or uneven terrains during field-based RE testing procedures may lead to a more realistic/relevant assessment of physiological factors. Another limitation of this study is the small sample size of the population, explained by the selective recruitment of highly trained athletes with extensive TR experience. This resulted in homogeneous relative $\dot{V}O_{2\max}$ values and TR race times. These criteria are relatively unique in the analysis of short TR races and may be compared with off-road studies using small groups of elite athletes (e.g., Refs. [20,38]).

In conclusion, the findings of this study indicate that the classic physiological model of endurance running does not allow for the successful identification of physiological predictors for short TR performance within a homogeneous group of trained trail runners. However, the predictive power of the model was markedly improved when incorporating more specific factors to TR such as local endurance or RE measured in a positive slope condition. Although this study provides a new insight into the comprehensive approach of short TR performance, future studies should include field-based RE testing procedures and various local endurance tests specifically under concentric and eccentric conditions.

The authors thank the subjects for their willingness to participate in the present work. They also warmly thank Prof. Kim Nimmon from the University of North Texas for her precious help in the commonality regression analysis. The results of the study are presented clearly, honestly, and without fabrication, falsification, or inappropriate data manipulation.

No funding was received for this study from National Institutes of Health, Wellcome Trust, Howard Hughes Medical Institute, or others. The authors report no conflict of interest. The results of the present study do not constitute endorsement by the American College of Sports Medicine.

REFERENCES

1. Giandolini M, Vernillo G, Samozino P, et al. Fatigue associated with prolonged graded running. *Eur J Appl Physiol*. 2016;116(10):1859–73.
2. The Outdoor Foundation. Outdoor Participation Report 2016 [Internet]. 2016;63 [cited 2017 Oct 5]. Available from: <http://www.outdoorfoundation.org/research/participation.2016.html>.
3. Millet GY, Martin V, Lattier G, Ballay Y. Mechanisms contributing to knee extensor strength loss after prolonged running exercise. *J Appl Physiol* (1985). 2003;94(1):193–8.
4. Nicol C, Avela J, Komi PV. The stretch-shortening cycle: a model to study naturally occurring neuromuscular fatigue. *Sports Med*. 2006;36:977–99.
5. Dewolf AH, Peñaillillo LE, Willems PA. The rebound of the body during uphill and downhill running at different speeds. *J Exp Biol*. 2016;219(16):2276–88.
6. Gottschall JS, Kram R. Ground reaction forces during downhill and uphill running. *J Biomech*. 2005;38(3):445–52.
7. Vernillo G, Giandolini M, Edwards WB, et al. Biomechanics and physiology of uphill and downhill running. *Sports Med*. 2016;9:1–15.
8. Martin V, Millet GY, Lattier G, Perrod L. Why does knee extensor muscles torque decrease after eccentric-type exercise? *J Sports Med Phys Fitness*. 2005;45(2):143–51.
9. Giandolini M, Horvais N, Rossi J, Millet GY, Morin JB, Samozino P. Acute and delayed peripheral and central neuromuscular alterations induced by a short and intense downhill trail run. *Scand J Med Sci Sports*. 2016;26(11):1321–33.
10. Vercruyssen F, Gruet M, Colson SS, Ehrstrom S, Brisswalter J. Compression garments, muscle contractile function, and economy in trail runners. *Int J Sports Physiol Perform*. 2017;12(1):62–8.
11. Barnes KR, Kilding AE. Strategies to improve running economy. *Sports Med*. 2014;45:37–56.
12. Bassett DR Jr, Howley ET. Limiting factors for maximum oxygen uptake and determinants of endurance performance. *Med Sci Sports Exerc*. 2000;32(1):70–84.
13. Daniels J, Daniels N. Running economy of elite male and elite female runners. *Med Sci Sports Exerc*. 1992;24:483–9.
14. Costill DL, Thomason H, Roberts E. Fractional utilization of the aerobic capacity during distance running. *Med Sci Sports*. 1973;5(4):248–52.
15. Farrell PA, Wilmore JH, Coyle EF, Billing JE, Costill DL. Plasma lactate accumulation and distance running performance. *Med Sci Sports*. 1979;11(4):338–44.
16. McLaughlin JE, Howley ET, Bassett DR, Thompson DL, Fitzhugh EC. Test of the classic model for predicting endurance running performance. *Med Sci Sports Exerc*. 2010;42(5):991–7.

17. Joyner MJ, Coyle EF. Endurance exercise performance: the physiology of champions. *J Physiol*. 2008;586(1):35–44.
18. Foster C, Lucia A. Running economy: the forgotten factor in elite performance. *Sports Med*. 2007;37(4–5):316–9.
19. Jones AM. The physiology of the world record holder for the women's marathon. *Int J Sport Sci Coach*. 2006;1(2):101–16.
20. Balducci P, Cléménçon M, Morel B, Quiniou G, Saboul D, Hautier CA. Comparison of level and graded treadmill tests to evaluate endurance mountain runners. *J Sports Sci Med*. 2016;15(2):239–46.
21. Lazzar S, Salvadego D, Taboga P, Rejc E, Giovanelli N, Di Prampero PE. Effects of the Etna uphill ultramarathon on energy cost and mechanics of running. *Int J Sports Physiol Perform*. 2015;10(2):238–47.
22. Millet GY, Tomazin K, Verges S, et al. Neuromuscular consequences of an extreme mountain ultra-marathon. *PLoS One*. 2011;6(2):e17059.
23. Easthope CS, Nosaka K, Caillaud C, Vercruyssen F, Louis J, Brisswalter J. Reproducibility of performance and fatigue in trail running. *J Sci Med Sport*. 2014;17(2):207–11.
24. Wasserman K, Whipp BJ, Koysl SN, Beaver WL. Anaerobic threshold and respiratory gas exchange during exercise. *J Appl Physiol*. 1973;35(2):236–43.
25. Fletcher JR, Esau SP, MacIntosh BR. Economy of running: beyond the measurement of oxygen uptake. *J Appl Physiol*. 2009;107(6):1918–22.
26. Louis J, Hausswirth C, Easthope C, Brisswalter J. Strength training improves cycling efficiency in master endurance athletes. *Eur J Appl Physiol*. 2012;112:631–40.
27. Nathans LL, Oswald FL, Nimon K. Interpreting multiple linear regression: a guidebook of variable importance. *Pract Assess Res Eval*. 2012;17(9):1–19.
28. Nimon K, Gavrilova M. Regression commonality analysis: demonstration of an SPSS solution. *Mult Linear Regres Viewpoints*. 2010;36(1):10–7.
29. Mooses M, Mooses K, Haile DW, Durussel J, Kaasik P, Pitsiladis YP. Dissociation between running economy and running performance in elite Kenyan distance runners. *J Sports Sci*. 2015;33(2):136–44.
30. Abe D, Yanagawa K, Yamanobe K, Tamura K. Assessment of middle-distance running performance in sub-elite young runners using energy cost of running. *Eur J Appl Physiol*. 1998;77(4):320–5.
31. Hayes PR, French DN, Thomas K. The effect of muscular endurance on running economy. *J Strength Cond Res*. 2011;25(9):2464–9.
32. Giovanelli N, Taboga P, Rejc E, Lazzar S. Effects of strength, explosive and plyometric training on energy cost of running in ultra-endurance athletes. *Eur J Sport Sci*. 2017;17(7):805–13.
33. Morgan DW, Baldini FD, Martin PE, Kohrt WM. Ten kilometer performance and predicted velocity at VO₂max among well-trained male runners. *Med Sci Sports Exerc*. 1989;21(1):78–83.
34. Davies CT, Thompson MW. Aerobic performance of female marathon and male ultramarathon athletes. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol*. 1979;41(4):233–45.
35. Williams KR, Cavanagh PR. Relationship between distance running mechanics, running economy, and performance. *J Appl Physiol*. 1987;63(3):1236–45.
36. Shaw AJ, Ingham SA, Atkinson G, Folland JP. The correlation between running economy and maximal oxygen uptake: cross-sectional and longitudinal relationships in highly trained distance runners. *PLoS One*. 2015;10(4):1–10.
37. Jensen K, Johansen L, Kärkkäinen O-P. Economy in track runners and orienteers during path and terrain running. *J Sports Sci*. 1999;17(12):945–50.
38. Hébert-Losier K, Jensen K, Mourot L, Holmberg HC. The influence of surface on the running velocities of elite and amateur orienteer athletes. *Scand J Med Sci Sport*. 2014;24(6):e448–55.

Partie 5 : trail courte distance et port de textile compressif

La première étude de cette thèse ainsi que les études précédentes menées sur des épreuves de trail de plus longue durée (Balducci et al., 2017a; Giovanelli et al., 2017; Lazzer et al., 2015) permettent de mettre en évidence l'importance des qualités musculaires et de la résistance à la fatigue dans la performance en trail. Parmi les stratégies visant à réduire les dommages musculaires et les altérations neuromusculaires spécifiques au trail, la réduction des vibrations musculaires par le port de textiles compressifs (TC) reste une hypothèse attractive à explorer en condition écologique.

Par conséquent, l'étude 2 avait pour objectif d'évaluer l'influence du port d'un cuissard (7,5 mmHg) et de manchons de compression (18 mmHg à la cheville, 13 mmHg au mollet) lors d'une épreuve simulée type trail de format XS sur la fonction neuromusculaire et l'EC chez des coureurs de trail entraînés. Nous avons émis l'hypothèse selon laquelle le port de TC pendant l'épreuve permettrait d'atténuer les altérations périphériques, et par conséquent exercerait un effet bénéfique sur la fonction neuromusculaire et l'EC.

Dans ce cadre, douze coureurs entraînés et spécialistes de trail (~ 60km/semaine ; $63 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$) ont réalisé, après reconnaissance du parcours et familiarisation avec les tenues, deux épreuves simulées de trail de format XS (18,4km, 1160 m D+/-) sur un parcours en quatre boucles. Ces épreuves étaient courues à la même vitesse pour permettre la comparaison, et réalisées dans un ordre randomisé soit en tenue compressive (CGs ; manchons dégressifs : 18 mmHg à la cheville et 13 mmHg au mollet ; cuissard : 7,5 mmHg au plus fort de la cuisse), soit en tenue contrôle (CON ; niveau de compression < 5 mmHg). Des évaluations d'EC à partir de tests de 5 min sur tapis roulant (3,05 et 3,88 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) et de la fonction neuromusculaire étaient réalisées en laboratoire avant et après chaque épreuve de trail (laboratoire situé à ~ 10 min de route du site de l'épreuve, figure 48).

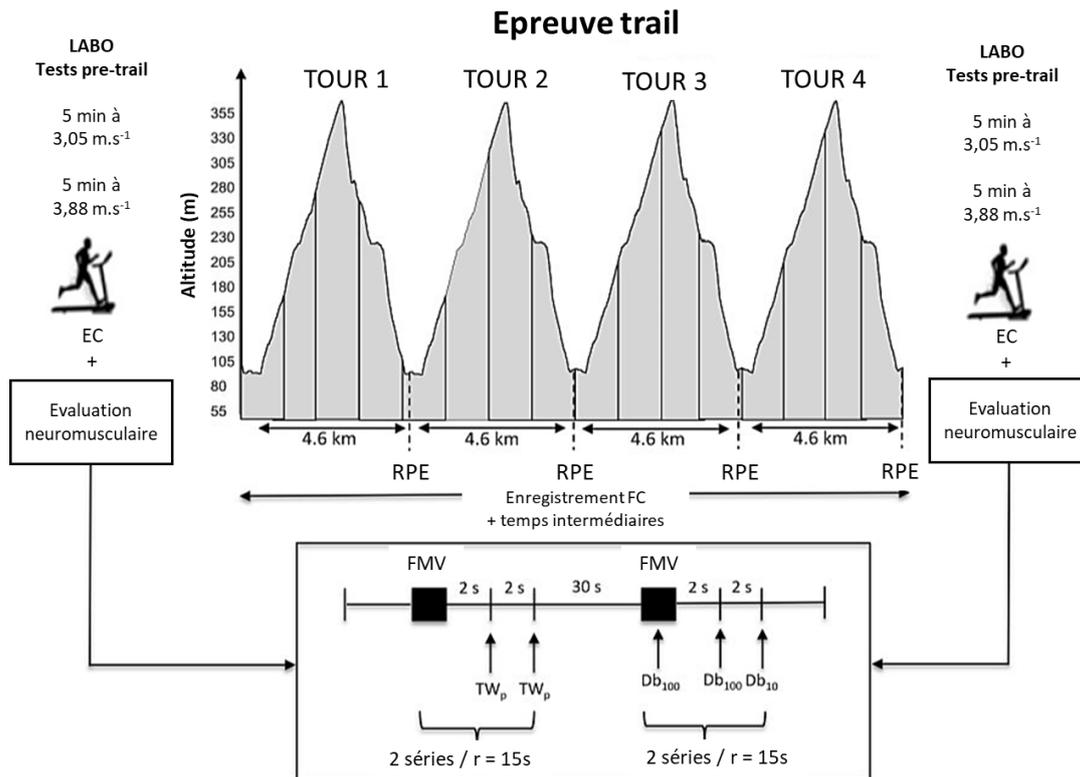


Figure 48 : Représentation graphique du protocole expérimental. *Db₁₀* : doublet à 10 Hz ; *Db₁₀₀* : doublet à 100 Hz ; *FC* : fréquence cardiaque ; *FMV* : force maximale volontaire des muscles extenseurs du genou ; *r* : récupération entre les séries ; *EC* : économie de course ; *RPE* : cotation de la perception de l'effort ; *Tw_p* : stimulation simple potentialisée sur muscle relâché.

Aucune différence significative du temps de course n'a été observée entre les épreuves en conditions CON et CGs (109min 14s ± 6min 31 vs 110min 16s ± 6min 30s), indiquant que l'intensité de l'effort a bien été contrôlée lors de chaque boucle. Les principaux résultats montrent une réduction de 12% de la FMV, indépendamment de la tenue portée, sans différence significative entre les conditions CON et CGs au niveau des altérations centrales et périphériques (tableau 6), rejetant ainsi l'hypothèse initiale. Par ailleurs, les valeurs d'EC, de VO₂ et de FC étaient plus élevées après l'épreuve de trail, indépendamment du textile porté (figure 49), indiquant une altération des indicateurs de l'efficacité énergétique.

Tableau 6 : Changement relatif (en %) des réponses neuromusculaires des muscles extenseurs du genou entre les conditions pré et post-trail réalisées en tenue contrôle (CON) ou en textile de compression (CGs). FMV : force maximale volontaire ; AV : niveau d'activation volontaire ; VL : vastus lateralis ; TW_p : réponse mécanique suite à une stimulation simple potentialisée du nerf fémoral ; Db_{10} : réponse mécanique suite à un doublet à 10 Hz ; Db_{100} : réponse mécanique suite à un doublet à 100 Hz ; $Db_{10:100}$: ratio entre les réponses à 10 Hz et 100 Hz. * $P < 0,05$; ** $P < 0,001$, indiquent un changement significatif entre les conditions pré et post-trail, pour une condition de textile donnée.

	Condition CON	Condition CGs
FMV	-13,4 ± 10,9**	-11,0 ± 10,1**
AV	-6,6 ± 9,4*	-4,5 ± 6,9
Onde-M VL	8,2 ± 19,5	0,9 ± 19,3
TW_p	-20,0 ± 8,5**	-15,2 ± 8,6**
Db10	-16,7 ± 9,0**	-15,9 ± 6,7**
Db100	-11,3 ± 4,4**	-11,1 ± 6,3**
Db10:100	-6,2 ± 7,2*	-5,4 ± 6,4*

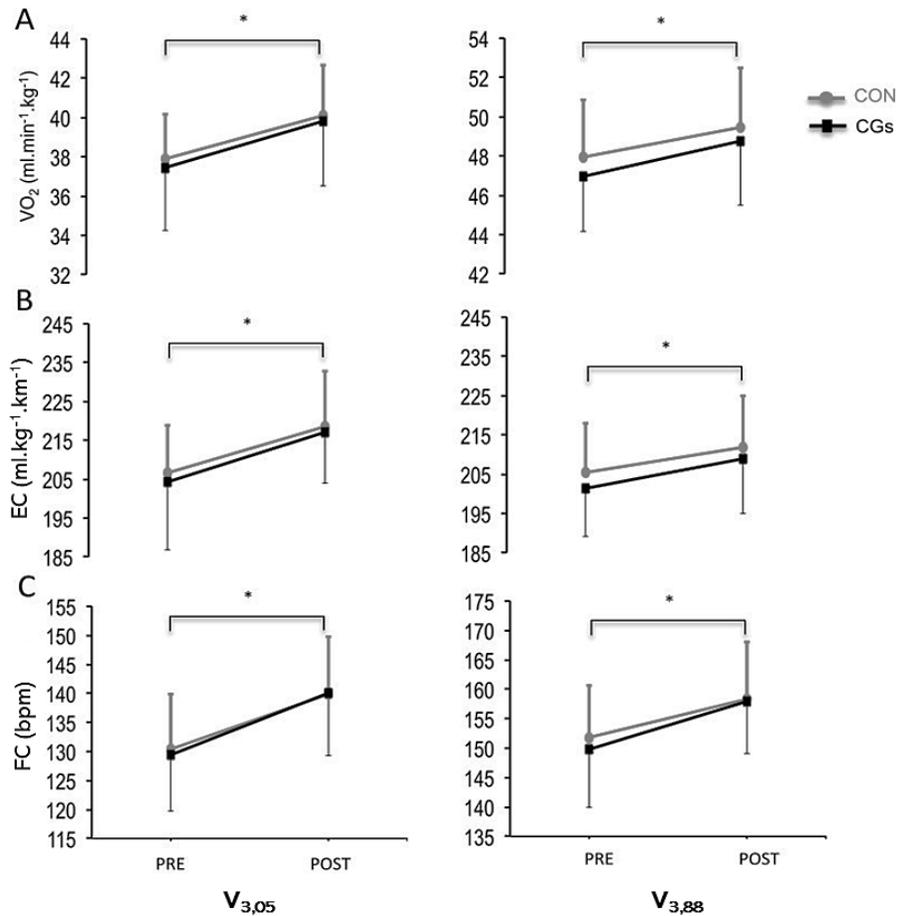


Figure 49 : Variations des paramètres physiologiques lors de tests de 5 min de course à 3,05 m.s⁻¹ (V_{3,05}) et à 3,88 m.s⁻¹ (V_{3,88}) en situations pré et post trail réalisées en tenue contrôle (CON) ou compression (CGs). VO₂ : consommation d'oxygène ; EC : économie de course ; FC : fréquence cardiaque. * indique une différence significative (P < 0,05) entre les mesures pré et post-trail pour une condition textile donnée.

Cette absence d'effet du port de TC sur les réponses physiologiques et les paramètres neuromusculaires pourrait être due aux caractéristiques du protocole utilisé. En effet, le parcours était constitué d'un enchaînement de montées et descentes successives, ce qui a pu atténuer la sévérité des dommages musculaires par rapport à une course en descente prolongée (e.g. Giandolini et al., 2016a). D'autre part, l'intensité de compression des textiles utilisés était faible, notamment au niveau des quadriceps (7,5 mmHg).

Ainsi, la mise en place d'un nouveau protocole d'étude évaluant le port de TC de haute intensité (> 15 mmHg) sur les variables physiologiques et neuromusculaires lors d'une course en descente prolongée permettrait de mieux appréhender le rôle réel du port de TC à l'exercice Cette problématique de travail a été abordée lors de l'étude 3.

Compression Garments, Muscle Contractile Function, and Economy in Trail Runners

Fabrice Vercruyssen, Mathieu Gruet, Serge S. Colson, Sabine Ehrstrom, and Jeanick Brisswalter

Background: Physiological mechanisms behind the use of compression garments (CGs) during off-road running are unknown. **Purpose:** To investigate the influence of wearing CGs vs conventional running clothing (CON) on muscle contractile function and running economy before and after short-distance trail running. **Methods:** Knee-extensor neuromuscular function and running economy assessed from two 5-min treadmill runs (11 and 14 km/h) were evaluated before and after an 18.6-km short-distance trail run in 12 trained athletes wearing either CGs (stocking + short-tight) or CON. Quadriceps neuromuscular function was assessed from mechanical and EMG recording after maximal percutaneous electrical femoral-nerve stimulations (single-twitch doublets at 10 [Db₁₀] and 100 Hz [Db₁₀₀] delivered at rest and during maximal quadriceps voluntary contraction [MVC]). **Results:** Running economy (in mL O₂ · km⁻¹ · kg⁻¹) increased after trail running independent of the clothing condition and treadmill speeds ($P < .001$). Similarly, MVC decreased after CON and CGs conditions (−11% and −13%, respectively, $P < .001$). For both clothing conditions, a significant decrease in quadriceps voluntary activation, Db₁₀, Db₁₀₀, and the low-to-high frequency doublet ratio were observed after trail running (time effect, all $P < .01$), without any changes in rectus femoris maximal M-wave. **Conclusions:** Wearing CGs does not reduce physiological alterations induced during short-distance trail running. Further studies should determine whether higher intensity of compression pressure during exercises of longer duration may be effective to induce any physiological benefits in experienced trail runners.

Keywords: compression clothing, oxygen demand, neuromuscular performance, muscle fatigue, short-distance trail running

Trail running is a popular off-road endurance discipline conducted on mountain single tracks with successive uphill and downhill technical sections. Given the repeated and prolonged eccentric muscle actions induced during downhill sections, trail running is considered a useful model for examining muscle fatigue and/or exercise-induced muscle damage.¹⁻⁴ Muscle fatigue is observed after trail running, with a decrease in the torque of maximal voluntary contraction (MVC) regardless of the distance covered (ie, 15–166 km).¹⁻⁴ Reduced MVC may be partly attributed to the detrimental effects of prolonged eccentric muscle actions during downhill sections.⁴ In addition, a decrease in metabolic efficiency has been reported over an extended period from 24 to 72 hours post-trail running¹ and is consistent with the findings observed after intensive eccentric work induced by 30-minute treadmill downhill protocols.^{5,6} It thus appears relevant to identify external strategies that may be used by runners during racing and/or training in an attempt to reduce physiological alterations usually reported after trail running or downhill protocols.

Among the current external strategies used during running, anecdotal reports indicate that a great number of athletes wear compression garments (CGs) including knee-high compression socks and/or compression short-tights during running, presumably as a means of improving numerous aspects of exercise performance.⁷ Bieuzen et al⁸ reported that wearing compression socks reduced muscle fatigue during short-distance trail running (15.6 km, 90 min), possibly related to the reduction in tissue vibrations during

uphill and downhill sections.^{9,10} Moreover, a metabolic benefit was observed among runners wearing compression tights compared with conventional shorts during a 15-minute heavy running bout.¹¹ More recently, Stickford et al¹² observed that individual responses in running economy (RE, ie, submaximal oxygen demand for a given velocity) to wearing lower-leg compression did vary considerably within a group of well-trained runners, suggesting the need to use various running protocols to evaluate the effectiveness of CGs on RE.

When considering the specificity of trail running, more extensive muscle oscillations could be expected with repeated and prolonged downhill sections^{4,8} and thus might ultimately affect muscle function and notably the muscle contractile apparatus. Previous research has shown that peripheral mechanisms including altered neuromuscular propagation and/or excitation-contraction coupling, as well as central fatigue (ie, reduced maximal voluntary activation), contributed to the decline in MVC during trail-run races >30 km^{1,3,4} or after a 6.5-km downhill trail run.¹³ The effects of wearing CGs on the relative contribution of central and contractile processes for these distances and during shorter trail-run courses (<20 km) are unknown. Only limited research with conflicting findings has examined the effects of CGs on muscle contractile responses after a calf-raise protocol¹⁴ or intermittent-sprint fatiguing exercises.¹⁵ Despite the regular use of CGs in running events, there is a lack of guidelines and evidence about their physiological benefits over short-distance trail running to support their implementation. To date, no data are available concerning the effects of CGs on neuromuscular performance and RE during a short-distance trail run that reflects a typical training and race distance for a great number of runners.

Therefore, this study examined the influence of wearing CGs during a short-distance trail run (<20 km) on muscle contractile

Vercruyssen, Gruet, and Ehrstrom are with LAMHES EA 6312, University of Toulon, Toulon, France. Colson and Brisswalter are with LAMHES EA 6312, University of Nice Sophia-Antipolis, Nice, France. Address author correspondence to Fabrice Vercruyssen at vercruyssen@univ-tln.fr.

function and RE in well-trained trail runners. We hypothesized that any attenuation in peripheral alterations when wearing CGs would minimize the degree of muscle fatigue during trail running and have a positive effect on RE.

Methods

Participants

Twelve competitive trail runners (age 39.6 ± 4.6 y, stature 174.6 ± 5.3 cm, body mass 67.7 ± 5.9 kg) were recruited in this study. All had had previous experience with CGs for at least 2 years before the study. Since subjects did not wear CGs on a regular basis during racing, the running experience with CGs was limited before the investigation. Participants exhibited a mean of 7.3 ± 1.8 years of trail-running practice, with a weekly training volume of 60 ± 8 km/wk during the month preceding the investigation. Their mean maximal oxygen uptake (VO_{2max}) and maximal heart rate (HR_{max}) were 63.1 ± 3.4 mL \cdot kg⁻¹ \cdot min⁻¹ and 184 ± 10 beats/min, respectively. Athletes were informed of the risks and benefits of the study and gave their written informed consent before testing. This study was approved by the local institutional review committee and conducted according to the Declaration of Helsinki.

Experimental Design

Subjects visited the laboratory on 3 different occasions. During the first visit, they performed an incremental treadmill test to measure VO_{2max} and HR_{max} and were familiarized with experimental procedures and running clothing. During the second and third visits, athletes performed two 18.4-km short-distance trail runs on 2 separate days ~1 week apart. The evaluation of muscle contractile function and 2 treadmill running tests for measuring RE were performed before and after each trail-run course located about a 10-minute drive from the laboratory. The treadmill running tests included two 5-minute stages (level ground) on a treadmill (Gymrol, HEF Tecmachine, Andrezieux-Bouthéon, France) at 2 different speeds with a 5-minute rest between stages: 11 km/h (V_{11}) and 14 km/h (V_{14}). During the experimental conditions (laboratory treadmill tests and trail-run course), subjects wore either CGs (stocking 18 mm Hg at the ankle, 13 mm Hg at the calf; short-tight 7.5 mmHg.) or a control garment (CON) that consisted of loose-fitting conventional running clothing. All clothing conditions were randomized in a counterbalanced design. The training program was standardized during the experimental period. Trail-running sessions were conducted in the south of France between October and December. Runs were cancelled during rainy days to ensure similar paces between experimental conditions and were performed at the same time of day for each subject. All runs were performed between 10 AM and 4 PM under similar environmental conditions (10–14°C, 30–35% relative humidity).

Quadriceps Neuromuscular Evaluation

Neuromuscular function was tested similarly on the right knee extensors before and after trail running (ie, 15 min after the completion of exercise). Athletes sat upright in a custom-built chair with hips at 100° of flexion and knees at 90°. A calibrated force transducer (F 501 TC 200 daN, TME 78 Orgeval, France) was used to record the mechanical responses during MVC and electrically evoked contractions. The subjects were secured to the chair with noncompliant

straps to minimize body movement. A pair of bipolar self-adhesive surface electrodes (10-mm diameter) (Controle Graphique Medical, Brie-Comte-Robert, France) was used to record EMG signals from the right rectus femoris. The electrodes were taped over the muscle belly with a 20-mm interelectrode distance following SENIAM recommendations.¹⁶ The location was marked with indelible ink on the skin to enable reproducible electrode placement within intraclothing and interclothing conditions. The reference electrode was attached on the patella. Signals were amplified with a bandwidth frequency ranging from 1 to 5 kHz (common-mode rejection ratio = 110 dB, impedance input = 1000 M Ω , gain = 1000), digitized online at a sampling rate of 2000 Hz, and stored for analysis with commercially available software (Acqknowledge 4.1, Biopac Systems Inc).

Transcutaneous electrical stimulations were applied to the femoral nerve via a self-adhesive electrode cathode (10-mm in diameter) pressed manually by an experimenter into the femoral triangle (ie, anatomical region of the upper inner thigh). The self-adhesive rectangular anode (50 \times 90-mm, Dura-Stick premium, Compex) was located in the gluteal fold. A constant-current stimulator (model DS7A, Digitimer, Hertfordshire, UK) delivered a square-wave stimulus of 1-millisecond duration and 400-V maximal voltage, and the intervals of the stimuli in the doublet were 10 and 100 milliseconds for doublets at 10 Hz (Db_{10}) and 100 Hz (Db_{100}), respectively. Optimal stimulation intensity was determined before each trail run in all participants, as previously reported.¹⁷

For each condition, the neuromuscular evaluation was conducted twice before and after the trail-running course (Figure 1). After a specific quadriceps isometric warm-up (ie, 3-min submaximal contractions performed at increasing force levels), participants performed neuromuscular evaluation consisting of a 4-second MVC followed after 2 seconds by 2 single potentiated twitches (Tw_p) in the relaxed muscle separated by 2 seconds. This procedure was repeated a second time after 15 seconds of rest. After a resting period of 30 seconds, the subjects performed a third 4-second MVC superimposed with Db_{100} and followed after 2 seconds by 2 potentiated doublets in the relaxed muscle, Db_{100} and Db_{10} delivered 2 seconds apart. After 15 seconds of rest, this procedure was repeated a second time. Each parameter was averaged from the 2 series, before and after trail running. The indices of peripheral fatigue included EMG (M -wave amplitude recorded from Tw_p in the relaxed muscle) and mechanical responses (Tw_p , Db_{10} , Db_{100} , and the low- to high-frequency doublet ratio [$Db_{10:100}$])⁴ to femoral-nerve stimulation. The changes in maximal voluntary activation (%VA) were assessed by twitch interpolation. The amplitude of the superimposed Db_{100} elicited during MVC was compared with that of the control Db_{100} in relaxed muscle using the following equation: %VA = [(1 – superimposed Db_{100})/control Db_{100}] \times 100.

Running Economy

A standardized 10-minute warm-up was performed at 10 km/h only before trail running. Breath-by-breath VO_2 values were averaged every 10 seconds by the Oxycon Alpha metabolic measurement cart (Jaeger, Germany) at V_{11} and V_{14} before and after trail running (ie, 20 min after the completion of exercise). Based on a previous study,¹⁸ steady state was defined as an increase of <100 mL O_2 over the final 2 minutes of each speed. If the difference was >100 mL O_2 , the stage was continued for another 30 seconds, resulting in a confirmed steady state. The VO_2 over the final 2 minutes was taken as the steady-state VO_2 and corresponded to the analysis interval. RE was expressed as a gross oxygen cost (mL $O_2 \cdot$ kg⁻¹ \cdot km⁻¹).¹⁸

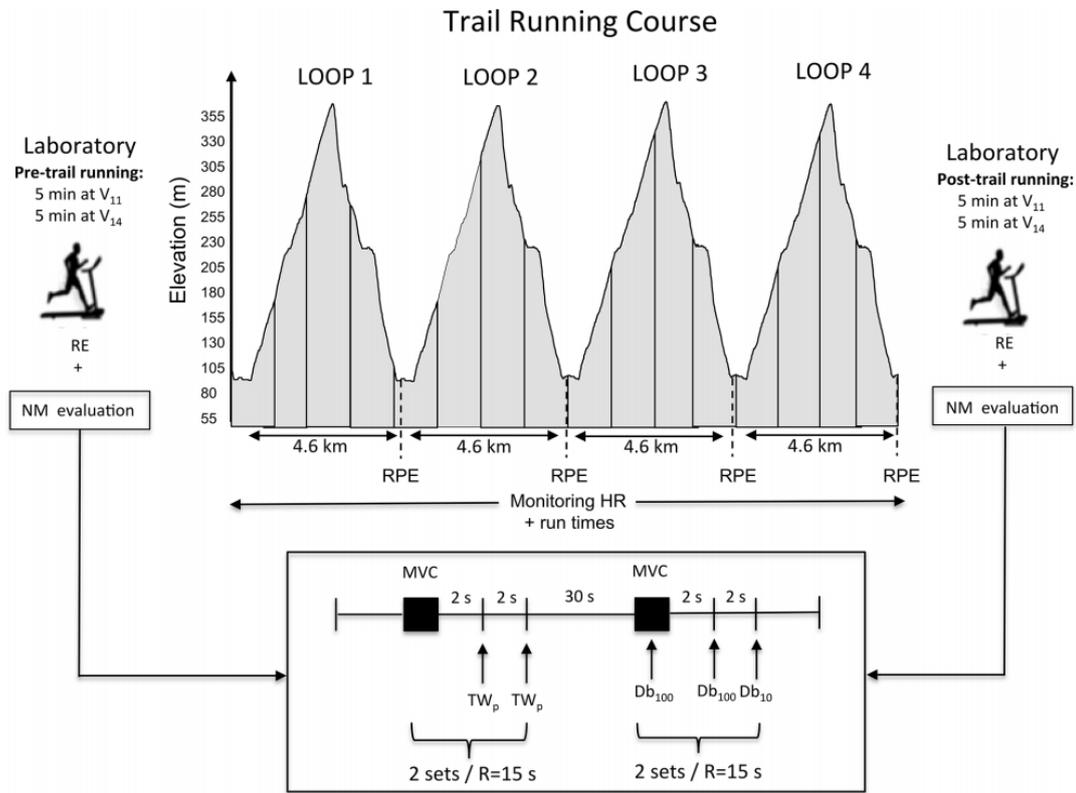


Figure 1 — Graphic view of the experimental conditions. Abbreviations: Db₁₀, doublet at 10 Hz; Db₁₀₀, doublet at 100 Hz; HR, heart rate; MVC, maximal voluntary contraction; NM, neuromuscular parameters; R, recovery between sets; RE, running economy; RPE, rating of perceived exertion; Tw_p, potentiated twitch; V₁₁, treadmill speed at 11 km/h; V₁₄, treadmill speed at 14 km/h.

Trail-Running Course

To familiarize participants with the trail-running course, 2 practice sessions were completed on the course about 3 weeks before experimental sessions. Trail running consisted of 4 loops of a 4.6-km course (Figure 1) comprising a climbing segment (2000-m distance, 290-m climb, +13.0% gradient) followed by a downhill segment (2600 m distance, -9% gradient). A 30-second rest was fixed between the loops to evaluate the ratings of perceived exertion (RPEs) using the Borg 6-to-20 scale. Subjects were asked to report the number that reflected the perceived exertion for a central rating (RPE_{central}, ie, sensations of breathlessness) and a peripheral rating (RPE_{peripheral}, ie, sensations of lower-limb muscle fatigue).¹⁹ All athletes were equipped with an RS800CX (Polar, Kempele, Finland) for continuous HR monitoring (during both trail-running-course and treadmill sessions), elevation profile, and running-time measurement. Runners were asked to run the first clothing condition at the highest self-regulated speed on the course while maintaining the most constant possible pace throughout the loops. In addition, they were instructed not to produce maximal performance but to run at a high submaximal intensity close to short-distance trail-run races (90–95% of race speed) on the same distance. Thus, during the first clothing-condition run times were

monitored and separately analyzed by uphill and downhill segment for each loop. Two average values in running time were then calculated respectively from the 4 uphill and downhill segments. Subsequently, feedback was given to the subjects before the second clothing condition, allowing them to adjust the required pace per loop over the trail-run course.

Statistical Analysis

Data are expressed as mean \pm SD. Two-way repeated-measures analysis of variance (ANOVA) (Time [pre vs post or loops 1–4] \times clothing [CON vs. CGs]) were used to analyze the dependent variables (neuromuscular parameters, HR, RE, RPE_{central}, and RPE_{peripheral}) during the overall experimental conditions. When these analyses revealed significant differences, a Tukey post hoc test was applied to locate the difference. A paired *t* test was used to determine differences in run time and %HR_{max} between the CON and CG conditions. For each ANOVA analysis, effect sizes were calculated using partial eta-squared (η_p^2). Since this measure is likely to overestimate effect sizes, values were interpreted according to Ferguson²⁰ as no effect if $0 \leq \eta_p^2 < .05$, a minimum effect if $.05 \leq \eta_p^2 < .26$, a moderate effect if $.26 \leq \eta_p^2 < .64$, and a strong effect if $\eta_p^2 \geq .64$. An alpha of $P < .05$ was considered statistically significant.

Results

No significant variation in trail performance was observed between the CON and CGs conditions (6554 ± 391 vs 6616 ± 390 s, $P = .32$). HR responses were similar between the CON and CGs conditions ($89.2\% \pm 2.7\%$ and $88.2\% \pm 3.9\%$ HR_{max}, respectively, $P = .26$). A moderate to strong time effect was found within the 4 loops of CON and CGs conditions for RPE_{central} ($P < .001$, $\eta_p^2 = .67$, and $P < .001$, $\eta_p^2 = .78$, respectively) and RPE_{peripheral} ($P < .001$, $\eta_p^2 = .60$, and $P < .001$, $\eta_p^2 = .78$, respectively, Figure 2).

No interaction effects (time \times clothing) were identified between the experimental conditions for metabolic (Figure 3) and neuromuscular variables (Table 1). However, a moderate to strong time effect was found at V₁₁ and V₁₄ for VO₂ ($P < .001$, $\eta_p^2 = .69$, and $P = .011$, $\eta_p^2 = .48$, respectively), RE ($P < .001$, $\eta_p^2 = .82$, and $P = .011$, $\eta_p^2 = .48$, respectively), and HR ($P = .002$, $\eta_p^2 = .62$, and $P = .007$, $\eta_p^2 = .52$, respectively), with higher values after trail running regardless of clothing condition. Similarly, a strong time effect was observed for quadriceps MVC ($P < .001$, $\eta_p^2 = .64$) in both experimental conditions, with decreased MVC after trail running. No significant changes in rectus femoris M-wave were identified throughout experimental conditions (Table 1). %VA was moderately reduced ($P < .010$, $\eta_p^2 = .46$) after trail running regardless of clothing condition. A strong time effect was identified for Tw_p ($P < .001$, $\eta_p^2 = .80$), Db₁₀ ($P < .001$, $\eta_p^2 = .81$), and Db₁₀₀ ($P < .001$,

$\eta_p^2 = .87$) independent of the clothing condition, with lower values after trail running. Db_{10:100} was moderately reduced after trail running, similarly for CON and CGs conditions ($P = .004$, $\eta_p^2 = .53$).

Discussion

The main results of the current work demonstrated no benefits from wearing CGs on neuromuscular variables and RE after short-distance trail running. After controlling for the run time between trail-running courses, similar HR and RPE responses were observed between CGs and CON conditions.

This is the first investigation to provide a mechanistic insight into the relationship between CGs and muscle fatigue in trained runners over an extended period (>1 h) of exercise. Muscle fatigue is usually defined as an exercise-induced reduction in the ability of muscle groups to generate maximal force or power.^{17,21} This decline may originate from different levels of the motor pathway and is usually divided into central and peripheral components. Nonetheless, the contribution of these components is not systematically evaluated in running protocols, making the interpretations of the MVC decline difficult. For instance, Bieuzen et al⁸ found a lower reduction in MVC (-8%) after trail running when subjects wore CGs and suggested that the use of CGs could reduce the tissue oscillations, especially during the downhill sections, thus limiting the alteration of the excitation-contraction coupling process. One of the methodological limitations of this work is related to the lack of analysis specific to the mechanisms underlying muscle fatigue. In the present work, we found an ~12% reduction in MVC (Table 1) after trail running, without any effect of clothing condition. Muscle fatigue during CON and CGs conditions might be explained by central mechanisms (ie, reduction in %VA), as well as contractile impairments such as reduced Db_{10:100} (Table 1), which is considered a marker of excitation-contraction-coupling failure and structural damages.⁴ These physiological alterations are consistent with those traditionally described after prolonged running exercises,^{1,3,4,13} and our results extend this specific muscle-fatigue pattern to short-distance trail running. However, the relative contribution of peripheral and central factors to muscle fatigue after trail running was not modified by the type of clothing used, rejecting our initial hypothesis that wearing CGs during trail running could minimize the alteration of muscle contractile properties.

Moreover, our findings are in agreement with previous investigations reporting the absence of metabolic advantage when wearing CGs during acute running exercises of shorter duration (<40 min).^{12,22-24} Thus, RE expressed as a global marker of metabolic efficiency may not be sensitive to the CGs used during laboratory running exercises. The evaluation of RE does not allow assessment of changes in muscle blood flow and O₂ utilization during bouts of running. Based on a previous investigation using near-infrared spectroscopy,²⁵ it would be interesting to examine more specifically the effects of CGs on muscle oxygenation during a fatiguing running task. The alteration in RE observed in our study (Figure 3) is a well-known phenomenon, possibly resulting from changes in running pattern,²⁶ substrate mobilization,²⁷ or neuromuscular performance.^{1,3} In the present work, the decreased neuromuscular performance characterized by central and peripheral alterations might have influenced the RE response over time, as it has been previously reported after prolonged trail running.¹ Furthermore, RE responses after trail running are relatively consistent with RPE and HR responses (Figures 2, 3) obtained across the loops of trail running where runners showed similar perceived effort and intensity

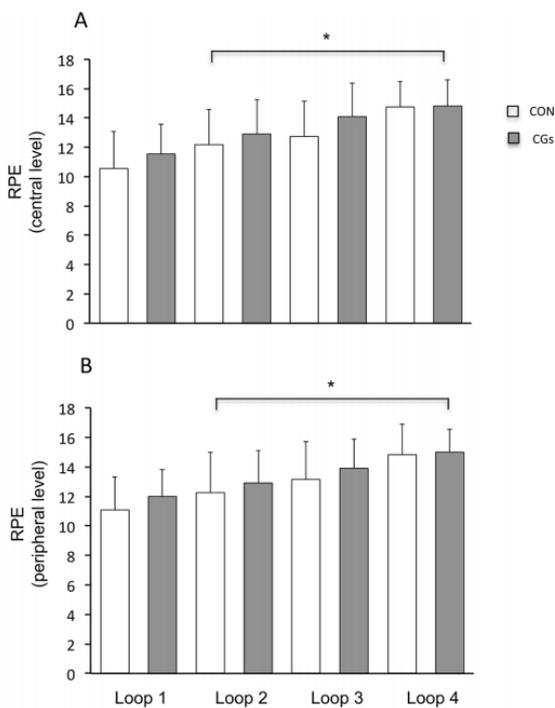


Figure 2 — Perceived exertion for (A) central and (B) peripheral ratings of perceived exertion (RPE) across the 4 loops of trail running conducted in control garments (CON) and compression garments (CGs), mean \pm SD. * $P < .05$ (time effect), significant changes in RPE_{central} and RPE_{peripheral} between the loops.

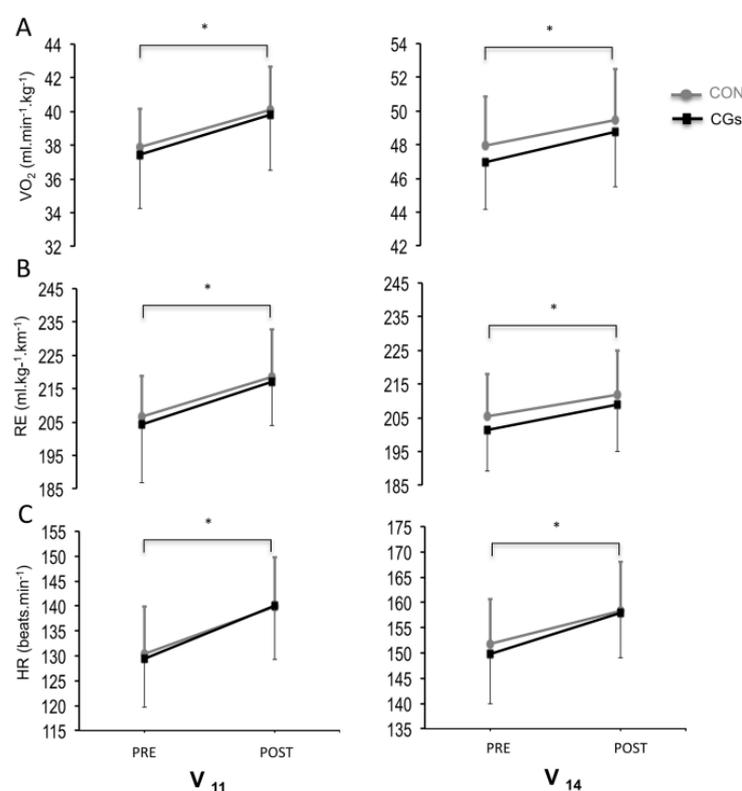


Figure 3 — (A) Oxygen-uptake (VO₂), (B) running-economy (RE), and (C) heart-rate (HR) responses during 5-minute treadmill running at 11 km/h (V₁₁) and 14 km/h (V₁₄) before (Pre) and after (Post) trail running for control-garments (CON) and compression-garments (CGs) conditions, mean ± SD. **P* < .05 (time effect), significant changes between Pre and Post for both CON and CGs conditions.

Table 1 Relative Changes (%) in Neuromuscular Variables From Before to After Trail Running During Knee Extension, Mean ± SD

	Control garments	Compression garments
MVC	-13.4 ± 10.9**	-11.0 ± 10.1**
VA	-6.6 ± 9.4*	-4.5 ± 6.9
RF M-Wave	8.2 ± 19.5	0.9 ± 19.3
Tw _p	-20.0 ± 8.5**	-15.2 ± 8.6**
Db ₁₀	-16.7 ± 9.0**	-15.9 ± 6.7**
Db ₁₀₀	-11.3 ± 4.4**	-11.1 ± 6.3**
Db _{10:100}	-6.2 ± 7.2*	-5.4 ± 6.4*

Abbreviations: MVC, maximal voluntary contraction; VA, maximal voluntary activation; RF M-wave, rectus femoris maximal M-wave; Tw_p, single potentiated twitch; Db₁₀, doublet at 10 Hz; Db₁₀₀, doublet at 100 Hz; Db_{10:100}, the low- to high-frequency doublet ratio.

P* < .05, *P* < .001 significant changes between pre- and post-trail running for control and compression-garments conditions.

level regardless of clothing condition. The perceptual scales used in the current study reflect a subjective intensity and, coupled with physiological measures such as HR, suggest that our runners carried out trail-running courses at the same high metabolic intensity (~90%HR_{max}) despite the use of CGs. In this regard, HR responses that may be used as a surrogate measure of venous return²⁵ suggest that CGs may have no effect on deep-vein hemodynamics during prolonged running. This is in line with a recent investigation indicating no effect of CGs on RPE and HR responses during off-road running.²⁸

The absence of CG effects on physiological responses despite the prolonged duration of running (>90 min) might be, in part, explained by the selected intensity of CGs, the modality of exercise, and the specificity of our population. According to manufacturer's guidelines, our commercially available CGs exhibited small values of compression pressure (ComP) on lower-limb muscle (ie, 12–18 mm Hg for calves, 7.5 mm Hg for quadriceps). In a recent review, Hill et al²⁹ reported that a large number of participants using CGs might not be receiving adequate levels of ComP to be of benefit. Based on a calf-raise exercise, it has been shown that the use of

a higher ComP (ie, 30 mm Hg at the ankle, 21–24 mm Hg at the calf, 10 mm Hg below the knee) reduced muscle fatigue in the calf area.¹⁴ Using magnetic-resonance imaging, Miyamoto and Kawakami³⁰ suggested that wearing a compression short-tight with a high ComP of 15 to 20 mm Hg also reduced the development of muscle fatigue after a 30-minute submaximal running exercise. Taking these findings collectively, we hypothesize that the degree of ComP applied to the lower-limb muscles was not sufficient in the current study to induce any improvement in muscle performance in our group of runners despite the repeated and prolonged eccentric muscle actions during the downhill sections. Further studies are warranted to analyze the effectiveness of CGs with higher ComP during prolonged running.

Furthermore, our findings might also have been influenced by the modality of exercise mixing uphill and downhill sections. This combination of exercises may attenuate the severity of muscle damage when compared with those induced during isolated and prolonged downhill bouts of running. Using an isolated 6.5-km downhill trail run conducted at the highest possible speed, Giandolini et al¹³ demonstrated severe central and peripheral neuromuscular alterations contributing to the development of muscle fatigue, which were close to those induced during a 30-km trail run.³ Those investigators have shown that the substantial drop in quadriceps (–19%) and plantar flexor (–25%) MVCs was still present up to 48 hours after exercise, highlighting the importance of muscle damage after prolonged eccentric exercise. In the context of short-distance trail running where downhill sections should be performed at high speed, minimizing musculoskeletal damage and delaying the onset of fatigue are important to overall performance. Therefore, it would be interesting to examine the consequences of prolonged and intense eccentric exercise on neuromuscular variables when wearing CGs with high ComP in a group of runners exhibiting different levels of aerobic fitness and/or trail-running practice. Finally, the high trail-running practice (>7 y) of our runners may have influenced the results of our study. Previous studies indicating positive effects of CGs on similar running protocols⁸ have involved less-fit and nonspecialized participants in trail running (ie, ~2 y of practice). Stickford et al¹² suggested that trained runners are able to maintain similar gait patterns by adjusting, for example, leg stiffness or muscle activity despite the “interference” of lower-leg compression, thus reducing the potential benefits of CGs in this category of subjects.

Conclusions and Practical Applications

This study showed that wearing CGs does not improve RE and has no impact on the degree of muscle fatigue developed after short-distance trail running. From a practical standpoint, these findings suggest that wearing commercially available CGs as an external strategy is not beneficial to optimize performance during trail running <2 hours. Further studies are warranted to determine whether the use of higher degrees of ComP may reduce muscle fatigue and/or improve short trail-running performance. Finally, it would be of interest to determine if wearing CGs may be effective for longer trail-running duration (>3 h).

Acknowledgments

This investigation was funded by SALOMON SAS (Amer Sports, Annecy, France), which provided the different clothing used by subjects during the

experimental sessions. The funders had no role in study design, data collection and analysis, preparation of the manuscript, or decision to publish. The results of the current study do not constitute endorsement of the product by the authors or the journal.

References

1. Easthope CS, Hausswirth C, Louis J, Lepers R, Vercruyssen F, Brisswalter J. Effects of a trail running competition on muscular performance and efficiency in well-trained young and master athletes. *Eur J Appl Physiol*. 2010;110:1107–1116. [PubMed doi:10.1007/s00421-010-1597-1](#)
2. Easthope CS, Nosaka K, Caillaud C, Vercruyssen F, Louis J, Brisswalter J. Reproducibility of performance and fatigue in trail running. *J Sci Med Sport*. 2014;17:207–211. [PubMed doi:10.1016/j.jsams.2013.03.009](#)
3. Millet GY, Martin V, Lattier G, Ballay Y. Mechanisms contributing to knee extensor strength loss after prolonged running exercise. *J Appl Physiol*. 2003;94:193–198. [PubMed doi:10.1152/jap-physiol.00600.2002](#)
4. Millet GY, Tomazin K, Verges S, et al. Neuromuscular consequences of an extreme mountain ultra-marathon. *PLoS One*. 2011;6:e17059. [PubMed doi:10.1371/journal.pone.0017059](#)
5. Braun WA, Dutto DJ. The effects of a single bout of downhill running and ensuing delayed onset of muscle soreness on running economy performed 48 h later. *Eur J Appl Physiol*. 2003;90:29–34. [PubMed doi:10.1007/s00421-003-0857-8](#)
6. Chen TC, Nosaka K, Tu JH. Changes in running economy following downhill running. *J Sports Sci*. 2007;25:55–63. [PubMed doi:10.1080/02640410600718228](#)
7. MacRae BA, Cotter JD, Laing RM. Compression garments and exercise: garment considerations, physiology and performance. *Sports Med*. 2011;41:815–843. [PubMed doi:10.2165/11591420-000000000-00000](#)
8. Bieuzen F, Brisswalter J, Easthope C, Vercruyssen F, Bernard T, Hausswirth C. Effect of wearing compression stockings on recovery after mild exercise-induced muscle damage. *Int J Sports Physiol Perform*. 2014;9:256–264. [PubMed doi:10.1123/ijspp.2013-0126](#)
9. Sperlich B, Born DP, Swaren M, et al. Is leg compression beneficial for alpine skiers? *BMC Sports Sci Med Rehabil*. 2013;5:18. [PubMed doi:10.1186/2052-1847-5-18](#)
10. Friesenbichler B, Stirling LM, Federolf P, Nigg BM. Tissue vibration in prolonged running. *J Biomech*. 2011;44:116–120. [PubMed doi:10.1016/j.jbiomech.2010.08.034](#)
11. Bringard A, Perrey S, Belluye N. Aerobic energy cost and sensation responses during submaximal running exercise—positive effects of wearing compression tights. *Int J Sports Med*. 2006;27:373–378. [PubMed doi:10.1055/s-2005-865718](#)
12. Stickford AS, Chapman RF, Johnston JD, Stager JM. Lower-leg compression, running mechanics, and economy in trained distance runners. *Int J Sports Physiol Perform*. 2015;10:76–83. [PubMed doi:10.1123/ijspp.2014-0003](#)
13. Giandolini M, Horvais N, Rossi J, Millet GY, Morin JB, Samozino P. Acute and delayed peripheral and central neuromuscular alterations induced by a short and intense downhill trail run. *Scand J Med Sci Sports*. 2016;26(11):1321–1333. [PubMed](#)
14. Miyamoto N, Hirata K, Mitsukawa N, Yanai T, Kawakami Y. Effect of pressure intensity of graduated elastic compression stocking on

- muscle fatigue following calf-raise exercise. *J Electromyogr Kinesiol.* 2011;21:249–254. [PubMed doi:10.1016/j.jelekin.2010.08.006](#)
15. Duffield R, Cannon J, King M. The effects of compression garments on recovery of muscle performance following high-intensity sprint and plyometric exercise. *J Sci Med Sport.* 2010;13:136–140. [PubMed doi:10.1016/j.jsams.2008.10.006](#)
 16. 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. [PubMed doi:10.1016/S1050-6411\(00\)00027-4](#)
 17. Gruet M, Temesi J, Rupp T, Levy P, Millet GY, Verges S. Stimulation of the motor cortex and corticospinal tract to assess human muscle fatigue. *Neuroscience.* 2013;231:384–399. [PubMed doi:10.1016/j.neuroscience.2012.10.058](#)
 18. Fletcher JR, Esau SP, Macintosh BR. Economy of running: beyond the measurement of oxygen uptake. *J Appl Physiol.* 2009;107:1918–1922. [PubMed doi:10.1152/jappphysiol.00307.2009](#)
 19. Borg G. *Borg's Perceived Exertion and Pain Scales.* Champaign, IL: Human Kinetics; 1998.
 20. Ferguson CJ. An effect size primer: a guide for clinicians and researchers. *Prof Psychol.* 2009;40:532–538. [doi:10.1037/a0015808](#)
 21. Gandevia SC. Spinal and supraspinal factors in human muscle fatigue. *Physiol Rev.* 2001;81:1725–1789. [PubMed](#)
 22. Ali A, Creasy RH, Edge JA. Physiological effects of wearing graduated compression stockings during running. *Eur J Appl Physiol.* 2010;109:1017–1025. [PubMed doi:10.1007/s00421-010-1447-1](#)
 23. Sperlich B, Haegele M, Achtzehn S, Linville J, Holmberg HC, Mester J. Different types of compression clothing do not increase sub-maximal and maximal endurance performance in well-trained athletes. *J Sports Sci.* 2010;28:609–614. [PubMed doi:10.1080/02640410903582768](#)
 24. Sperlich B, Haegele M, Kruger M, Schiffer T, Holmberg HC, Mester J. Cardio-respiratory and metabolic responses to different levels of compression during submaximal exercise. *Phlebology.* 2011;26:102–106. [PubMed doi:10.1258/phleb.2010.010017](#)
 25. Dascombe BJ, Hoare TK, Sear JA, Reaburn PR, Scanlan AT. The effects of wearing undersized lower-body compression garments on endurance running performance. *Int J Sports Physiol Perform.* 2011;6:160–173. [PubMed doi:10.1123/ijssp.6.2.160](#)
 26. 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. [PubMed doi:10.1055/s-2007-972642](#)
 27. Vernillo G, Savoldelli A, Zignoli A, et al. Energy cost and kinematics of level, uphill and downhill running: fatigue-induced changes after a mountain ultramarathon. *J Sports Sci.* 2015;33:1998–2005. [PubMed doi:10.1080/02640414.2015.1022870](#)
 28. Vercruyssen F, Easthope C, Bernard T, et al. The influence of wearing compression stockings on performance indicators and physiological responses following a prolonged trail running exercise. *Eur J Sport Sci.* 2014;14:144–150. [PubMed doi:10.1080/17461391.2012.730062](#)
 29. Hill J, Howatson G, van Someren K, Leeder J, Pedlar C. Compression garments and recovery from exercise-induced muscle damage: a meta-analysis. *Br J Sports Med.* 2014;48:1340–1346. [PubMed doi:10.1136/bjsports-2013-092456](#)
 30. Miyamoto N, Kawakami Y. Effect of pressure intensity of compression short-tight on fatigue of thigh muscles. *Med Sci Sports Exerc.* 2014;46:2168–2174. [PubMed doi:10.1249/MSS.0000000000000330](#)

Partie 6 : course en descente et port de textile compressif

La course en descente est un modèle expérimental connu pour s'intéresser aux dommages musculaires induits au niveau des muscles extenseurs du genou (EG) et fléchisseurs plantaires (FP). L'effet mécanique induit par le port de textiles compressifs (TC) durant une course en descente prolongée permettrait de réduire l'intensité des vibrations des tissus mous *in situ* (Gellaerts et al., 2017; Romain et al., 2017), pouvant ainsi atténuer l'apparition immédiate et retardée de la fatigue centrale et périphérique des muscles EG et FP et, par extension, l'EC associée.

Dans ce contexte, l'étude 3 visait à évaluer les effets du port combiné d'un cuissard et de manchons ayant une haute intensité de compression (> 15 mmHg) durant 40 minutes de course en descente (DHR) sur tapis (-15% de pente) chez une population de coureurs de trail très entraînés, et bénéficiant donc d'un effet protecteur induit par l'entraînement répété à la course en descente (*e.g.* RBE (Hyldahl et al., 2017)). Les effets immédiats et retardés du port de textiles ont été évalués à différents niveaux incluant les vibrations des tissus mous, l'EC, la fonction neuromusculaire des muscles EG et FP et les douleurs musculaires.

Treize coureurs bien entraînés ont effectué deux épreuves distinctes de 40min de DHR sur tapis incliné à -15%, portant selon un ordre randomisé soit une tenue à haute intensité de compression (condition CGs, manchons avec une intensité de compression de 20 à 25 mmHg au plus fort du mollet et 18 à 20 mmHg en haut du mollet, cuissard avec 16 à 18 mmHg au plus fort de la cuisse, et 18 à 20 mmHg en bas de la cuisse), soit une tenue contrôle (condition CON). Les deux épreuves de descente étaient espacées de sept jours de repos durant lesquels l'entraînement était allégé et contrôlé, tout comme la semaine précédant l'expérimentation. Les rations alimentaires et l'hydratation étaient aussi reproduites à l'identique le jour du test et le jour suivant. L'épreuve de DHR se déroulait pendant 40min sur tapis roulant incliné à -15% à une vitesse individuelle déterminée au cours de tests préliminaires correspondant à l'intensité métabolique de 55% de VO_{2max} (4,16 $m.s^{-1}$ en moyenne), ce qui permettait d'obtenir un dénivelé total moyen de -1500m à chaque épreuve. Avant (Pré), immédiatement après la DHR (Post) et le jour suivant (Post-1J), nous avons évalué la fonction neuromusculaire des muscles FP et EG ainsi que les marqueurs indirects des dommages musculaires incluant la douleur musculaire perçue immédiate ou retardée (DOMS) et la performance au saut précédé d'une flexion de genou (*Countermovement Jump* ou CMJ). Pour tester la fonction neuromusculaire, les sujets effectuaient des contractions maximales volontaires isolées au niveau des groupes EG et FP, associées à des stimulations électriques surimposées et appliquées sur les nerfs moteurs (EG ou FP), suivies d'une stimulation simple, d'un doublet basse fréquence (10 Hz) et d'un doublet haute fréquence (100 Hz) sur

le muscle relâché (EG ou FP). Toutes les mesures étaient réalisées sans TC (figure 50). Pendant la DHR, les vibrations des tissus mous étaient mesurées par intervalles de 5min sur une période de 30s grâce à des accéléromètres triaxiaux fixés sur la peau au niveau des muscles *vastus lateralis* et *gastrocnemius medialis*.

Les données ont été analysées à partir de l'utilisation de statistiques quantitatives classiques (ANOVA) et qualitatives (méthode des inférences basées sur la taille des effets, permettant d'obtenir des résultats transférables à la pratique (Hopkins et al., 2009)).

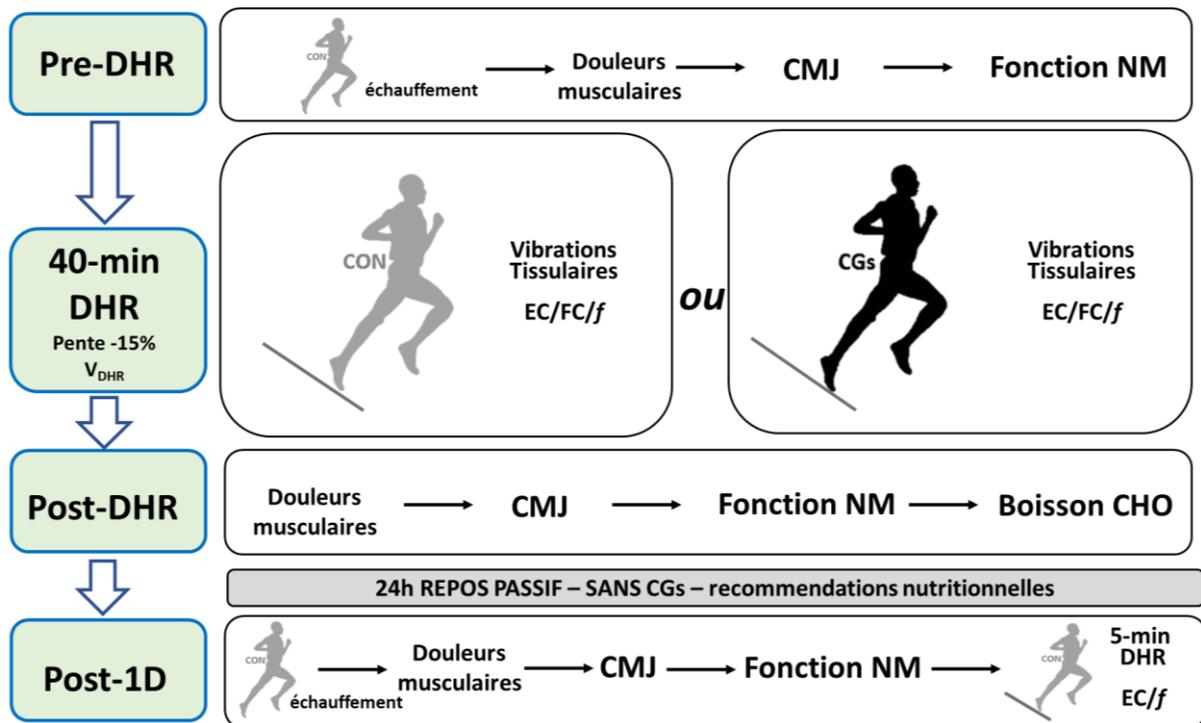


Figure 50 : Représentation graphique du protocole expérimental. CON : condition contrôle ; CGs : condition textile de compression ; DHR : course en descente ; V_{DHR} : vitesse associée à 55% de VO_{2max} ; CMJ : saut précédé d'une flexion de genou ; fonction NM : évaluation de la fonction neuromusculaire des muscles extenseurs du genou et fléchisseurs plantaires ; EC : économie de course ; FC : fréquence cardiaque ; f : fréquence de foulée.

Les principaux résultats obtenus au cours de la DHR reposent sur l'augmentation significative de la quantité d'accélération au cours de la descente quelle que soit la condition. Cependant, cette augmentation était atténuée en condition CGs essentiellement sur le muscle *vastus lateralis* (vs *gastrocnemius lateralis*), suggérant une atténuation du niveau des vibrations au niveau des tissus mous du quadriceps. Par ailleurs, les résultats mettaient en évidence une altération de l'EC au cours de l'effort, sans aucune différence significative entre les deux conditions (figure 51).

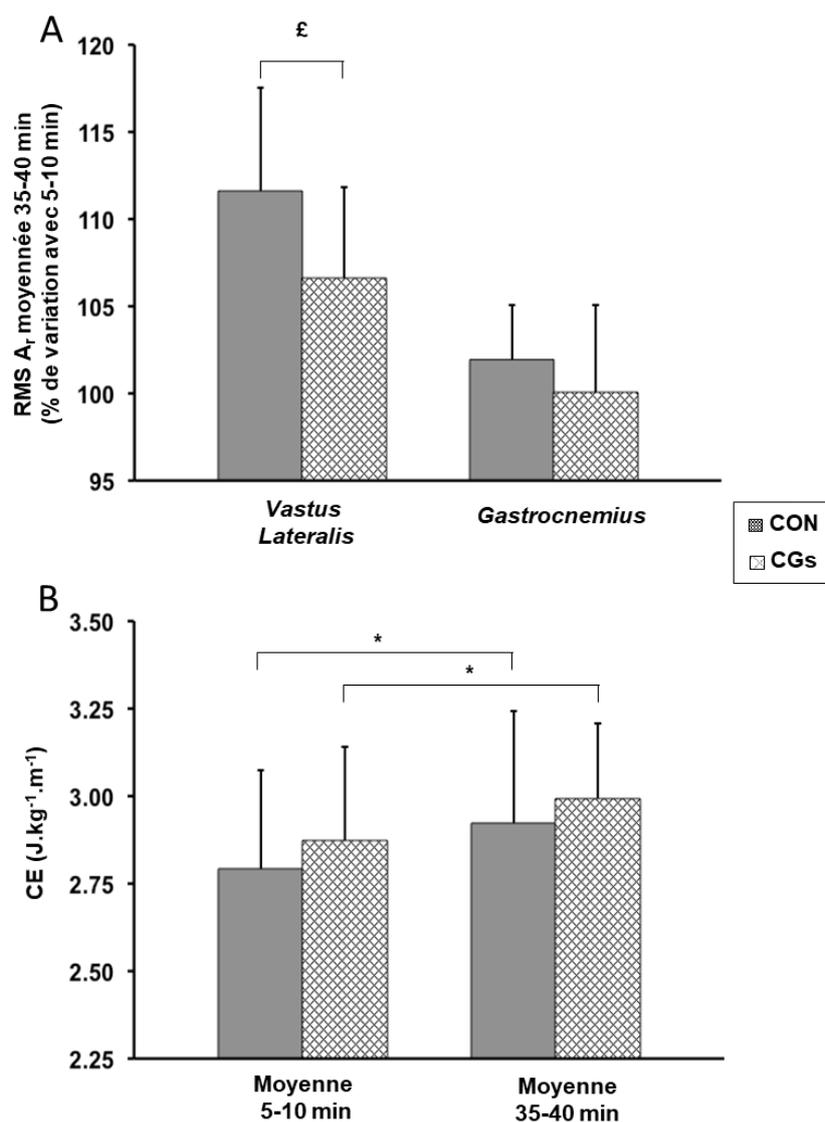


Figure 51 : Variations du signal d'accélération (A) pour les muscles *vastus lateralis* et *gastrocnemius medialis* et de l'économie de course (B) entre le début et la fin de la course en descente pour chaque condition textile. CON : condition contrôle ; CGs : textile de compression ; RMS_{Ar} : racine des carrés moyens de l'accélération résultante (i.e. valeurs moyennes des composantes axiales, médio-latérales et transversales) ; CE : coût énergétique moyenné à partir de deux périodes de temps (3-5 min et 8-10 min pour le début et 33-35 min et 38-40 min pour la fin). * différence significative par rapport au début de l'épreuve pour une condition donnée ($P < 0,05$). [£] différence significative entre les conditions CON et CGs ($P < 0,05$).

Les résultats concernant l'analyse de la fonction neuromusculaire montraient une diminution de la force maximale volontaire (FMV) pour les muscles EG immédiatement après la DHR de $-18,2 \pm 8,1\%$ et $-13,9 \pm 9,8\%$ en conditions CON et CGs, respectivement (comparativement aux valeurs

mesurées avant). Pour les muscles FP, on observait une diminution de FMV de $-15,5 \pm 9,2\%$ et de $-10,6 \pm 10,8\%$ en conditions CON et CGs.

Après 24 heures de récupération (Post-1J), la perte de force résiduelle des muscles EG était de $-10,4 \pm 7,9\%$ et $-4,4 \pm 3,4\%$ en conditions CON et CGs, respectivement. Pour les muscles FP, la perte de force résiduelle était de $-7,0 \pm 11,2\%$ et de $-4,1 \pm 7,9\%$ en conditions CON et CGs, respectivement (figure 52).

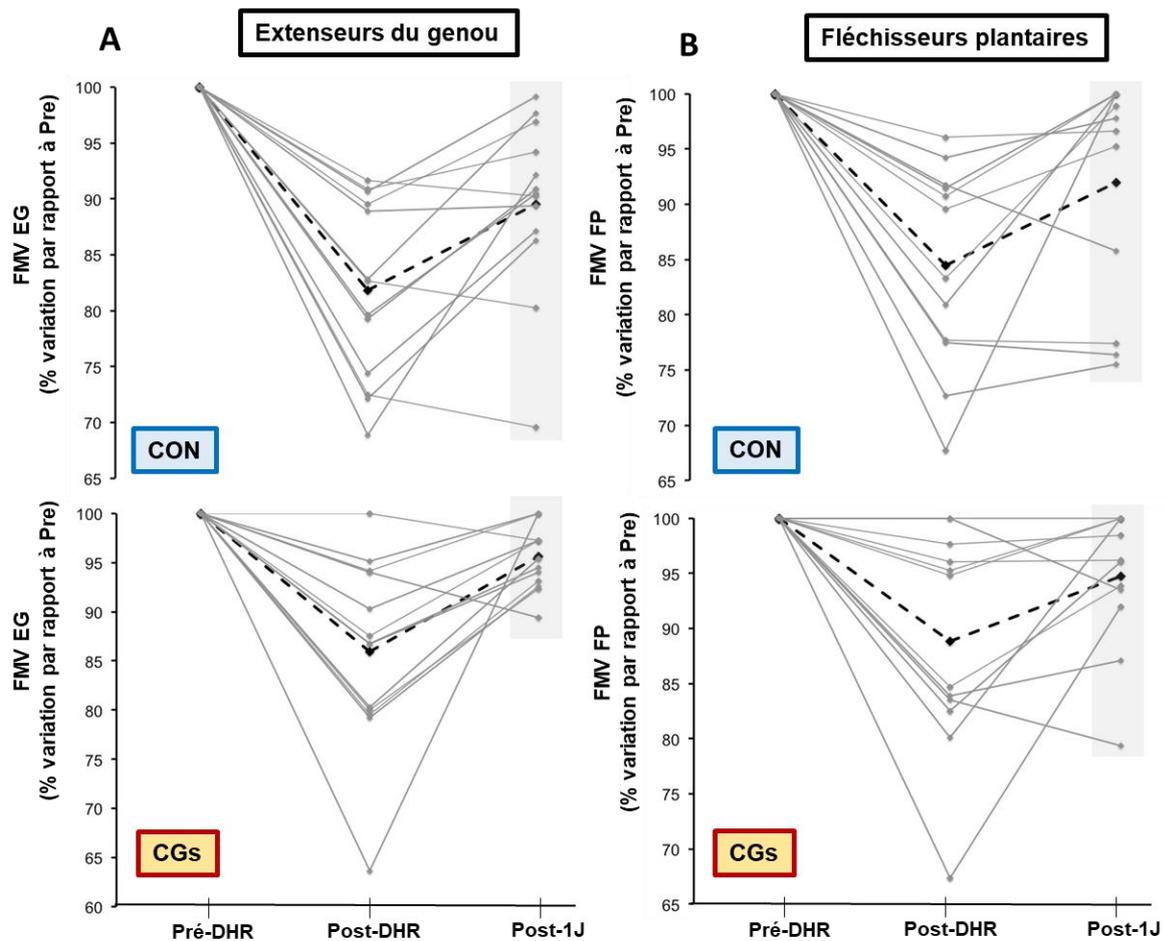


Figure 52 : Performances individuelles de force maximale volontaire (FMV) pour les muscles extenseurs du genou [EG (A)] et fléchisseurs plantaires [FP (B)] en conditions Pré course en descente (Pré-DHR), Post course en descente (Post-DHR) et après 24h de récupération (Post-1J). Les valeurs sont exprimées en pourcentage des performances réalisées en Pré. Le trait noir pointillé représente la performance moyenne pour une condition donnée (CON : contrôle ou CGs : compression), chaque trait gris continu représente les performances d'un sujet. L'aire grisée montre les différences de récupération en post-1J entre les situations CON (grande hétérogénéité) ou CGs (bonne récupération de tous les sujets pour les muscles EG) portés pendant la course en descente.

L'effet bénéfique conféré par le port de CGs pendant la DHR a été principalement observé en Post-1J, la figure 53 montre l'amplitude des variations Pré/Post-1J de toutes les variables neuromusculaires pour les muscles EG et FP.

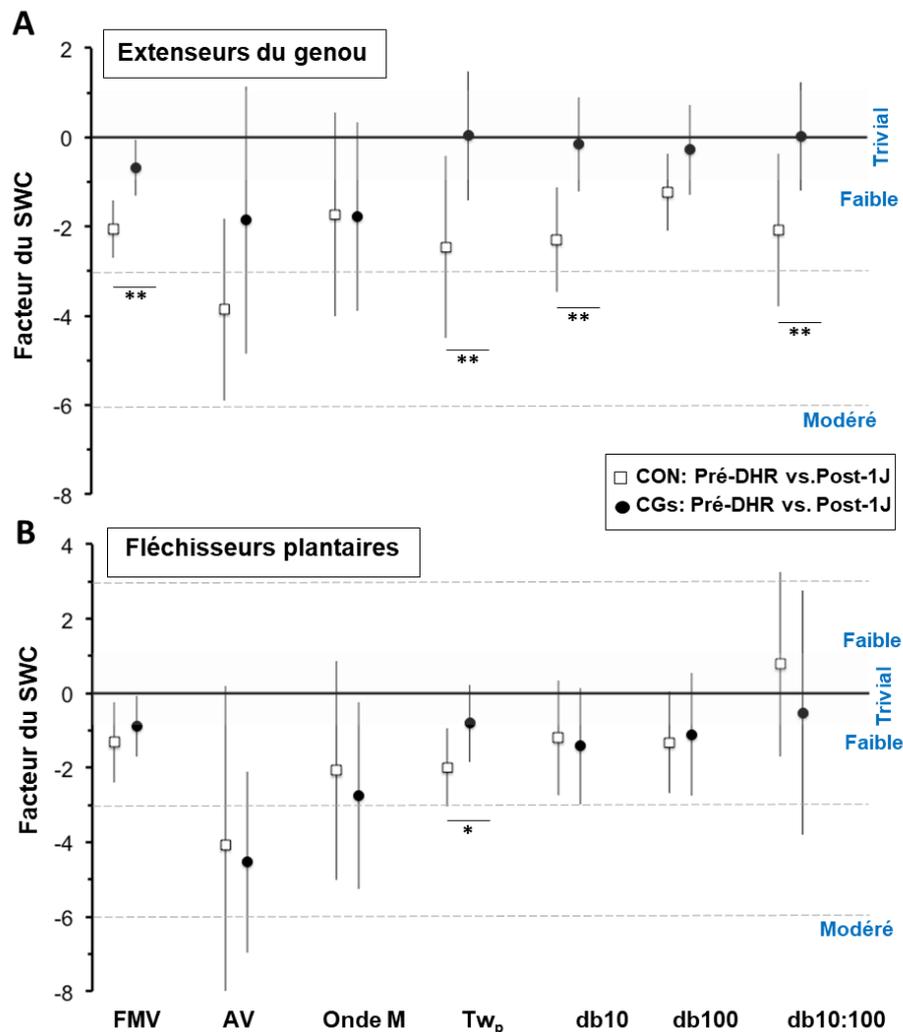


Figure 53 : Amplitude des variations Pré/Post-1J des variables neuromusculaires pour les muscles extenseurs du genou (A) et fléchisseurs plantaires (B) dans les conditions textiles contrôle (CON) et compression (CGs) portés durant la course en descente. Les différences standardisées sont exprimées sous forme de facteur du « smallest worthwhile change » (SWC, littéralement : « le plus petit changement notable », qui équivaut à un d de Cohen de 0,2). Les barres indiquent les 90% de l'intervalle de confiance. Le nombre d'astérisques indique la probabilité que les différences entre les conditions CON et CGs soient substantielles, avec * indiquant une différence possible et ** une différence probable. En condition CON, l'amplitude des variations de FMV, Db10 et Db10:100 pour les muscles extenseurs du genou représentait 1,5, 2,2 et 2,1 fois le facteur du SWC, respectivement, se distinguant significativement des valeurs rapportées pour la condition CGs. FMV : force maximale volontaire ; AV : niveau d'activation volontaire ; Tw_p : force en réponse à une stimulation simple potentiée ; Db10 : force en réponse à un doublet basse fréquence ; Db100 : force en réponse à un doublet haute fréquence ; Db10:100 : rapport entre la force générée par les doublets basse et haute fréquence.

Un des résultats les plus intéressants était l'effet bénéfique conféré par le port de CGs pendant l'effort sur les DOMS mesurées en post-1J. Ainsi, l'amplitude des douleurs musculaires rapportées immédiatement après la DHR et après 24h de récupération (sans port de CGs) est présentée dans la figure 54. Il existait une interaction significative entre la condition textile et le temps pour la cotation de la douleur perçue au niveau des muscles EG ($P = 0,026$), significativement plus faible pour la condition CGs. En revanche, aucun effet d'interaction entre la condition textile et le temps ($P = 0,117$) n'a été observé pour les douleurs musculaires au niveau des muscles FP (figure 54).

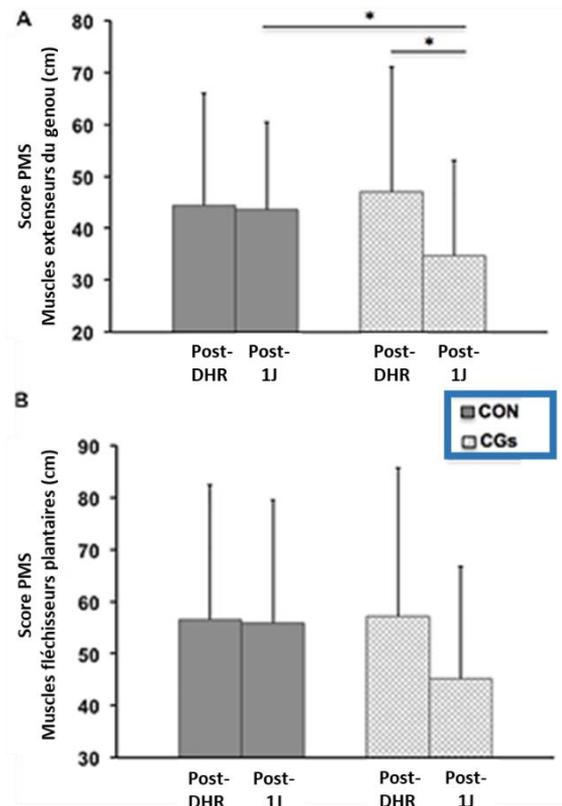


Figure 54 : Cotation des douleurs musculaires ressenties (score PMS) au niveau des muscles extenseurs du genou (A) et fléchisseurs plantaires (B) immédiatement après (Post-DHR) et après 24h de récupération (Post-1J) suivant l'exercice de course en descente en condition contrôle (CON) ou textile de compression (CGs). * indique une différence significative entre les conditions textiles ou les temps de mesure ($P < 0,05$).

Ainsi, les principaux effets bénéfiques du port de vêtements de compression pendant la DHR ont été observés pendant le processus de récupération, en particulier sur la fonction neuromusculaire des muscles EG et sur la douleur musculaire perçue pour tous les compartiments musculaires des membres inférieurs. Le port de vêtements compressifs pendant la descente conférerait donc un « effet protecteur » qui se mettrait en place progressivement au cours de la récupération pour protéger le système musculo-squelettique des dommages musculaires induits par la DHR, même chez des

coureurs de trail bien entraînés qui sont déjà plus résistants à l'exercice excentrique, compte tenu du RBE provoqué par leur entraînement régulier (Hyldahl et al., 2017; Meneghel et al., 2013). Ces résultats sont intéressants pour la pratique, notamment dans un but d'optimisation de la récupération lors de courses à étapes, ou pour maintenir la performance pendant des périodes de forte charge d'entraînement.



Acute and Delayed Neuromuscular Alterations Induced by Downhill Running in Trained Trail Runners: Beneficial Effects of High-Pressure Compression Garments

Sabine Ehrstrom¹, Mathieu Gruet², Marlène Giandolini³, Serge Chapuis⁴, Jean-Benoit Morin¹ and Fabrice Vercauysen^{2*}

OPEN ACCESS

Edited by:

Alessandro Moura Zagatto,
Universidade Estadual Paulista Júlio
de Mesquita Filho (UNESP), Brazil

Reviewed by:

Fabio Milioni,
Universidade Estadual Paulista Júlio
de Mesquita Filho (UNESP), Brazil
Leonardo Alexandre Peyré-Tartaruga,
Universidade Federal do Rio Grande
do Sul (UFRGS), Brazil

Eduardo Zapatero Campos,
Federal University of Pernambuco,
Brazil

*Correspondence:

Fabrice Vercauysen
vercauysen@univ-tln.fr

Specialty section:

This article was submitted to
Exercise Physiology,
a section of the journal
Frontiers in Physiology

Received: 27 June 2018

Accepted: 29 October 2018

Published: 28 November 2018

Citation:

Ehrstrom S, Gruet M,
Giandolini M, Chapuis S, Morin J-B
and Vercauysen F (2018) Acute
and Delayed Neuromuscular
Alterations Induced by Downhill
Running in Trained Trail Runners:
Beneficial Effects of High-Pressure
Compression Garments.
Front. Physiol. 9:1627.
doi: 10.3389/fphys.2018.01627

¹ Université Côte d'Azur, LAMHESS, Nice, France, ² Université de Toulon, LAMHESS, Toulon, France, ³ Amer Sports Footwear Innovation and Sport Sciences Lab, Salomon SAS, Annecy, France, ⁴ Amer Sports Gear and Apparel Innovation and Sport Sciences Lab, Salomon SAS, Annecy, France

Introduction: The aim of this study was to examine, from a crossover experimental design, whether wearing high-pressure compression garments (CGs) during downhill treadmill running affects soft-tissue vibrations, acute and delayed responses in running economy (RE), neuromuscular function, countermovement jump, and perceived muscle soreness.

Methods: Thirteen male trail runners habituated to regular eccentric training performed two separate 40-min downhill running (DHR, -8.5°) sessions while wearing either CGs (15–20 mmHg for quadriceps and calves) or control garments (CON) at a velocity associated with $\sim 55\%$ of VO_{2max} , with a set of measurements before (Pre-), after (Post-DHR), and 1 day after (Post-1D). No CGs was used within the recovery phase. Perceived muscle soreness, countermovement jump, and neuromuscular function (central and peripheral components) of knee extensors (KE) and plantar flexors (PF) were assessed. Cardiorespiratory responses (e.g., heart rate, ventilation) and RE, as well as soft-tissue vibrations (root mean square of the resultant acceleration, $RMS A_r$) for *vastus lateralis* and *gastrocnemius medialis* were evaluated during DHR and in Post-1D.

Results: During DHR, mean values in $RMS A_r$ significantly increased over time for the *vastus lateralis* only for the CON condition (+11.6%). RE and cardiorespiratory responses significantly increased (i.e., alteration) over time in both conditions. Post-DHR small to very large central and peripheral alterations were found for KE and PF in both conditions. However, the deficit in voluntary activation (VA) was significantly lower for KE following CGs (-2.4%), compared to CON (-7.9%) conditions. No significant differences in perceived muscle soreness and countermovement jump were observed between conditions whatever the time period. Additionally, in Post-1D, the CGs condition showed reductions in neuromuscular peripheral alterations only for KE (from -4.4 to -7.7%) and perceived muscle soreness scores (-8.3%). No significant differences in

cardiorespiratory and RE responses as well as countermovement jump were identified between conditions in Post-1D.

Discussion: Wearing high-pressure CGs (notably on KE) during DHR was associated with beneficial effects on soft-tissue vibrations, acute and delayed neuromuscular function, and perceived muscle soreness. The use of CGs during DHR might contribute to the enhanced muscle recovery by exerting an exercise-induced “mechanical protective effect.”

Keywords: compression garments, soft-tissue vibrations, muscle fatigue, running economy, muscle damage, downhill running

INTRODUCTION

Trail running is characterized by the succession of long uphill and downhill sections in a natural environment (*for review*, see Giandolini et al., 2016b). In trail running races where the distance may vary from short (<42 km) to ultra-long (≥ 100 km), severe alterations in neuromuscular function were reported with substantial failures in both central and peripheral neuromuscular mechanisms for knee extensors (KE) and plantar flexors (PF) (Millet et al., 2003, 2011b; Easthope et al., 2010; Saugy et al., 2013). In these studies, peripheral muscle fatigue may be greatly associated with exercise-induced muscle damage (EIMD) over repeated and prolonged eccentric muscle actions through downhill sections. Intense and/or prolonged downhill running (DHR) is well known to induce a substantial peripheral fatigue and/or low-frequency fatigue in lower limb muscles, assessed from reduced M-waves amplitudes and a decrease in the ratio between force evoked by low-frequency stimulation (e.g., 10–20 Hz) and force evoked by high-frequency stimulation (50–100 Hz) (Martin et al., 2004; Giandolini et al., 2016a). Cellular mechanisms underpinning peripheral fatigue may be attributed to longer muscle lengths (i.e., overstretched sarcomeres) during eccentric muscle actions over braking phases, leading to myofibrillar damage such as disrupted weaker sarcomeres and/or excitation–contraction coupling failure (Proske and Morgan, 2001; Douglas et al., 2017). Although the contribution of central component to neuromuscular fatigue is less important during DHR, central fatigue assessed by a decline in maximal voluntary activation (VA) (2.5–8.0%) was found for KE and PF following a 30-min treadmill DHR (–20%) and a 6.5 km downhill trail run ($\sim -16\%$) (Giandolini et al., 2016a; Martin et al., 2004). This central fatigue could originate from supra-spinal level or from inhibitory reflexes mediated by free endings of group III and IV afferents, stimulated by metabolites and damage to muscle spindles (Martin et al., 2005).

From a biomechanical perspective, foot-ground impacts cause sudden decelerations of soft-tissue packages inducing muscle oscillations. According to the “muscle tuning” paradigm, muscle activity is tuned in response to impact forces to dampen soft-tissue vibrations (Wakeling et al., 2001). During DHR, substantial increases in vertical impact force peaks (>50%) and horizontal braking force peaks (>70%) at steep slopes (i.e., -9°) were observed, compared to level running (Gottschall and Kram, 2005). Regarding the knee and ankle joints, which are considered

as net absorbers and generators of force during DHR, the negative work period as a percentage of total stance time is significantly greater for these two joints during DHR than level running sessions (Eston et al., 1995). This longer negative work period combined with a reduced upward displacement of the center of mass causes a gradual disappearance of the bouncing mechanism during DHR as speed and slope become greater (Dewolf et al., 2016). Consequently, the negative work done by both KE and PF muscles is about twofold greater during DHR with a -8.3% slope than during level running as the same speed ($4.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) (Buczek and Cavanagh, 1990). Therefore, KE or PF fatigue is greater after DHR than level running as a consequence of important absorption function and increased electromyographic activities (Giandolini et al., 2016a, 2017; Mao et al., 2017). As a matter of fact, the increase in vertical downward velocity associated with higher ground reaction forces experienced during DHR might accentuate soft-tissue vibrations (Dewolf et al., 2016) and in turn, muscle activity. For instance, *triceps surae* soft tissue vibrations increased during prolonged and intense running sessions (Friesenbichler et al., 2011; Khassestarash et al., 2015). Since these findings were obtained during level treadmill running (~ 40 min) at a relatively low velocity (from 3 to $4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$), one could assume that prolonged exposures of KE and PF to higher loading rate induced by a strenuous DHR may cause greater soft-tissue vibrations and in turn, increased electromyographic activity, which might contribute to greater EIMD and muscle fatigue.

On the physiological side, muscle fatigue may be associated with acute and delayed alterations in running economy (RE), i.e., oxygen demand for a given running speed, following trail running events (Vernillo et al., 2017) or laboratory-based DHR sessions (Chen et al., 2007). In a recent review, Vernillo et al. (2017) have suggested that muscle fatigue needs to be compensated by a greater neural input to the active muscles to produce the same amount of force, particularly during the push-off phase of the running step, leading to an altered RE (Vernillo et al., 2017). Interestingly, following a 65-km mountain ultramarathon, RE was significantly altered during downhill treadmill running whereas no significant changes in either level or uphill RE were observed. These results suggest that different contraction regimens specifically affect RE during exercise (Vernillo et al., 2015). It was also described that repeated and prolonged muscle eccentric actions induced by a 30-min treadmill DHR durably affect level RE at high metabolic

intensities ($>70\%VO_{2max}$) in the recovery phase (up to 5 days after DHR) in untrained and moderately trained subjects (Chen et al., 2007, 2009).

Several strategies including DHR training sessions and the use of lower limb compression garments (CGs) have been tested in an attempt to reduce RE alterations and detrimental effects of muscle damage and/or muscle fatigue induced by trail running or DHR events (Bieuzen et al., 2014; Hill et al., 2014; Peake et al., 2017; Toyomura et al., 2017; Vercruyssen et al., 2017). Although recent reviews and meta-analyses indicated that wearing CGs during recovery may be effective in the attenuation of EIMD (Beliard et al., 2014; Hill et al., 2014; Brown et al., 2017), the beneficial effects of CGs on acute physiological responses during running are still debated.

In this regard, MacRae et al. (2011) reported that discrepancies in the findings might be population- and exercise-dependent (e.g., training status, treadmill slopes) or related to CGs features (e.g., intensity of compression). Using magnetic resonance imaging, Miyamoto and Kawakami (2014) found that wearing short tights with a high-pressure intensity of 15–20 mmHg reduced muscle fatigue during treadmill running. Additionally, a reduction in KE force decline was identified following a 15.6 km short trail running only for subjects wearing high-pressure compression stockings (>15 mmHg) during exercise (Bieuzen et al., 2014). The use of high-pressure CGs (>15 mmHg) might thus induce a beneficial effect on muscle damage during exercise and potentially, on RE. Investigations with participants not accustomed to DHR showed that the use of CGs may be an effective method to reduce muscle damage induced by DHR (Valle et al., 2013), by attenuating soft-tissue vibrations during exercise (Bieuzen et al., 2014). However, this mechanistic hypothesis has never been validated during eccentric endurance exercises either in recreational subjects or trained runners. The interest of wearing CGs in trail runners habituated to DHR, and for whom adaptations due to the repeated bout effects have already been induced by eccentric training (Hylldahl et al., 2017), remains to be elucidated. Therefore, it seems important to assess the effectiveness of wearing high-pressure CGs during DHR within a homogeneous group of well-trained trail runners habituated to eccentric contractions, through several outcome measurements including soft-tissue vibrations, RE, neuromuscular function, countermovement jump performance, and perceived muscle soreness.

Accordingly, the objective of the current work was to examine the effects of wearing high-pressure CGs (>15 mmHg) during a 40-min treadmill DHR on acute and delayed neuromuscular responses and RE in well-trained trail runners accustomed to eccentric work. We hypothesized that wearing CGs during exercise would reduce soft-tissue vibrations and thus, acute and delayed central and peripheral fatigue and improve RE.

MATERIALS AND METHODS

Subjects

Thirteen well-trained male trail runners [(mean \pm SD) age: 38.6 ± 5.7 years; height: 175.8 ± 5.1 cm; body mass:

72.1 ± 4.7 kg] participated to this study. Participants had a mean of 8.8 ± 3.4 years of trail running practice and were regularly involved in short-distance races (20–45 km). The average weekly training mileage during the two weeks before the first laboratory visit was 51.0 ± 20.6 km including 1913 ± 1181 m of positive/negative elevation. The sample size was calculated according to a previous study by Bieuzen et al. (2014) investigating the effect of a short trail running exercise [model inducing similar decrements in maximal voluntary contractions (MVC) than DHR] with the use of different running apparels on acute and delayed muscle fatigue (i.e., decline in MVC over time considered as the primary outcome), with a statistical power of 80% and a significance at $P \leq 0.05$. Their mean VO_{2max} and maximal heart rate (HR_{max}) were 64.6 ± 5.0 ml.kg⁻¹.min⁻¹ and 183.1 ± 8.1 beats.min⁻¹, respectively. All subjects had previous experience with CGs for at least 2 years but none of them wore CGs on a regular basis during racing. This study was carried out in accordance with the recommendations of local institutional review committee (University of Toulon) with written informed consent from all subjects. All subjects gave written informed consent in accordance with the Declaration of Helsinki. The protocol was approved by the local institutional review committee (University of Toulon).

Experimental Design

Participants visited the laboratory on five different occasions. During the first visit, subjects performed a maximal test on a motorized treadmill (Venus® 200/100r, HP cosmos®, Germany) with a 10% slope that aimed at determining VO_{2max} and HR_{max} . During this test, HR and breath-by-breath VO_2 values were averaged every 10 s by the Oxycon Alpha metabolic measurement cart (Jaeger®, Germany). VO_{2max} was determined from the three highest consecutive values (i.e., over a 30-s interval) reached during the last stage of the protocol. Following a 30-min recovery period which enabled to return to baseline VO_2 and HR values (i.e., before the VO_{2max} protocol), subjects were instructed to run on the treadmill for the determination of velocity associated with 55% VO_{2max} of DHR (i.e., V_{DHR} , -8.5°). In this session, subjects were familiarized with all experimental procedures. During the second and the fourth visits (separated by one week), athletes performed one 40-min treadmill DHR while wearing different running garments, with a set of measurements immediately before (Pre-) and after (Post-DHR). Each DHR session was followed by a similar set of measurements 1 day after (Post-1D, i.e., third and fifth visits) to evaluate the delayed effects of DHR (Figure 1). These blocks of 2 days (i.e., DHR + Post-1D) were performed in a counterbalanced and randomized order¹.

Before starting DHR or Post-1D, subjects first carried out a warm-up which consisted of 7 min of level running (3.05 m.s⁻¹) and 3 min of DHR (3.33 m.s⁻¹; -10% slope). Then, perceived muscle soreness, countermovement jump, and neuromuscular function were evaluated in this order. During this set of measurements, subjects were asked to wear control garments (CON condition, loose-fitting conventional running garments, compression intensity <5 mmHg), whatever the running apparel

¹www.randomizer.org

assigned to DHR. After the neuromuscular protocol, subjects kept CON garments or wore lower limb CGs (CGs condition, SALOMON® S/LAB EXO garments, stocking with 20–25 mmHg at the middle of calf and 18–20 mmHg at the upper site of calf, short-thigh with 16–18 mmHg at the middle of thigh, and 18–20 mmHg at the lower site of thigh) to begin DHR sessions. No “*in vivo*” CGs measurements (i.e., using a pressure sensor) were performed in our subjects during the DHR sessions. Prior to laboratory running sessions, CGs were re-fitted to obtain the required range of compression level according to manufacturer’s guidelines and based on subject’s circumference (i.e., upper, middle, and lower sites of thigh; middle and upper sites of calf) and limb lengths (Vercruyssen et al., 2017).

Running economy, HR, ventilation (V_E), respiratory exchange ratio (RER), and step frequency (f) were determined at different time periods of DHR conditions but also, at V_{DHR} (-8.5°) during the Post-1D run bouts. Accelerations of soft-tissue packages were exclusively measured during DHR conditions, allowing to assess soft-tissue vibrations at different time periods. At the end of each DHR, subjects were asked to report perceived muscle soreness scores and took off their CGs (for subjects wearing them during DHR) to complete a pair of countermovement jumps. No CGs were used during the set of measurements after DHR and within the recovery phase. The order of measurements in Post-1D was standardized as follows: perceived muscle soreness, countermovement jumps, neuromuscular function, and RE during the 5-min running bout at V_{DHR} (Figure 1). Between the end of each DHR and the beginning of Post-1D testing bouts, participants were instructed not to perform any interventions including massage, icing and nutritional strategies (e.g., protein intake) possibly affecting the recovery process. Each subject received an isotonic carbohydrate (CHO)-sports drink (600 ml) after DHR and the quantity of CHO feedings was standardized (i.e., 8–10 g CHO per kg body mass) during the recovery phase. The training program was also standardized during the 7-day washout period separating the two exercise blocks (i.e., a 1-day passive rest between the end of DHR and Post-1D sessions for a given block but also, before the second DHR block, with intermediate sessions of 60-min swimming and 40-min low-intensity flat running at a mean HR $<75\%$ HR_{max}). All experimental sessions were performed at the same time of day for a given subject and conducted between 10:00 and 16:00 hours under similar laboratory conditions (18–20°C, 35–40% relative humidity).

Downhill Running

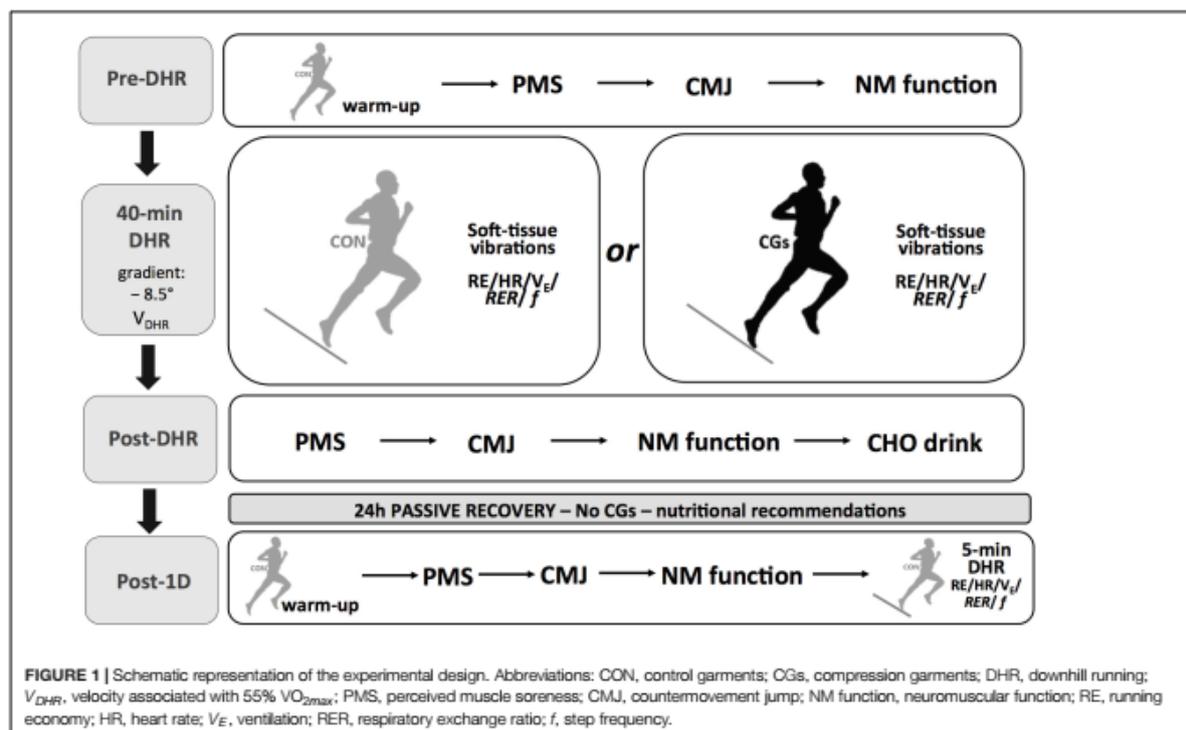
Following 3 min of high-intensity level running (i.e., corresponding to $3.88 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$), the treadmill slope was immediately set to a -8.5° and V_{DHR} was also set to induce the equivalent of a metabolic intensity of $55\% \text{ VO}_{2\text{max}}$. Then, the treadmill velocity was not changed within and between DHR exercises. Based on various pilot testing, V_{DHR} was considered as a severe intensity which could be mechanically tolerated (in terms of repeated braking forces) by subjects during a 40-min period. According to Chen et al. (2009) and the reality of trail running, the gradient was set at -8.5° to induce substantial mechanical impairments. Mean V_{DHR} represented $4.20 \pm 0.23 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ during the DHR

conditions and the Post-1D run bouts (-8.5°). During the DHR conditions, mean VO_2 were $35.7 \pm 3.5 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$ for CON (i.e., $54.3 \pm 4.6\% \text{ VO}_{2\text{max}}$) and $36.4 \pm 2.0 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$ for CGs (i.e., $55.5 \pm 2.9\% \text{ VO}_{2\text{max}}$).

Neuromuscular Function

The neuromuscular function was tested using the method of electrical stimulation as recommended by Millet et al. (2011a) similarly on the right KE and PF muscles in Pre, Post-DHR (7 min and 10-min after exercise termination for KF and/or PF), and Post-1D (same order of measurements than in Post for KF and PF). The evaluation of neuromuscular function was randomized for KE and PF in Post-DHR for a given condition. Before each test, the optimal stimulation intensity was identified by delivering successive single electrical stimuli at increasing intensities on relaxed muscles on the femoral (for KE) and tibial (for PF) nerves. The stimulation intensity used during all tests was 130% of optimal intensity to ascertain full spatial recruitment. The optimal stimulation intensities ranged from 110 to 160 mA for KE and from 110 to 130 mA for PF through the Pre-, Post-DHR, and Post-1D sessions. For the KE testing, subjects seated upright in a custom-built chair with hips at 100° of flexion and knees at 90° . The subjects’ ankle was strapped by non-compliant straps to the calibrated force transducer (F 501 TC 200 daN, TME 78 Orgeval, France) located slightly above the malleoli. The subjects were firmly attached to the ergometer with a rally car harness to avoid lateral and frontal displacements and were instructed to grip the harness during the test to standardize arm placement. For PF testing, subjects seated in the same custom-built chair and placed their foot, in a 0° dorsiflexion position, on a customized ergometer equipped with an instrumented pedal (SMTR 500 Nm, Sensel Measurement, Vincennes, France) located in the chair alignment. The forefoot was strapped to the pedal to limit heel lift and subjects were asked to perform a plantar flexion while keeping arms on their chest. The strain gauge and the pedal force were used to record the mechanical responses during MVC and electrically evoked contractions.

During the neuromuscular tests, transcutaneous electrical stimulations were applied to the femoral and posterior tibial nerves *via* a self-adhesive electrode cathode (10 mm in diameter) pressed manually by a researcher into either the femoral triangle (for KE) or the popliteal fossa (for PF) (Jubeau et al., 2017). The self-adhesive rectangular anode (50 mm \times 90 mm, Dura-Stick Premium, Compex) was located either in the gluteal fold (for KE), or on the patella (for PF). A constant current stimulator (model DS7A, Digitimer, Hertfordshire, United Kingdom) delivered a square wave stimulus of 1 ms duration and 400 V maximal voltage and the interval of stimuli in the doublet were 100 and 10 ms for doublets at 10 Hz (Db₁₀) and 100 Hz (Db₁₀₀), respectively. Surface EMG signals were continuously recorded from the *vastus lateralis* and the *gastrocnemius medialis* muscles with a pair of self-adhesive surface (10 mm diameter) electrodes (Controle Graphique Medical, Brie-Comte-Robert, France) in bipolar configuration with a 20-mm interelectrode distance. The reference electrode was attached on the patella. Signals were amplified with a bandwidth frequency ranging from 1 Hz to 5 kHz (common mode rejection ratio = 110 dB, impedance



input = 1000 M Ω , gain = 1000), digitized online at a sampling rate of 2000 Hz and stored for analysis with commercially available software (Acqknowledge 4.1, Biopac Systems Inc.).

For each condition, neuromuscular evaluation was conducted twice in Pre-, Post-DHR, and Post-1D. After a specific KE or PF isometric warm-up in both Pre- and Post-1D (i.e., 3-min submaximal contractions performed at increasing force levels), participants performed a similar neuromuscular evaluation for KE and PF which first consisted of a 4-s MVC followed by two single potentiated twitches separated by 2 s on the relaxed muscles. This procedure was repeated a second time after 15 s of rest. Following a resting period of 30 s, the subjects performed a third 4-s MVC superimposed with Db100 and followed after 2 s by two potentiated doublets in the relaxed muscle, i.e., Db100 and Db10, delivered 2 s apart. After 15 s of rest, this procedure was repeated a second time. The amplitude of the potentiated Db10, Db100, and the amplitude of the potentiated twitch peak torque (T_w) that followed the two doublets as well as the ratio of paired stimulation peak forces at 10 Hz over 100 Hz (Db10:100) were analyzed for both KE and PF. Throughout the testing sessions, subjects were strongly encouraged during their MVC. On the contrary, they were asked to be as relaxed as possible during the peripheral fatigue measurements. For each variable, values were then averaged from the two series in Pre-, Post-DHR, and Post-1D.

The variability in VA was determined to assess central fatigue for KE and PF using a high-frequency doublet (100 Hz) superimposed on MVC. VA was calculated from the maximal

force (F_{max}) attained during the MVC, the force just before the superimposed doublet (F_{before}), the peak force following the superimposed doublet (Db100_{sup}), and control Db100 on relaxed muscle (Giandolini et al., 2016a) as follows:

$$VA = \left[1 - \frac{(Db100_{sup} - F_{before}) \times \frac{F_{before}}{F_{max}}}{control\ Db100} \right] \times 100. \quad (1)$$

Running Economy and Cardiorespiratory Parameters

Breath-by-breath VO_2 values, V_E , and RER were averaged every 10 s by the metabolic cart during overall DHR and Post-1D run sessions. For analysis, RE (expressed as VO_2 for a given running velocity, in $mlO_2 \cdot min^{-1} \cdot kg^{-1}$), V_E , and RER were averaged values from two time periods at the beginning (3–5 and 8–10 min) and the end of DHR (33–35 and 38–40 min) but also, during the 5-min running bout at V_{DHR} (3–5 min) in Post-1D. Using the HR sensor of the metabolic cart, HR values were also determined during the same time periods.

Running Mechanics

Stride frequency was determined during the same time periods than for the RE measurements during DHR and in Post-1D (see above) using the app *Runmatic* recently validated (Balsalobre-Fernández et al., 2016) and installed on an iPhone 6 running iOS 11.0.3 (240 Hz high-speed camera, Apple Inc., Cupertino, CA, United States). To record the step periods, one operator

lay prone on the ground, 30 cm from the back of the treadmill (e.g., to analyze the back of the subjects' feet), and held the iPhone in a vertical position at the same level as the floor of the treadmill. Then, contact time (t_c) was calculated as the time between the first frame in which the foot contacts the treadmill and the first frame in which the foot takes off. Aerial time (t_a) was calculated as the time between the first frame in which the foot takes off from treadmill and the first frame in which the other foot makes contact with the treadmill. Finally, t_c and t_a (in s) were averaged throughout eight consecutive steps (i.e., four stride cycles) and used to calculate step frequency (f , in Hz). The standard errors of estimate of the app *Runmatic*, compared to an opto-electronic device (*Optojump Next*) were 0.0056 s for contact time and 0.0048 s for aerial time.

Soft-Tissue Vibrations

The current accelerometry method for quantifying soft-tissue vibrations has been previously validated in the context of running (Coza et al., 2010). Two lightweight tri-axial accelerometers (range = ± 200 g, mass = ± 5 g, TSD109, Biopac Systems, Inc., Goleta, CA, United States) were placed on the skin under the CON garments and CGs at the muscle belly of the *vastus lateralis* and *gastrocnemius medialis* of the right leg to quantify soft-tissue vibrations. Accelerometers were placed under CGs to maintain the permanent contact between the sites of skin and accelerometers. Accelerometers were attached using a double-sided adhesive and slightly plated with an adhesive tape to improve congruence with soft tissues without altering their motion. Their location was marked with indelible ink on the skin to enable reproducible accelerometer placement within and between conditions. Acceleration signals were sampled at 1000 Hz, recorded for a 30-s interval at different time intervals of DHR and subsequently analyzed in Scilab 5.5.2 software (Scilab Enterprises, Orsay, France). To quantify the amount of soft-tissue vibrations, a time domain analysis was performed over the overall signals including both the stance and flight phases. The resultant acceleration (A_r) was calculated from the three acceleration components for each muscle. The root mean square of the A_r values (i.e., RMS A_r) was then calculated and averaged using a 10-ms time window. For analysis, RMS A_r for each muscle was finally averaged from two time periods at the beginning (4–5 and 9–10 min) and the end of DHR (34–35 and 39–40 min) to characterize the time effect on RMS A_r within-and-between DHR sessions.

Perceived Muscle Soreness

According to previous studies (Chen et al., 2009), perceived muscle soreness scores were assessed in Pre, Post-DHR, and Post-1D sessions, using a visual analogue scale consisting of a 100-mm continuous line anchored by “no pain” (0 mm) and “very, very painful” (100 mm). Subjects were asked to report the severity of global muscle soreness concerning the quadriceps and calves immediately after performing a five repetition sit-stand motion on each occasion.

Countermovement Jump Performance

All participants were familiarized with countermovement jump testing during the first visit and completed countermovement jumps with hands on their hips, starting from a static position. Then, subjects performed a countermovement downward immediately followed by a complete extension of the lower limbs. During the flight phase of the jump, participants were instructed to jump as high as possible, and take-off and land with the feet simultaneously contacting the ground with the ankle in full dorsiflexion. The countermovement jump height was calculated using the app *My Jump* recently developed and validated by (Balsalobre-fernández et al., 2015). This app was installed on the same iPhone 6 used for the running mechanics recordings. To monitor the countermovement jump with *My Jump*, the device was installed onto the ground facing the subject's feet (at ~ 1.5 m). Take-off and landing frames of the video were used by the app for the calculation of the flight time and in turn countermovement jump height. Each athlete performed two countermovement jumps, separated by a 1-min passive rest period, in Pre (after a 10-min run warm-up), Post-DHR, and Post-1D sessions. The two countermovement jumps values were averaged for further statistical analysis. When compared to a force platform, Balsalobre-fernández et al. (2015) showed that a good reliability of the app for jump heights performed by different subjects (observer 1: $\alpha = 0.997$, CV = 3.4%; observer 2: $\alpha = 0.988$, CV = 3.6%). Furthermore, the Pearson product moment correlation coefficient showed almost perfect correlation between the app and the force platform measurements for jump height ($r = 0.995$, $P < 0.001$).

Statistical Analysis

All dependent variables among CON and CGs exercises over the DHR/Post-1D blocks were initially tested for the normality of distribution and the homogeneity of variances using Shapiro-Wilk and Levene tests. Separate two-way ANOVAs (condition [CON, CGs] \times time [Pre, Post, or Post-1D] and time periods over DHR) with repeated measures were applied to all dependent variables. This allowed quantification of the acute (Pre-Post) and delayed (Pre-Post 1-D) fatigue induced by DHR on dependent variables. When significant main effects were observed, Bonferroni's test was used for *post-hoc* analysis. Within and between exercise differences were also standardized from the use of Cohen's effect sizes (ES) and thresholds [>0.2 (*small*), >0.6 (*moderate*), >1.2 (*large*), and >2.0 (*very large*)] associated with 90% confidence limits (CL) to compare the magnitude of the difference of the change between pre- and post-DHR (immediate and post-1D) (Hopkins et al., 2009; Bieuzen et al., 2014). Probabilities that differences were higher, lower or similar to the smallest worthwhile difference (ES of 0.20) were evaluated qualitatively as follows: *possibly*, 25–74.9%; *likely*, 75–94.9%; *very likely*, 95–99.5%; *most (extremely) likely*, $>99.5\%$. The true difference was assessed as *unclear* if the chance of both higher and lower values was $>5\%$ (Hopkins et al., 2009; Buchheit, 2016). The null hypothesis significance testing (NHST) was the primary method to discuss the current results and the qualitative approach (e.g., Cohen's ES and smallest worthwhile changes) was

used to further illustrate the differences between CON and CGs conditions, particularly when one clothing modality induced a significant effect over time. For all tests, an alpha of $P < 0.05$ was considered statistically significant. All qualitative analyses were conducted using modified statistical Excel spreadsheets.²

RESULTS

All participants successfully completed the two blocks of DHR-Post-1D sessions, excepted for one subject where PF MVC values could not be analyzed for technical reasons. All standardized effects are presented as $ES \pm 90\%$ CL. In order to ensure the CGs or CON conditions were performed in a comparable physical state, MVC for KE and PF but also, body mass were selected as standardization variables across exercises (in Pre-DHR). No significant differences were observed between conditions for the MVC responses for KE ($P = 0.08$) and PF ($P = 1.00$) or body mass ($P = 1.00$).

Neuromuscular Function

The changes in neuromuscular responses within-and-between exercise blocks are presented in **Table 1** (i.e., Pre/Post-DHR) and **Table 2** (i.e., Pre-DHR/Post-1D). Small to very large alterations (i.e., significant decreases) in acute neuromuscular responses, excepted for VL and GAST M-waves but also, for PF Db10:100, were found for both CON and CGs conditions, whatever the studied muscle (**Table 1**). A significant time \times condition interaction was identified immediately after DHR for the KE VA deficit ($P = 0.022$). The KE VA deficit was significantly higher after CON than CGs, with a “moderate” standardized difference ($ES = 0.83 \pm 0.76$, **Table 1**). The PF VA deficit significantly increased in the CON condition ($P = 0.022$), whereas no significant change in this variable was observed in the CGs condition ($P = 0.398$). Substantial delayed effects were also identified on neuromuscular responses for KE after CON condition while minor delayed effects were reported following CGs condition (**Table 2**). A significant time \times condition interaction was found for decrements in KE MVC ($P = 0.033$), KE Db10 ($P = 0.035$), and KE Db10:100 ($P = 0.042$) which were significantly lower at 24-h after CGs condition, compared to CON condition. These differences in delayed neuromuscular responses were not reported for PF, excepted for T_w values that were significantly lower following CON condition ($P = 0.036$). Given that the most beneficial effects of CGs were observed in Post-1D, the magnitude of Pre-DHR/Post-1D changes for all neuromuscular variables is presented in **Figure 2**. In addition, individual MVC responses for KE and PF across the two exercise blocks are displayed in **Figure 3**.

Soft-Tissue Vibrations

Figure 4A shows changes in RMS A_r over time for *vastus lateralis* and *gastrocnemius medialis* within CON and CGs conditions. A significant increase in RMS A_r was observed over time for the *vastus lateralis* in the CON condition

($+11.6 \pm 5.9\%$; $ES = 0.69 \pm 0.24$; $P = 0.003$), while no significant difference in this variable was observed over time in the CGs condition ($+6.6 \pm 5.2\%$; $ES = 0.33 \pm 0.16$, $P = 0.121$). The increase in RMS A_r was likely higher after CON than CGs conditions, with a “moderate” standardized difference between conditions ($ES = -0.86 \pm 0.71$). No significant differences in RMS A_r were found for the *gastrocnemius medialis* within-and-between exercises ($P = 0.246$).

Running Economy, Cardiorespiratory Parameters, and Stride Frequency

The most significant changes in VO_2 , V_E , HR, RER, and f were observed at the end of DHR in both CON and CGs conditions (**Figure 4**) while no significant differences in these variables were found in Post-1D, as compared to the beginning of each DHR (**Table 3**). At the end of DHR, a significant increase was observed in both conditions (i.e., time effect) for VO_2 (CON: $+5.3 \pm 6.0\%$; $ES = 0.51 \pm 0.31$, $P = 0.049$ and CGs: $+6.8 \pm 5.6\%$; $ES = 0.91 \pm 0.41$; $P = 0.012$), V_E (CON: $+11.0 \pm 11.3\%$; $ES = 0.53 \pm 0.27$, $P = 0.013$ and CGs: $+10.3 \pm 9.6\%$; $ES = 0.71 \pm 0.36$; $P = 0.013$), and HR (CON: $+9.3 \pm 5.5\%$; $ES = 1.04 \pm 0.35$; $P = 0.002$ and CGs: $+12.6 \pm 7.4\%$; $ES = 1.26 \pm 0.39$; $P < 0.001$). In addition, RER values were significantly lower over time only for CGs ($-4.9 \pm 4.4\%$; $ES = -0.63 \pm 0.31$; $P = 0.004$), whereas no significant change in this variable was observed for CON ($-3.1 \pm 2.2\%$; $ES = -0.40 \pm 0.15$; $P = 0.066$). Similarly, f values were significantly lower over time only for CGs ($-2.2 \pm 2.1\%$; $ES = -0.69 \pm 0.32$; $P = 0.003$), whereas no significant change in this variable was observed for CON ($-1.3 \pm 2.7\%$; $ES = -0.37 \pm 0.39$; $P = 0.119$).

Perceived Muscle Soreness and Jump Performance

The magnitude of changes in perceived muscle soreness reported after CON and CGs conditions and in Post-1D is presented in **Figure 5**. A significant time \times condition interaction was identified for scores in perceived muscle soreness only at quadriceps level ($P = 0.026$) which were significantly lower in Post-1D following CGs compared to CON, whereas no significant time ($P = 0.069$) or time \times condition interaction effects ($P = 0.117$) were found at calves level. In addition, a significant decrease in countermovement jump was observed for CON ($-6.7 \pm 7.1\%$; $ES = -0.57 \pm 0.32$; $P = 0.003$) and a strong trend for a decrease was identified for CGs ($-4.2 \pm 8.4\%$; $ES = -0.31 \pm 0.26$; $P = 0.073$) following DHR. The significant alterations in jump performance were also identified in Post-1D for CON ($-7.7 \pm 5.8\%$; $ES = -0.68 \pm 0.26$; $P = 0.003$) and CGs ($-5.1 \pm 7.5\%$; $ES = -0.39 \pm 0.24$; $P = 0.039$) conditions. The mean values in countermovement jump were 36.2 ± 4.0 and 35.2 ± 4.9 cm in Pre-DHR, 33.2 ± 3.4 and 33.6 ± 4.3 cm in Post-DHR, 33.3 ± 3.0 and 33.2 ± 3.3 cm in Post-1D for CON and CGs conditions, respectively.

²www.sportssci.org

TABLE 1 | Magnitude of Post-Pre downhill running (DHR) changes in neuromuscular variables for knee extensors and plantar flexors within- and between control garments (CON) and compression garments (CGs) conditions.

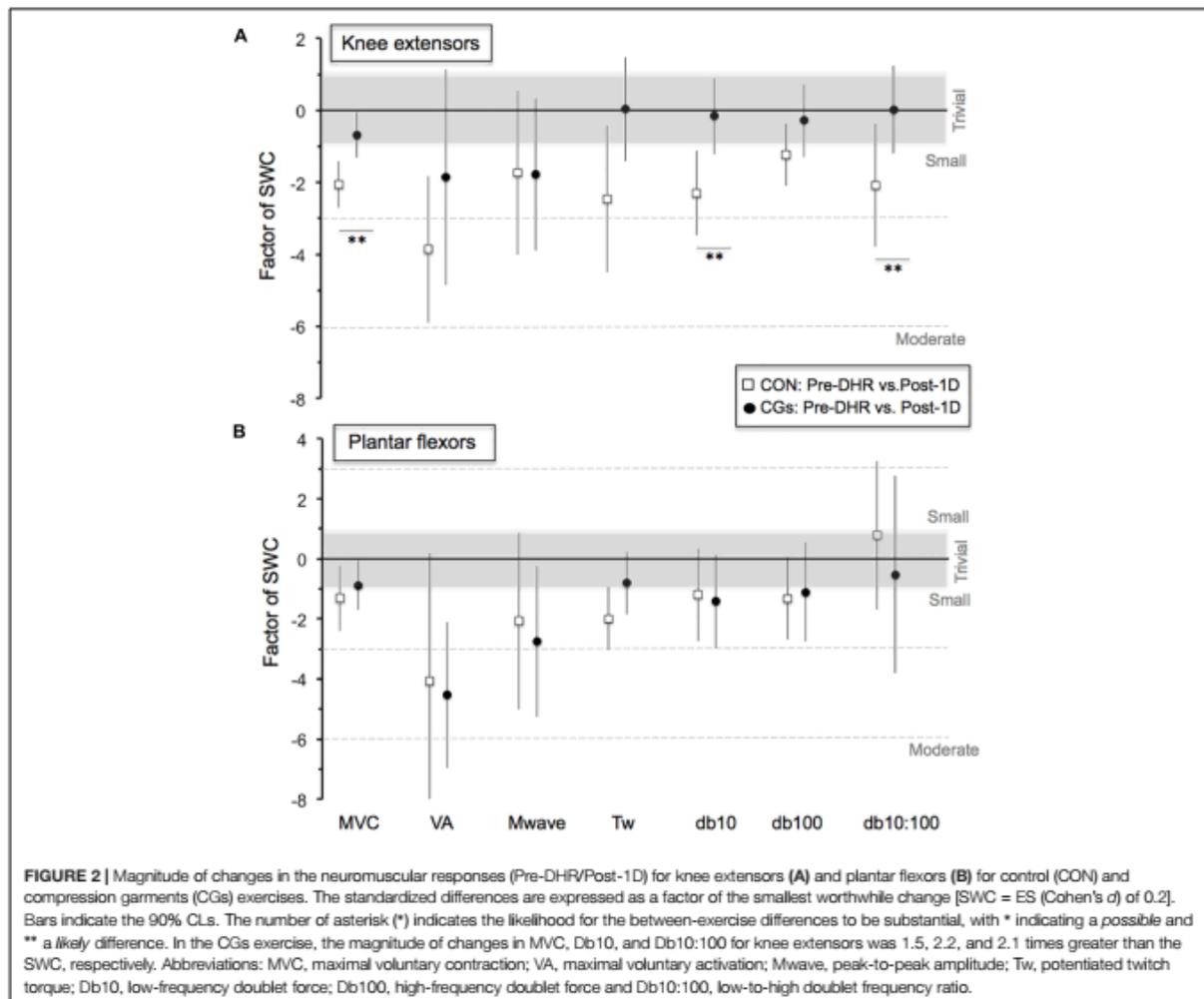
Downhill running (Δ Post-Pre)	CON condition						CGs condition						Post-Pre condition change			
	Pre-DHR			Post-DHR			Pre-DHR			Post-DHR			CGs-CON conditions			
	Mean \pm SD	% Δ \pm SD	ES \pm 90% CL	Mean \pm SD	% Δ \pm SD	ES \pm 90% CL	Mean \pm SD	% Δ \pm SD	ES \pm 90% CL	Mean \pm SD	% Δ \pm SD	ES \pm 90% CL	NHST	MBI	NHST (time \times condition)	
Knee extensors																
MVC (Nm)	222.9	-18.2	-0.76	183.6	-18.2	-0.76	213.7	184.9	-13.9	-0.55	Small***	184.9	-13.9	-0.55	Small*	P = 0.163
	± 48.5	± 8.1	± 0.16	± 48.3	± 8.1	± 0.16	± 48.7	± 49.3	± 9.3	± 0.19		± 48.7	± 49.3	± 0.19		± 0.25
VA (%)	93.8	-7.9	-1.37	86.5	-7.9	-1.37	92.4	90.0	-2.4	-0.34	Unclear	90.0	-2.4	-0.34	Moderate**	P = 0.022
	± 4.9	± 5.1	± 0.49	± 4.9	± 5.1	± 0.49	± 6.5	± 8.2	± 8.4	± 0.55		± 6.5	± 8.2	± 0.55		± 0.76
VL M-wave (mV)	8.2	-9.4	-0.67	6.9	-9.4	-0.67	7.9	7.2	-6.6	-0.37	Small**	7.2	-6.6	-0.37	Unclear	P = 0.692
	± 1.3	± 18.9	± 0.73	± 1.8	± 18.9	± 0.73	± 1.6	± 1.4	± 14.7	± 0.43		± 1.4	± 14.7	± 0.43		± 0.82
Tw (Nm)	48.9	-36.3	-3.20	31.2	-36.3	-3.20	46.6	28.8	-38.0	-2.77	Very large***	28.8	-38.0	-2.77	Unclear	P = 0.996
	± 5.2	± 5.4	± 0.44	± 5.4	± 9.0	± 0.44	± 6.0	± 4.4	± 6.9	± 0.32		± 6.0	± 4.4	± 0.32		± 0.53
Db10 (Nm)	73.6	-43.7	-2.57	41.3	-43.7	-2.57	70.2	38.3	-45.1	-2.47	Very large***	38.3	-45.1	-2.47	Unclear	P = 0.843
	± 11.8	± 9.2	± 1.12	± 11.2	± 11.2	± 0.40	± 12.1	± 7.4	± 7.8	± 0.34		± 12.1	± 7.4	± 0.34		± 0.53
Db100 (Nm)	75.6	-17.3	-1.10	62.3	-17.3	-1.10	72.7	60.2	-16.9	-0.97	Large***	60.2	-16.9	-0.97	Unclear	P = 0.723
	± 11.3	± 9.4	± 0.29	± 11.3	± 9.4	± 0.29	± 12.0	± 10.2	± 7.3	± 0.23		± 12.0	± 10.2	± 0.23		± 0.37
Db10:100 (%)	97.8	-32.0	-2.83	65.9	-32.0	-2.83	97.1	63.7	-33.7	-2.83	Very large***	63.7	-33.7	-2.83	Unclear	P = 0.673
	± 10.5	± 8.8	± 1.13	± 8.8	± 11.3	± 0.57	± 11.9	± 6.7	± 9.1	± 0.47		± 11.9	± 6.7	± 0.47		± 0.37
Plantar flexors																
MVC (Nm)	132.1	-15.5	-0.63	111.5	-15.5	-0.63	137.0	121.6	-10.6	-0.41	Small**	121.6	-10.6	-0.41	Trivial*	P = 0.225
	± 30.5	± 9.2	± 0.21	± 29.0	± 9.2	± 0.21	± 34.8	± 31.2	± 10.8	± 0.22		± 34.8	± 31.2	± 0.22		± 0.31
VA (%)	97.4	-7.0	-1.87	90.5	-7.0	-1.87	98.3	94.5	-3.9	-0.84	Large***	94.5	-3.9	-0.84	Unclear	P = 0.274
	± 3.4	± 8.2	± 1.16	± 8.5	± 8.2	± 1.16	± 4.2	± 5.5	± 3.7	± 0.42		± 4.2	± 5.5	± 0.42		± 1.16
GAST M-wave (mV)	10.4	-9.2	-0.53	9.5	-9.2	-0.53	10.6	9.5	-9.2	-0.54	Moderate**	9.5	-9.2	-0.54	Unclear	P = 0.791
	± 1.6	± 2.7	± 0.64	± 1.6	± 2.7	± 0.64	± 1.9	± 1.7	± 15.7	± 0.37		± 1.7	± 15.7	± 0.37		± 0.72
Tw (Nm)	18.8	-15.6	-0.62	15.7	-15.6	-0.62	17.0	14.9	-10.7	-0.38	Small**	14.9	-10.7	-0.38	Small*	P = 0.152
	± 4.5	± 10.6	± 0.24	± 3.8	± 10.6	± 0.24	± 4.5	± 4.1	± 14.2	± 0.34		± 4.5	± 4.1	± 0.34		± 0.34
Db10 (Nm)	33.9	-16.3	-0.47	27.7	-16.3	-0.47	32.5	25.0	-18.8	-0.52	Small**	25.0	-18.8	-0.52	Unclear	P = 0.513
	± 12.3	± 14.8	± 0.23	± 10.0	± 14.8	± 0.23	± 13.5	± 10.4	± 24.3	± 0.34		± 13.5	± 10.4	± 0.34		± 0.72
Db100 (Nm)	36.8	-7.6	-0.26	33.0	-7.6	-0.26	35.3	29.8	-11.9	-0.35	Small*	29.8	-11.9	-0.35	Unclear	P = 0.348
	± 13.6	± 11.1	± 0.26	± 13.6	± 11.1	± 0.26	± 14.6	± 12.0	± 23.9	± 0.30		± 14.6	± 12.0	± 0.30		± 0.41
Db10:100 (%)	92.3	-8.0	-0.89	84.0	-8.0	-0.89	92.9	83.9	-8.3	-0.62	Moderate**	83.9	-8.3	-0.62	Unclear	P = 0.892
	± 8.6	± 10.7	± 0.83	± 10.7	± 15.8	± 0.83	± 13.4	± 7.0	± 12.7	± 0.40		± 13.4	± 7.0	± 0.40		± 0.81

Values are expressed in percent change (% Δ) \pm standard deviation (SD) and standardized effect size (ES) \pm 90% confidence limits (CL). NHST, method of null-hypothesis significance testing (P < 0.05); MBI, method of magnitude based inferences; qualitative inferences are trivial (<0.20), small (0.20 to <0.60), moderate (0.60 to <2.00), large (>2.00) and very large (>2.00); possibly, 25 to <75%; **likely, 75 to <95%; ***very likely, 95 to <99.5%; ****almost certain, >99.5%. MVC, maximal voluntary contraction; VA, maximal voluntary activation; M-wave, peak-to-peak amplitude; Tw, potentiated twitch torque; Db10, low-frequency doublet force; Db100, high-frequency doublet force and Db10:100, low-to-high doublet frequency ratio. Values are in bold when NHST (time \times condition) is statistically significant (P < 0.05).

TABLE 2 | Magnitude of Post-1D-Pre downhill running (DHR) changes in neuromuscular variables for knee extensors and plantar flexors within- and between control garments (CON) and compression garments (CGs) conditions.

Recovery phase (Δ) Post-1D-Pre	CON condition						CGs condition						Post-Pre condition change													
	Pre-DHR			Post-DHR			Pre-DHR			Post-DHR			Pre-DHR			Post-DHR			CGs-CON conditions							
	Mean \pm SD	ES \pm 90% CL	% Δ \pm SD	Mean \pm SD	ES \pm 90% CL	% Δ \pm SD	Mean \pm SD	ES \pm 90% CL	% Δ \pm SD	Mean \pm SD	ES \pm 90% CL	% Δ \pm SD	Mean \pm SD	ES \pm 90% CL	% Δ \pm SD	Mean \pm SD	ES \pm 90% CL	% Δ \pm SD	NHST	MBI	ES \pm 90% CL	NHST	MBI	NHST (time \times condition)		
Knee extensors																										
MVC (Nm)	22.9	± 1.3	-10.4	201.5	± 1.8	-0.41	213.7	± 1.6	208.6	± 1.2	-2.6	208.6	± 1.2	-0.14	208.6	± 1.2	-0.14	208.6	± 1.2	0.29	Small**	0.29	0.707	0.29	Small**	P = 0.033
	± 48.5	± 7.9	± 0.13	± 54.5	± 7.9	± 0.13	± 48.7	± 7.22	± 43.3	± 7.22	± 0.13	± 43.3	± 7.22	± 0.13	± 43.3	± 7.22	± 0.13	± 43.3	± 7.22	± 0.18		± 0.18				
VA (%)	93.8	± 4.9	-4.4	89.7	± 6.1	-0.77	92.4	± 8.8	89.8	± 7.5	-2.6	89.8	± 7.5	-0.37	89.8	± 7.5	-0.37	89.8	± 7.5	0.29	Unclear	0.29	1.000	0.29	Unclear	P = 0.822
	± 4.9	± 4.2	± 0.41	± 6.1	± 4.2	± 0.41	± 6.5	± 8.8	± 7.5	± 8.8	± 0.60	± 7.5	± 8.8	± 0.60	± 7.5	± 8.8	± 0.60	± 7.5	± 8.8	± 0.73		± 0.73				
VL M-wave (mV)	8.2	± 1.3	-6.2	7.7	± 1.8	-0.35	7.9	± 1.6	7.3	± 1.2	-5.8	7.3	± 1.2	-0.36	7.3	± 1.2	-0.36	7.3	± 1.2	0.07	Unclear	0.07	1.000	0.07	Unclear	P = 0.836
	± 1.3	± 1.4	± 0.46	± 1.8	± 1.4	± 0.46	± 1.6	± 1.4	± 1.2	± 1.6	± 0.42	± 1.2	± 1.6	± 0.42	± 1.2	± 1.6	± 0.42	± 1.2	± 1.6	± 0.63		± 0.63				
Tw (Nm)	48.9	± 5.2	-5.7	46.2	± 7.2	-0.49	46.8	± 6.0	46.8	± 6.7	0.2	46.8	± 6.7	0.01	46.8	± 6.7	0.01	46.8	± 6.7	0.48	Small**	0.48	0.703	0.48	Small**	P = 0.123
	± 5.2	± 9.6	± 0.41	± 7.2	± 9.6	± 0.41	± 6.0	± 8.3	± 6.7	± 8.3	± 0.29	± 6.7	± 8.3	± 0.29	± 6.7	± 8.3	± 0.29	± 6.7	± 8.3	± 0.48		± 0.48				
Db10 (Nm)	73.6	± 11.8	-8.5	67.8	± 15.0	-0.46	70.2	± 12.1	69.7	± 13.2	-0.8	69.7	± 13.2	-0.03	69.7	± 13.2	-0.03	69.7	± 13.2	0.44	Small**	0.44	1.000	0.44	Small**	P = 0.035
	± 11.8	± 15.0	± 0.23	± 15.0	± 9.0	± 0.23	± 12.1	± 8.1	± 13.2	± 8.1	± 0.21	± 13.2	± 8.1	± 0.21	± 13.2	± 8.1	± 0.21	± 13.2	± 8.1	± 0.32		± 0.32				
Db100 (Nm)	75.6	± 11.3	-4.1	72.6	± 12.5	-0.25	72.7	± 12.0	72.0	± 12.1	-0.9	72.0	± 12.1	-0.06	72.0	± 12.1	-0.06	72.0	± 12.1	0.19	Trivial*	0.19	1.000	0.19	Trivial*	P = 0.208
	± 11.3	± 12.5	± 0.17	± 12.5	± 5.9	± 0.17	± 12.0	± 7.3	± 12.1	± 7.3	± 0.20	± 12.1	± 7.3	± 0.20	± 12.1	± 7.3	± 0.20	± 12.1	± 7.3	± 0.27		± 0.27				
Db10:100 (%)	97.8	± 10.5	-4.6	93.1	± 11.0	-0.42	97.1	± 11.9	97.2	± 11.8	0.2	97.2	± 11.8	0.00	97.2	± 11.8	0.00	97.2	± 11.8	0.42	Small**	0.42	1.000	0.42	Small**	P = 0.042
	± 10.5	± 11.0	± 0.34	± 11.0	± 8.1	± 0.34	± 11.9	± 6.4	± 11.8	± 6.4	± 0.24	± 11.8	± 6.4	± 0.24	± 11.8	± 6.4	± 0.24	± 11.8	± 6.4	± 0.42		± 0.42				
PLANTAR FLEXORS																										
MVC (Nm)	132.1	± 30.5	-7.0	123.5	± 35.0	-0.26	137.0	± 34.8	130.3	± 29.3	-4.1	130.3	± 29.3	-0.18	130.3	± 29.3	-0.18	130.3	± 29.3	0.06	Unclear	0.06	0.247	0.06	Unclear	P = 0.639
	± 30.5	± 11.2	± 0.22	± 35.0	± 11.2	± 0.22	± 34.8	± 7.9	± 29.3	± 7.9	± 0.16	± 29.3	± 7.9	± 0.16	± 29.3	± 7.9	± 0.16	± 29.3	± 0.27		± 0.27					
VA (%)	97.4	± 3.4	-3.0	94.4	± 5.7	-0.81	98.3	± 4.2	94.3	± 4.2	-4.3	94.3	± 4.2	-0.91	94.3	± 4.2	-0.91	94.3	± 4.2	0.28	Moderate***	0.28	0.076	0.28	Unclear	P = 0.580
	± 3.4	± 6.2	± 0.86	± 5.7	± 6.2	± 0.86	± 4.2	± 5.0	± 4.2	± 5.0	± 0.49	± 4.2	± 5.0	± 0.49	± 4.2	± 5.0	± 0.49	± 4.2	± 0.94		± 0.94					
GAST M-wave (mV)	10.4	± 1.6	-7.4	9.7	± 2.7	-0.42	10.6	± 1.9	9.5	± 2.3	-9.6	9.5	± 2.3	-0.55	9.5	± 2.3	-0.55	9.5	± 2.3	0.22	Unclear	0.22	0.449	0.22	Unclear	P = 0.630
	± 1.6	± 19.2	± 0.59	± 2.7	± 19.2	± 0.59	± 1.9	± 2.3	± 2.3	± 19.6	± 0.50	± 2.3	± 19.6	± 0.50	± 2.3	± 19.6	± 0.50	± 2.3	± 0.77		± 0.77					
Tw (Nm)	18.8	± 4.5	-11.3	16.8	± 5.3	-0.40	17.0	± 4.5	16.1	± 4.3	-3.5	16.1	± 4.3	-0.16	16.1	± 4.3	-0.16	16.1	± 4.3	0.21	Small*	0.21	0.917	0.21	Small*	P = 0.217
	± 4.5	± 10.5	± 0.21	± 5.3	± 10.5	± 0.21	± 4.5	± 14.7	± 4.3	± 14.7	± 0.21	± 4.3	± 14.7	± 0.21	± 4.3	± 14.7	± 0.21	± 4.3	± 0.30		± 0.30					
Db10 (Nm)	33.9	± 12.3	-9.9	30.7	± 15.3	-0.24	32.5	± 13.5	28.4	± 10.1	-7.0	28.4	± 10.1	-0.28	28.4	± 10.1	-0.28	28.4	± 10.1	0.03	Unclear	0.03	0.414	0.03	Unclear	P = 0.747
	± 12.3	± 21.5	± 0.31	± 15.3	± 21.5	± 0.31	± 13.5	± 23.8	± 10.1	± 23.8	± 0.31	± 10.1	± 23.8	± 0.31	± 10.1	± 23.8	± 0.31	± 10.1	± 0.45		± 0.45					
Db100 (Nm)	36.8	± 13.6	-11.8	33	± 16.6	-0.26	35.3	± 14.6	31.8	± 12.7	-5.0	31.8	± 12.7	-0.22	31.8	± 12.7	-0.22	31.8	± 12.7	0.03	Unclear	0.03	0.737	0.03	Unclear	P = 0.896
	± 13.6	± 18.9	± 0.27	± 16.6	± 18.9	± 0.27	± 14.6	± 25.5	± 12.7	± 25.5	± 0.33	± 12.7	± 25.5	± 0.33	± 12.7	± 25.5	± 0.33	± 12.7	± 0.44		± 0.44					
Db10:100 (%)	92.3	± 8.6	2.0	93.7	± 9.0	0.16	92.9	± 13.4	91.4	± 12.4	0.5	91.4	± 12.4	-0.10	91.4	± 12.4	-0.10	91.4	± 12.4	0.26	Unclear	0.26	1.000	0.26	Unclear	P = 0.509
	± 8.6	± 9.9	± 0.50	± 9.0	± 9.9	± 0.50	± 13.4	± 22.0	± 12.4	± 22.0	± 0.66	± 12.4	± 22.0	± 0.66	± 12.4	± 22.0	± 0.66	± 12.4	± 0.90		± 0.90					

Values are expressed in percent change (%), \pm standard deviation (SD) and standardized effect size (ES) \pm 90% confidence limits (CL). NHST, method of null-hypothesis significance testing ($P < 0.05$); MBI = method of magnitude based inferences; qualitative inferences are trivial (< 0.20), small (0.20 to < 0.60), moderate (0.60 to < 1.20), large (1.20 to < 2.00), and very large (> 2.00); possibly, 25 to $< 75\%$; *likely, 75 to $< 95\%$; **very likely, 95 to $< 99.5\%$; ***almost certain, $> 99.5\%$. Abbreviations: MVC, maximal voluntary contraction; VA, maximal voluntary activation; M-wave, peak-to-peak amplitude; Tw, potentiated twitch torque; Db10, low-frequency doublet force; Db100, high-frequency doublet force; Db10:100, low-to-high doublet frequency ratio. Values are in bold when NHST (time \times condition) is statistically significant ($P < 0.05$).



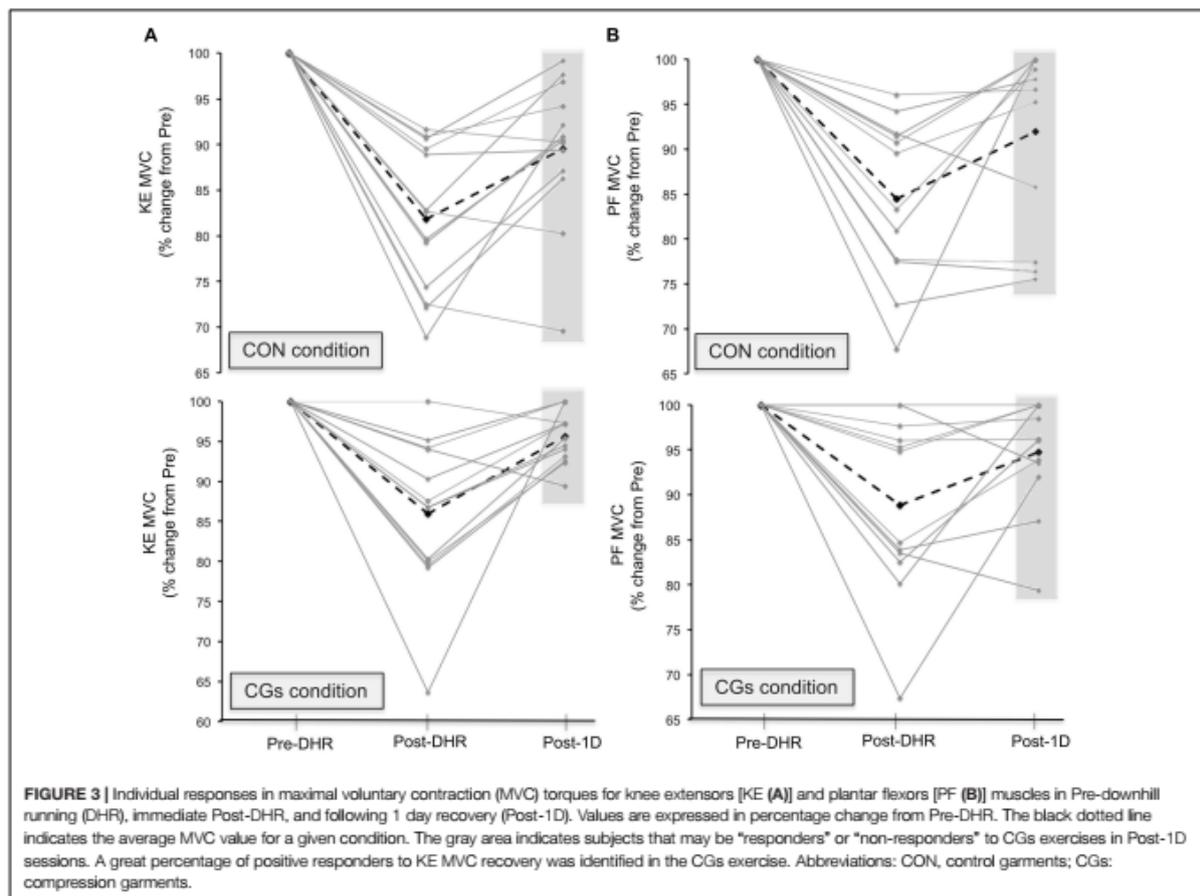
DISCUSSION

We hypothesized that wearing high-pressure CGs during an intense downhill run would attenuate soft-tissue vibrations, acute and delayed alterations in muscle function and improve RE. Our hypotheses have been partially confirmed, as the most important findings of this study are (i) an attenuation of soft-tissue vibrations during DHR (only for the *vastus lateralis*) and a reduced VA deficit (only for KE) in the CGs condition, (ii) a deterioration in RE for both CGs and CON conditions, and (iii) a faster recovery of MVC and peripheral parameters at 24 h post-CGs with lesser muscle soreness (only for KE).

Acute Effects of Wearing Compression Garments

A reduction in MVC is a well-acknowledged and reliable index for assessing muscle damage within a whole muscle group (Damas, 2016). The magnitude of MVC decline appears

to be directly related to the number of muscle fibers with myofibrillar disruption and/or excitation-contraction coupling failure (Raastad et al., 2010; Peake et al., 2017). *Small to moderate* decreases in MVC were observed immediately after DHR either in CGs or CON condition for KE (-13.9 ± 9.8 and $-18.2 \pm 8.1\%$, respectively) and PF muscles (-10.6 ± 10.8 and $-15.5 \pm 9.2\%$, respectively, **Table 1**). The significant decrements in MVC, whatever the condition, were lower than those measured in previous downhill studies using a 30-min treadmill exercise ($\sim 20\%$ for KE) (Chen et al., 2007) or a 6.5 km downhill trail run (-18.6% for KE and -25.4% for PF) (Giandolini et al., 2016a). The observed discrepancies between studies are likely due to the differences in DHR training status of the subjects. Indeed, the subjects recruited in the present study had a high trail running background and/or practice and hence, all were highly accustomed to DHR before the starting of laboratory sessions. Overall, the acute MVC responses to the high DHR intensity ($\sim 4.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) might be specific to the training status of our

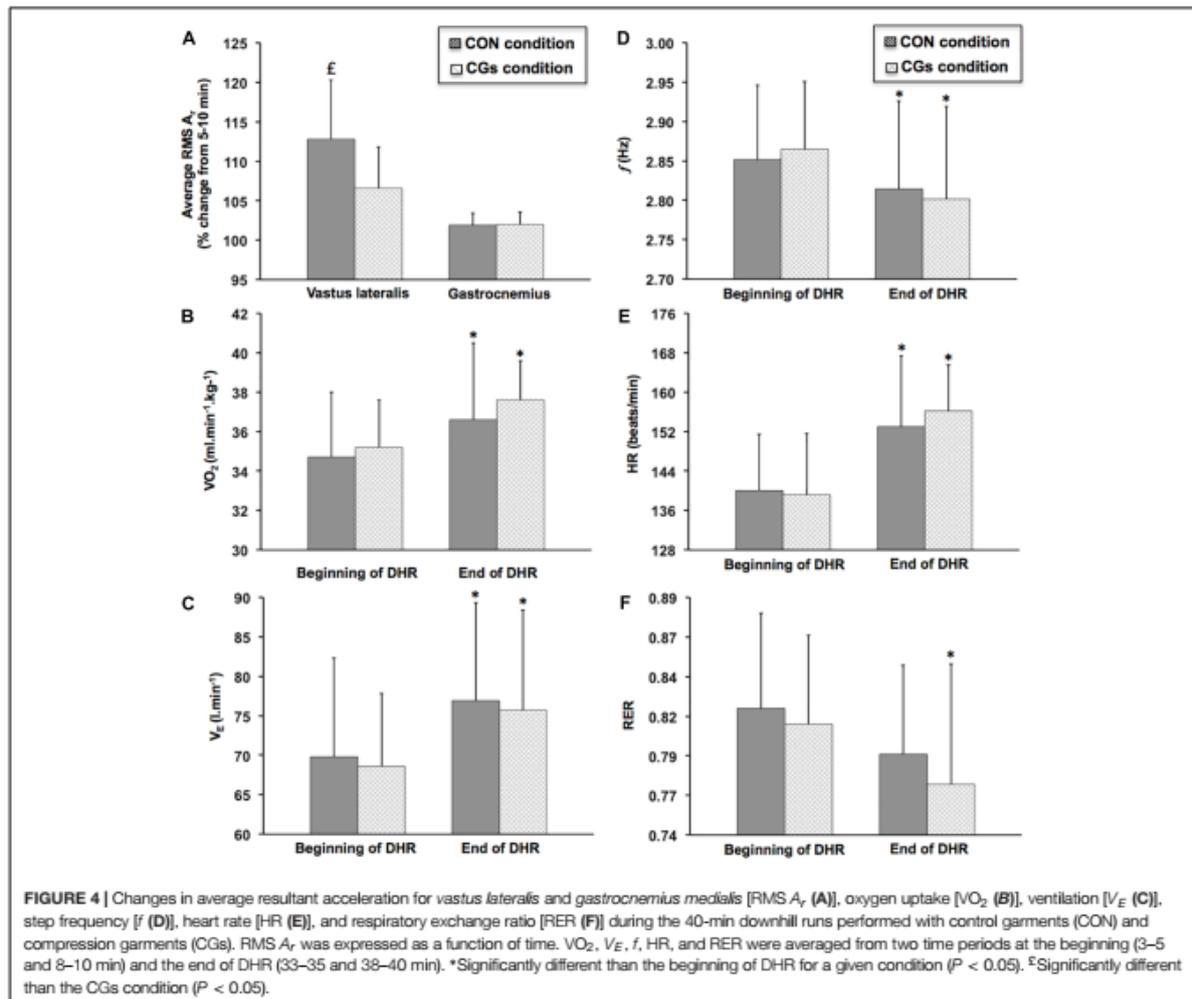


population and thus provide valuable insights on the evaluation of muscle function following DHR in trained subjects.

Maximal voluntary contractions loss for KE and PF following DHR is usually related to alterations in both central and peripheral factors (Giandolini et al., 2016b). The current findings indicate small to large alterations in VA and peripheral variables (M-wave or Db10:100) for KE and PF, independently of the experimental condition, with greater changes in the peripheral components (Table 1). These data are consistent with those reported in previous laboratory and ecological downhill studies (Martin et al., 2004; Giandolini et al., 2016a). Thus, eccentric exercise such as DHR is known to induce severe lower limb tissue damage and low-frequency fatigue (i.e., decreased Db10:100), particularly for KE. Larger decreases in Db10:100 for KE (from -32.0 to -33.7%) compared to PF (from -8.0 to -8.3%) were observed in the present study, which are in line with those recently observed following a 6.5-km downhill trail run (Giandolini et al., 2016a). Several mechanisms are proposed to characterize peripheral fatigue, including impairments in sarcolemmal action potential conduction and excitability (Piitulainen et al., 2008, 2010), depressed Ca^{2+} release from the sarcoplasmic reticulum (Hill et al., 2001; Martin

et al., 2005) but also decreased in Ca^{2+} sensitivity and/or force produced by active cross-bridges (Place et al., 2010). Although using CGs has been shown to reduce muscle activation during prolonged level running, which might improve muscle function (Hsu et al., 2017), results of the present work do not support a beneficial effect of CGs on peripheral fatigue for KE and PF. The delay time for measuring muscle function (7–10 min after exercise termination) constitutes a methodological limitation, which may have counteracted the potential benefits of CGs on the extent of peripheral fatigue. In this regard, Froyd et al. (2013) demonstrated a rapid recovery of peripheral variables within the first 8 min of the recovery period, thus underestimating not only the extent of peripheral fatigue in our study (and previous reports) but also the potential beneficial effect of CGs.

Surprisingly, the most noticeable acute effect of wearing CGs was observed on the VA deficit. Indeed, the KE VA deficit was significantly lower following the CGs condition, compared to the CON condition (-2.4 vs. -7.9% , respectively, Table 1). It is well documented that central drive is controlled by a combination of factors including excitatory and inhibitory reflex inputs from muscles, joints, tendons, and cutaneous afferents (Millet et al., 2012; Amann et al., 2015). Hence, an attenuated VA deficit,



as reported following the CGs condition, could be attributed to a higher output from the motoneuron pool resulting not only from decreased inhibitory actions (group III/IV muscle afferents) but also through facilitation of Ia afferents inputs onto alpha motoneurons (Souron et al., 2017). In a recent literature review, Souron et al. (2017) reported that Ia afferents, which innervate muscle spindles, are the most responsive receptors to local vibratory stimuli, especially when muscles are stretched (as during DHR). Interestingly, a significant time effect on RMS A_r values was identified, indicating an increase in RMS A_r and thereby, soft-tissue vibrations over time for the *vastus lateralis* only in the CON condition (Figure 4A). Although no significant interaction effect was observed, the change in RMS A_r was likely higher after CON than CGs conditions with a “moderate” standardized difference between conditions ($ES = -0.86 \pm 0.71$). Wearing CGs at the quadriceps level may have exerted dynamic immobilization reducing muscle oscillation and improving joint

stability, and in turn, enhancing neural input (Kraemer et al., 2001; Doan et al., 2003). Although the analysis was limited to the *vastus lateralis*, the decrease in soft-tissue vibrations only in the CGs condition, that reflects an attenuation of impact forces (Friesenbichler et al., 2011), might contribute to the reduced VA deficit in the CGs condition. While vibrations were not local but naturally extended to overall quadriceps during DHR, we suggest that the decrease in soft-tissue vibrations for the *vastus lateralis* only in the CGs condition influences the feedback from muscle spindle afferents and reduces central drive alteration. Future mechanistic approach is necessary to better understand the mechanisms underlying the relationship between soft-tissue vibrations, muscle fatigue and CGs.

To date, laboratory studies quantifying soft-tissue vibrations were limited to level treadmill running during which no evaluation of muscle fatigue was carried out (Friesenbichler et al., 2011; Khassetarash et al., 2015). During level running,

TABLE 3 | Changes in oxygen uptake ($\dot{V}O_2$), ventilation (\dot{V}_E), heart rate (HR), respiratory exchange ratio (RER), and step frequency (f) between the 3–5 min interval of downhill running (DHR) in the control garments (CON) or compression garments (CGs) conditions and the 3–5 min interval of the running bout in Post-1D following CON and CGs.

Recovery phase A Post-1D-DHR (3–5 min)	CON condition						CGs condition					
	DHR		Post-1D		Post-1D-DHR		DHR		Post-1D		Post-1D-DHR	
	Mean ± SD	%Δ ± SD	Mean ± SD	%Δ ± SD	ES ± 90% CL	MBI	NHST	Mean ± SD	%Δ ± SD	ES ± 90% CL	MBI	NHST
$\dot{V}O_2$ ($l \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$)	34.5 ± 3.5	2.8 ± 4.4	35.4 ± 3.1	2.8 ± 4.4	0.23 ± 0.22	Small†	P = 1.000	35.3 ± 2.4	2.3 ± 9.0	0.27 ± 0.63	Undeal	P = 1.000
\dot{V}_E ($l \cdot \text{min}^{-1}$)	69.8 ± 12.5	-1.3 ± 11.3	67.9 ± 7.9	-1.3 ± 11.3	-0.14 ± 0.35	Undeal	P = 1.000	68.6 ± 9.2	-0.7 ± 11.9	0.02 ± 0.39	Undeal	P = 1.000
HR (beats $\cdot \text{min}^{-1}$)	140.1 ± 11.5	-3.2 ± 4.5	135.6 ± 13.1	-3.2 ± 4.5	-0.36 ± 0.28	Small**	P = 0.713	138.2 ± 12.3	-1.2 ± 6.4	-0.14 ± 0.39	Undeal	P = 1.000
RER	0.82 ± 0.06	-4.0 ± 8.6	0.78 ± 0.03	-4.0 ± 8.6	-0.60 ± 0.63	Moderate**	P = 0.454	0.81 ± 0.06	-0.9 ± 0.03	-0.16 ± 0.45	Undeal	P = 1.000
f (Hz)	2.86 ± 0.10	1.9 ± 3.5	2.91 ± 0.13	1.9 ± 3.5	0.52 ± 0.49	Small**	P = 0.120	2.86 ± 0.09	0.7 ± 1.6	0.22 ± 0.25	Small†	P = 1.000

Values are expressed in percent change (%?) ± standard deviation (SD) and standardized effect size (ES) ± 90% confidence limits (CL). NHST, method of null-hypothesis significance testing ($P < 0.05$); MBI, method of magnitude based inferences; qualitative inferences are trivial (<0.20), small (0.20 to <0.60), moderate (0.60 to <1.20), large (1.20 to <2.00), and very large (>2.00); †, possibly; ‡, 25 to <75%; **, likely; ‡, 75 to <95%; ***, very likely; 95 to <99.5%; ****, almost certain; >99.5%.

it has been suggested that muscles actively participate to the shock and vibration attenuation, according to the paradigm of “muscle tuning” proposed by (Nigg and Wakeling, 2001). In this paradigm, pre-activation and muscle activation intensities are adapted in accordance with the impact magnitude at ground contact in order to control soft-tissue vibrations (Wakeling et al., 2001; Boyer and Nigg, 2004). However, higher values in peak vertical impact and loading rate were observed during DHR exercises compared to uphill or level running exercises (Mizrahi et al., 2000; Gottschall and Kram, 2005), with an accentuated involvement of “muscle tuning” in such conditions. In the current study, we suggest that the protective mechanism of “muscle tuning” is accentuated in the CGs condition, especially on muscle mass substantially involved in shocks absorption (e.g., KE muscles). Indeed, a significant variation in soft-tissue vibrations (e.g., RMS A_r) was observed over time for the *vastus lateralis* only in the CON condition whereas no significant difference in RMS A_r was found for the *gastrocnemius medialis* within-and-between exercises (Figure 4A). It has been previously reported a greater eccentric work (in relation with higher volume and/or mass) for KE compared to PF muscles during DHR (Buczek and Cavanagh, 1990), which might be associated with higher shock absorption, thus locally affecting the magnitude of soft-tissue vibrations. Interestingly, when focused on the *vastus lateralis*, the difference between DHR conditions was likely beneficial in favor of CGs, as shown by the lower increase in RMS A_r over time (-5%) and the large ES (-0.86 ± 0.71) for this condition. Considering these results, wearing CGs during DHR might constitute a mechanical strategy to accentuate the muscle damping of soft-tissue vibrations especially for KE.

However, the beneficial effects of CGs on soft-tissue vibrations or VA were not associated with improved perceived muscle soreness scores and countermovement jump responses following DHR. Muscular power and strength as well as muscle soreness are the most common markers used to assess EIMD following eccentric exercises (Hill et al., 2014). It has been demonstrated that muscle soreness, reflecting connective tissue damage and inflammation in the extracellular matrix (Peake et al., 2017), appears to be independent of other markers such as MVC (Nosaka et al., 2002). In the present study, the lack of differences in perceived muscle soreness scores between sessions immediately after DHR might be explained by the high DHR intensity sustained for both conditions (thus affecting immediately perceived muscle soreness responses) and/or the short delay for measuring perceived muscle soreness after DHR (~2 min). Indeed, perceived muscle soreness are known to increase in the hours following eccentric exercises and peak after 1–3 days (Cheung et al., 2003). Otherwise, although significant decreased (or strong tendency) countermovement jump height were found after DHR, no difference in jump performance was identified between sessions, confirming previous results obtained after simulated trail running races (Vercruyssen et al., 2014; Kerhervé et al., 2017). Considering these elements, MVC appears to be the most sensitive marker to assess acute effects of DHR on muscle damage (Damas, 2016).

Finally, altered RE, \dot{V}_E , RER, and HR responses were observed over time and regardless of conditions (Figure 4), suggesting

a relationship between these cardiorespiratory parameters. As previously reported by Chen et al. (2007), it is likely that the changes in HR, V_E , and RER are indicative of an altered RE (i.e., significant increase in the VO_2 response) among DHR sessions. For instance, HR values were significantly higher over time (from +9.3 to +12.6%, **Figure 4E**) that might be related to the VO_2 drift but also, to the potential increase of core body temperature experienced during DHR (Westerlind et al., 1992). Time course of RE responses during DHR are relatively scarce in literature (Dick and Cavanagh, 1987; Westerlind et al., 1992; Gavin et al., 2015), with no reports in trained runners accustomed to eccentric work. In the current investigation, we reported a 5.3–6.8% increase in RE (**Figure 4B**) at the end of DHR for both conditions. These RE alterations are lower than those reported in previous studies (Dick and Cavanagh, 1987; Westerlind et al., 1992) indicating substantial increases in RE (expressed as VO_2) over time (>+10%), probably due to the low training status of the subjects. Moreover, stride pattern can affect RE during fatiguing and non-fatiguing running (Moore, 2016). For instance, we reported a significant decrease in f (**Figure 4D**) in the CGs condition that might be related to the significant increase in RE in this condition. These findings are in agreement with previous work showing a similar RE-stride pattern relationship in trained subjects running for 1 h at the fastest possible speed (Hunter and Smith, 2007). This suggests that subjects of the present work modify their RE responses while adjusting an optimal stride pattern with fatigue. In addition, several hypotheses may be proposed to explain the altered RE over time for both DHR exercises, including an increased motor unit recruitment to maintain prolonged DHR exercises and/or preferential type II fiber recruitment (Dick and Cavanagh, 1987; Douglas et al., 2017) but also, substantial normal impact force and parallel braking force peaks (Gottschall and Kram, 2005). Therefore, RE responses in the present study are consistent with recent investigations reporting changes in RE responses independently of wearing CGs either during level running of short duration or prolonged trail running in well-trained populations (Stickford et al., 2015; Vercruyssen et al., 2017). Based on a recent study focusing on the relationship between downhill training and chronic RE responses (Shaw et al., 2018), RE does not appear to be the most sensitive index to evaluate the efficacy of an intervention in already well-trained subjects.

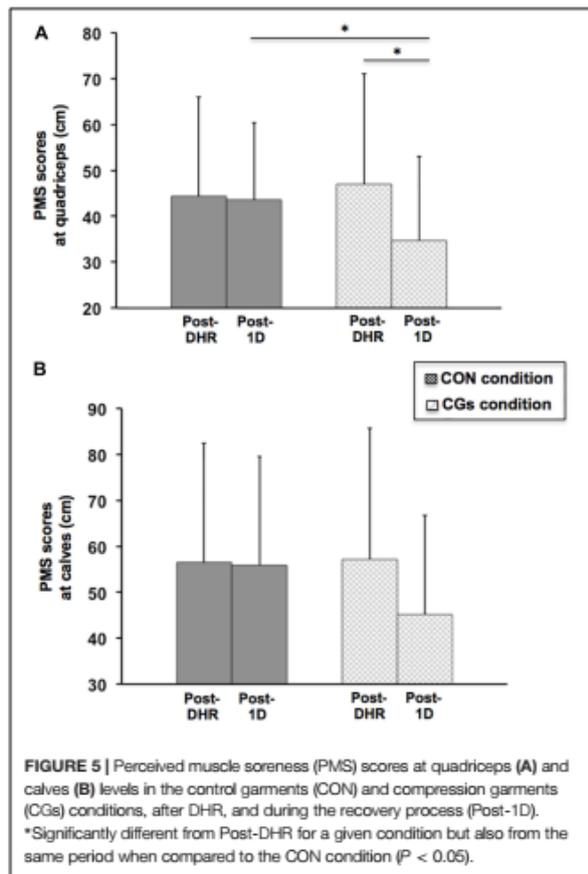
Delayed Effects of Wearing Compression Garments

This study is the first to demonstrate that the completion of a DHR exercise while wearing CGs may exert meaningful differences between acute and delayed neuromuscular responses. In contrast with acute effects of CGs described above, peripheral alterations were strongly reduced for KE compared to PF muscles at 24 h post-CGs (**Table 2**), suggesting that the use of CGs during strenuous DHR may constitute a strategy for runners to enhance subsequent recovery of KE muscles. All subjects wore CGs only during DHR, thus excluding the potential recovering effect of wearing CGs in the hours following eccentric exercises (Hill et al., 2014). Reductions in KE MVC were –2.6% at 24 h

post-CGs (vs. –10.4% at 24 h post-CON), and were substantially lower than those reported at 24-h following 30–45 min DHR exercises (–17.0%) in physically active subjects (Malm et al., 2004; Maeo et al., 2017) or after a 6.5 km downhill trail run session (–8.5% at post-48 h) in trained runners (Giandolini et al., 2016a). These discrepancies in MVC responses between studies at 24 h post-DHR may be mainly explained by differences in training status. All participants in the present work had a high DHR training status and thus, a better recovery capacity for this exercise modality (Douglas et al., 2017; Hyldahl et al., 2017). For instance, the percentage of positive responders to MVC recovery was particularly elevated for KE (**Figure 3**) and might represent a specificity of our population.

This delayed effect of CGs on the reduction in MVC loss is consistent with those previously reported (Bieuzen et al., 2014), indicating *likely* and *possibly* beneficial effects of CGs on MVC losses at 1 and 24 h post-trail running, respectively. These authors have related the delayed benefits of CGs to the reduction in muscle oscillation and/or mechanical stress induced during trail running. In support of this hypothesis, the reduction in soft-tissue vibrations observed only in the CGs condition for the *vastus lateralis* may have contributed to the improvement of muscle recovery, notably by reducing peripheral alterations. Interestingly, a rapid recovery in Db10 and Db10:100 variables for KE was also observed at 24 h post-CGs (**Table 2**), suggesting a reduced failure in excitation–contraction coupling mechanisms. Such restoration of these neuromuscular variables was not observed at 24 h post-CGs for PF, excepted for T_w values. From a mechanistic perspective, future research is warranted to evaluate, within the recovery phase, the vibration damping properties which may vary with fatigue (Friesenbichler et al., 2011; Khassetarash et al., 2015) and its relationship with EIMD.

Previous theories have been proposed to describe the extent of EIMD, including sarcomeres disruption (e.g., the “popping sarcomere” hypothesis) or damage to the excitation–contraction coupling system (Morgan and Proske, 2004; Proske and Morgan, 2001). In a recent review, Douglas et al. (2017) have reported that overstretched sarcomeres induce ultrastructural myofibrillar disruption, overloading sarcolemma and t-tubules structures and in turn, excitation–contraction coupling dysfunction. In addition, extensive EIMD may lead to inflammatory syndrome, triggering nociceptor stimulation (group III and IV afferents) and subsequently, muscle soreness (Proske and Morgan, 2001; Peake et al., 2017). Considering these statements, we assume that wearing CGs during an intense and prolonged DHR may have “mechanically” preserved KE muscles, which are strongly exposed to muscle damage and peripheral fatigue during DHR (Giandolini et al., 2016b; Maeo et al., 2017). This “protective effect” exerted by the use of high-pressure CGs might be effective especially in the hours following exercise where EIMD symptoms begin to spread intensively within skeletal muscles (Peake et al., 2017). This hypothesis is consistent with perceived muscle soreness scores reported for quadriceps (**Figure 5**), that were significantly lower at 24 h post-CGs, whereas no significant changes in perceived muscle soreness were found between conditions after DHR. While countermovement jump performances did not change within the recovery phase,



perceived muscle soreness index seems to be more sensitive in the hours following DHR and might be related to lesser peripheral alterations. Based on reviews considering CGs as a strategy for enhancing recovery from muscle damage and inflammation (Brown et al., 2017; Peake et al., 2017; Dupuy et al., 2018), we suggest that wearing high-pressure CGs (especially for KE) during DHR contribute to the enhanced muscle recovery process by exerting an exercise-induced “mechanical protective effect”. Further research is warranted to know whether this “protective effect” may be potentiated by the use of CGs during the recovery phase, notably on KE muscles.

The reduction of EIMD and peripheral fatigue at 24 h post-CGs was not associated with responses in RE and cardiorespiratory parameters (Table 3) that were unchanged, whatever the condition. These findings are consistent with RE responses reported 24 h after the completion of a 30-min DHR exercise in physically active males (Mizuno et al., 2016). However, in this investigation, CGs were not used during DHR (only during the 24 h recovery period), making the comparison with our data difficult. Regardless of the use of CGs, it has been reported that DHR induced an alteration in RE at 48 h post-exercise in well-trained runners and triathletes (Braun and Dutto, 2003), which lasted for 3 days in soccer

players (Chen et al., 2007) and 5 days in untrained subjects (Chen et al., 2009). In these studies, altered RE responses were associated with increases in EIMD markers (e.g., MVC, creatine kinase activity) or changes in stride mechanics (e.g., increased stride frequency), highlighting a relationship between RE and muscle damage in populations unaccustomed to DHR exercises. Although our experimental design was quite different than those used in these previous investigations, the present work indicates no significant differences in RE and cardiorespiratory responses in Post-1D among conditions, as compared to the first 5-min of DHR, and shows that during the recovery phase, these variables returned rapidly to values obtained at the beginning of DHR in highly trained runners. On the opposite, f values were significantly higher in Post-1D, as reported in previous work (Chen et al., 2007). Considering acute and delayed RE responses, we postulate that RE is a too “robust” indicator to be sensitive to certain external strategies, such as wearing CGs, in already well-trained subjects (Shaw et al., 2018).

Some methodological limitations must be considered such as the delay time for measuring muscle fatigue (7–10 min after DHR), possibly counteracting not only the potential benefits of CGs on acute central and peripheral adaptations (Froyd et al., 2013) but also the lack of mechanistic explanation of the “protective effect” observed in the CGs condition and its consequences on muscle damage and peripheral fatigue during the recovery phase. Within this framework, the temporal analysis of soft-tissue vibrations only during DHR and limited to the *vastus lateralis* as well as the lack of calculation of damping characteristics did not allow to infer on the potential relationship between vibrations and muscle function in the CGs condition and the recovery phase. It has been shown that soft tissue vibrations tend to increase as fatigue develops from a level running protocol (Friesenbichler et al., 2011). In this regard, a methodology based on the complex analysis of vibratory properties (Enders et al., 2012) might be useful to determine whether the musculoskeletal system is able to further dampen the increased vibration amplitude with the use of CGs, and how vibratory properties may act, in turn, on muscle damage and peripheral fatigue during and after exercise. Additionally, it would be interesting in future investigations to use histological analyses of muscle biopsies (Valle et al., 2013) or transverse relaxation time-weighted magnetic resonance imaging (Maeo et al., 2017) to better understand the impact of wearing CGs on the extent of muscle damage (e.g., sarcomeres disruption) and inflammatory edema following DHR. Finally, although a great majority of beneficial effects was reported on KE in the hours following DHR, it remains however uncertain whether such benefits are primarily linked to the use of thigh compression during DHR or if the “protective effect” results in the combined effects of calves and quadriceps compression. Using different apparel strategies, further work could isolate the responses of each muscular compartment compressed on muscle damage and/or muscle fatigue during running and within the recovery phase.

CONCLUSION AND PERSPECTIVES

This study shows that the use of high-pressure CGs during DHR induces beneficial effects on soft-tissue vibrations, acute and delayed neuromuscular responses, and muscle soreness, in well-trained off-road runners. The attenuation of soft-tissue vibrations only in the CGs condition might contribute, at least in part, to the reduced VA deficit immediately after DHR and, to the improved muscle function during the recovery phase. This study suggests that the use of CGs exerts an exercise-induced “mechanical protective effect,” that might constitute an external strategy for runners, especially to tolerate a high training load or to optimize recovery process within multi-stage races. Given that our findings were observed in highly trained trail runners, we assume that the observed effects with the use of CGs would be even greater in less trained or recreational subjects. Future studies are required to better understand the extent to which wearing CGs may alter the degree of muscle damage or reduce decrements in central and peripheral fatigue-related variables for KE muscles. Moreover, a detailed analysis of the contribution of wearing CGs during DHR to inflammatory mechanisms would be interesting, since they are involved in cellular signaling allowing adaptation to muscle regeneration following training

REFERENCES

- Amann, M., Sidhu, S. K., Weavil, J. C., Mangum, T. S., and Venturelli, M. (2015). Autonomic responses to exercise: group III/IV muscle afferents and fatigue. *Auton. Neurosci.* 188, 19–23. doi: 10.1016/j.autneu.2014.10.018
- Balsalobre-Fernández, C., Agopyan, H., and Morin, J.-B. (2016). The validity and reliability of an iPhone app for measuring running mechanics. *J. Appl. Biomech.* 33, 222–226. doi: 10.1123/jab.2016-2104
- Balsalobre-Fernández, C., Glaister, M., and Lockey, R. A. (2015). The validity and reliability of an iPhone app for measuring vertical jump performance. *J. Sports Sci.* 33, 1574–1579. doi: 10.1080/02640414.2014.996184
- Beliard, S., Chauveau, M., Moscaticello, T., Cros, F., Ecartot, F., and Becker, F. (2014). Compression garments and exercise: no influence of pressure applied. *J. Sports Sci. Med.* 14, 75–83.
- Bieuzen, F., Brisswalter, J., Easthope, C., Vercruyssen, F., Bernard, T., and Hausswirth, C. (2014). Effect of wearing compression stockings on recovery after mild exercise-induced muscle damage. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 9, 256–264. doi: 10.1123/IJSP.2013-0126
- Boyer, K. A., and Nigg, B. M. (2004). Muscle activity in the leg is tuned in response to impact force characteristics. *J. Biomech.* 37, 1583–1588. doi: 10.1016/j.jbiomech.2004.01.002
- Braun, W. A., and Dutto, D. J. (2003). The effects of a single bout of downhill running and ensuing delayed onset of muscle soreness on running economy performed 48 h later. *Eur. J. Appl. Physiol.* 90, 29–34. doi: 10.1007/s00421-003-0857-8
- Brown, F., Gissane, C., Howatson, G., van Someren, K., Pedlar, C., and Hill, J. (2017). Compression garments and recovery from exercise: a meta-analysis. *Sports Med.* 47, 2245–2267. doi: 10.1007/s40279-017-0728-9
- Buchheit, M. (2016). The numbers will love you back in return – i promise. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 11, 551–554. doi: 10.1123/IJSP.2016-0214
- Buczek, F. L., and Cavanagh, P. R. (1990). Stance phase knee and ankle kinematics and kinetics during level and downhill running. *Med. Sci. Sports Exerc.* 22, 669–677. doi: 10.1249/00005768-199010000-00019
- Chen, T. C., Chen, H., Wu, C., Lin, M., Chen, C., Wang, L., et al. (2007). Changes in running economy following a repeated bout of downhill running. *J. Exerc. Sci. Fit.* 5, 109–117. doi: 10.1249/00005768-200605001-01640
- Chen, T. C., Nosaka, K., Lin, M.-J., Chen, H.-L., and Wu, C.-J. (2009). Changes in running economy at different intensities following downhill running. *J. Sports Sci.* 27, 1137–1144. doi: 10.1080/02640410903062027

(Peake et al., 2017). It would thus be necessary to ensure that a usual wearing of CGs during training does not interfere with muscular adaptation, especially in recreational or moderately trained subjects.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

All authors contributed to the study conception, analysis and interpretation, drafting the paper, and gave their final approval of the manuscript.

FUNDING

This research was supported using specific funds and equipment from compression garment manufacturer Salomon (France).

ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank all the participants for their effort and valuable time.

- Cheung, K., Hume, P., and Maxwell, L. (2003). Delayed onset muscle soreness?: treatment strategies and performance factors. *Sports Med.* 33, 145–164. doi: 10.2165/00007256-200333020-00005
- Coza, A., Nigg, B. M., and Fliri, L. (2010). Quantification of soft-tissue vibrations in running: accelerometry versus high-speed motion capture. *J. Appl. Biomech.* 26, 367–372. doi: 10.1123/jab.26.3.367
- Damas, F. (2016). Susceptibility to exercise-induced muscle damage?: a cluster analysis with a large sample. *Int. J. Sports Med.* 37, 633–640. doi: 10.1055/s-0042-100281
- Dewolf, A. H., Peñailillo, L. E., and Willems, P. A. (2016). The rebound of the body during uphill and downhill running at different speeds. *J. Exp. Biol.* 219, 2276–2288. doi: 10.1242/jeb.142976
- Dick, R. W., and Cavanagh, P. R. (1987). An explanation of the upward drift in oxygen uptake during prolonged sub-maximal downhill running. *Med. Sci. Sports Exerc.* 19, 310–317. doi: 10.1249/00005768-198706000-00019
- Doan, B. K., Kwon, Y. H., Newton, R. U., Shim, J., Popper, E. M., Rogers, R. A., et al. (2003). Evaluation of a lower-body compression garment. *J. Sports Sci.* 21, 601–610. doi: 10.1080/0264041031000101971
- Douglas, J., Pearson, S., Ross, A., and McGuigan, M. (2017). Eccentric exercise: physiological characteristics and acute responses. *Sports Med.* 47, 663–675. doi: 10.1007/s40279-016-0624-8
- Dupuy, O., Douzi, W., Theurot, D., Bosquet, L., and Dugué, B. (2018). An evidence-based approach for choosing post-exercise recovery techniques to reduce markers of muscle damage, soreness, fatigue, and inflammation: a systematic review with meta-analysis. *Front. Physiol.* 9:403. doi: 10.3389/fphys.2018.00403
- Easthope, C. S., Hausswirth, C., Louis, J., Lepers, R., Vercruyssen, F., and Brisswalter, J. (2010). Effects of a trail running competition on muscular performance and efficiency in well-trained young and master athletes. *Eur. J. Appl. Physiol.* 110, 1107–1116. doi: 10.1007/s00421-010-1597-1
- Enders, H., von Tscharnner, V., and Nigg, B. M. (2012). Analysis of damped tissue vibrations in time-frequency space: a wavelet-based approach. *J. Biomech.* 45, 2855–2859. doi: 10.1016/j.jbiomech.2012.08.027
- Eston, R. G., Mickleborough, J., and Baltzopoulos, V. (1995). Eccentric activation and muscle damage?: biomechanical and physiological considerations during downhill running. *Br. J. Sports Med.* 29, 89–94. doi: 10.1136/bjsm.29.2.89
- Friesenbichler, B., Stirling, L. M., Federolf, P., and Nigg, B. M. (2011). Tissue vibration in prolonged running. *J. Biomech.* 44, 116–120. doi: 10.1016/j.jbiomech.2010.08.034

- Froyd, C., Millet, G. Y., and Noakes, T. D. (2013). The development of peripheral fatigue and short-term recovery during self-paced high-intensity exercise. *J. Physiol.* 591, 1339–1346. doi: 10.1113/jphysiol.2012.245316
- Gavin, J. P., Myers, S. D., and Willems, M. E. T. (2015). The effect of glycogen reduction on cardiorespiratory and metabolic responses during downhill running. *Eur. J. Appl. Physiol.* 115, 1125–1133. doi: 10.1007/s00421-014-3094-4
- Giandolini, M., Horvais, N., Rossi, J., Millet, G. Y., Morin, J. B., and Samozino, P. (2016a). Acute and delayed peripheral and central neuromuscular alterations induced by a short and intense downhill trail run. *Scand. J. Med. Sci. Sports* 26, 1321–1333. doi: 10.1111/sms.12583
- Giandolini, M., Vernillo, G., Samozino, P., Horvais, N., Edwards, W. B., Morin, J. B., et al. (2016b). Fatigue associated with prolonged graded running. *Eur. J. Appl. Physiol.* 116, 1859–1873. doi: 10.1007/s00421-016-3437-4
- Giandolini, M., Horvais, N., Rossi, J., Millet, G. Y., Morin, J. B., and Samozino, P. (2017). Effects of the foot strike pattern on muscle activity and neuromuscular fatigue in downhill trail running. *Scand. J. Med. Sci. Sports* 27, 809–819. doi: 10.1111/sms.12692
- Gottschall, J. S., and Kram, R. (2005). Ground reaction forces during downhill and uphill running. *J. Biomech.* 38, 445–452. doi: 10.1016/j.jbiomech.2004.04.023
- Hill, C. A., Thompson, M. W., Ruell, P. A., Thom, J. M., and White, M. J. (2001). Sarcoplasmic reticulum function and muscle contractile character following fatiguing exercise in humans. *J. Physiol.* 531, 871–878. doi: 10.1111/j.1469-7793.2001.0871H.X
- Hill, J., Howatson, G., van Someren, K., Leeder, J., and Pedlar, C. (2014). Compression garments and recovery from exercise-induced muscle damage: a meta-analysis. *Br. J. Sports Med.* 48, 1340–1346. doi: 10.1136/bjsports-2013-092456
- Hopkins, W. G., Marshall, S. W., Batterham, A. M., and Hanin, J. (2009). Progressive statistics for studies in sports medicine and exercise science. *Med. Sci. Sports Exerc.* 41, 3–12. doi: 10.1249/MSS.0b013e31818cb278
- Hsu, W.-C., Tseng, L.-W., Chen, F.-C., Wang, L.-C., Yang, W.-W., Lin, Y.-J., et al. (2017). Effects of compression garments on surface EMG and physiological responses during and after distance running. *J. Sport Health Sci.* 1–7. (in press). doi: 10.1016/j.jshs.2017.01.001
- Hunter, I., and Smith, G. A. (2007). Preferred and optimal stride frequency, stiffness and economy: changes with fatigue during a 1-h high-intensity run. *Eur. J. Appl. Physiol.* 100, 653–661. doi: 10.1007/s00421-007-0456-1
- Hyldahl, R. D., Chen, T. C., and Nosaka, K. (2017). Mechanisms and mediators of the skeletal muscle repeated bout effect. *Exerc. Sport Sci. Rev.* 45, 24–33. doi: 10.1249/ES.0000000000000095
- Jubeau, M., Rupp, T., Temesi, J., Perrey, S., Wuyam, B., Millet, G. Y., et al. (2017). Neuromuscular fatigue during prolonged exercise in hypoxia. *Med. Sci. Sports Exerc.* 49, 430–439. doi: 10.1249/MSS.0000000000001118
- Kerhervé, H. A., Samozino, P., Descombe, F., Pinay, M., Millet, G. Y., Pasqualini, M., et al. (2017). Calf compression sleeves change biomechanics but not performance and physiological responses in trail running. *Front. Physiol.* 8:247. doi: 10.3389/fphys.2017.00247
- Khassetarash, A., Hassannejad, R., Etefagh, M. M., and Sari-Sarrafi, V. (2015). Fatigue and soft tissue vibration during prolonged running. *Hum. Mov. Sci.* 44, 157–167. doi: 10.1016/j.humov.2015.08.024
- Kraemer, W. J., Bush, J. A., Wickham, R. B., Denegar, C. R., Gómez, A. L., Gotshalk, L. A., et al. (2001). Influence of compression therapy on symptoms following soft tissue injury from maximal eccentric exercise. *J. Orthop. Sports Phys. Ther.* 31, 282–290. doi: 10.2519/jospt.2001.31.6.282
- MacRae, B. A., Cotter, J. D., and Laing, R. M. (2011). Compression garments and exercise: Garment considerations, physiology and performance. *Sport Med.* 41, 815–843. doi: 10.2165/11591420-000000000-00000
- Maeo, S., Ando, Y., Kanehisa, H., and Kawakami, Y. (2017). Localization of damage in the human leg muscles induced by downhill running. *Sci. Rep.* 7:5769. doi: 10.1038/s41598-017-06129-8
- Malm, C., Sjödin, B., Sjöberg, B., Lenkei, R., Renström, P., Lundberg, I. E., et al. (2004). Leukocytes, cytokines, growth factors and hormones in human skeletal muscle and blood after uphill or downhill running. *J. Physiol.* 556, 983–1000. doi: 10.1113/jphysiol.2003.056598
- Martin, V., Millet, G. Y., Lattier, G., and Perrod, L. (2005). Why does knee extensor muscles torque decrease after eccentric-type exercise? *J. Sports Med. Phys.* 45, 143–151.
- Martin, V., Millet, G. Y., Martin, A., Deley, G., and Lattier, G. (2004). Assessment of low-frequency fatigue with two methods of electrical stimulation. *J. Appl. Physiol.* 97, 1923–1929. doi: 10.1152/jappphysiol.00376.2004
- Millet, G. Y., Bachasson, D., Temesi, J., Wuyam, B., Féasson, L., Vergès, S., et al. (2012). Potential interests and limits of magnetic and electrical stimulation techniques to assess neuromuscular fatigue. *Neuromuscul. Disord.* 22(Suppl. 3), S181–S186. doi: 10.1016/j.nmd.2012.10.007
- Millet, G. Y., Martin, V., Lattier, G., and Ballay, Y. (2003). Mechanisms contributing to knee extensor strength loss after prolonged running exercise. *J. Appl. Physiol.* 94, 193–198. doi: 10.1152/jappphysiol.00600.2002
- Millet, G. Y., Martin, V., Martin, A., and Vergès, S. (2011a). Electrical stimulation for testing neuromuscular function: from sport to pathology. *Eur. J. Appl. Physiol.* 111, 2489–2500. doi: 10.1007/s00421-011-1996-y
- Millet, G. Y., Tomazin, K., Vergès, S., Vincent, C., Bonnefoy, R., Boisson, R. C., et al. (2011b). Neuromuscular consequences of an extreme mountain ultramarathon. *PLoS One* 6:e17059. doi: 10.1371/journal.pone.0017059
- Miyamoto, N., and Kawakami, Y. (2014). Effect of pressure intensity of compression short-tight on fatigue of thigh muscles. *Med. Sci. Sports Exerc.* 46, 2168–2174. doi: 10.1249/MSS.0000000000000330
- Mizrahi, J., Verbitsky, O., and Isakov, E. (2000). Shock accelerations and attenuation in downhill and level running. *Clin. Biomech.* 15, 15–20. doi: 10.1016/S0268-0033(99)00033-9
- Mizuno, S., Morii, I., Tsuchiya, Y., and Goto, K. (2016). Wearing compression garment after endurance exercise promotes recovery of exercise performance. *Int. J. Sports Med.* 37, 870–877. doi: 10.1055/s-0042-106301
- Moore, I. S. (2016). Is there an economical running technique? A review of modifiable biomechanical factors affecting running economy. *Sports Med.* 46, 793–807. doi: 10.1007/s40279-016-0474-4
- Morgan, D. L., and Proske, U. (2004). Popping sarcomere hypothesis explains stretch-induced muscle damage. *Clin. Exp. Pharmacol. Physiol.* 31, 541–545. doi: 10.1111/j.1440-1681.2004.04029.x
- Nigg, B. M., and Wakeling, J. M. (2001). Impact forces and muscle tuning: a new paradigm. *Exerc. Sport Sci. Rev.* 29, 37–41. doi: 10.1097/00003677-200101000-00008
- Nosaka, K., Newton, M., and Sacco, P. (2002). Delayed-onset muscle soreness does not reflect the magnitude of eccentric exercise-induced muscle damage. *Scand. J. Med. Sci. Sports* 12, 337–346. doi: 10.1034/j.1600-0838.2002.10178.x
- Peake, J. M., Neubauer, O., Della Gatta, P. A., and Nosaka, K. (2017). Muscle damage and inflammation during recovery from exercise. *J. Appl. Physiol.* 122, 559–570. doi: 10.1152/jappphysiol.00971.2016
- Piitulainen, H., Bottas, R., Komi, P., Linnamo, V., and Avela, J. (2010). Impaired action potential conduction at high force levels after eccentric exercise. *J. Electromyogr. Kinesiol.* 20, 879–887. doi: 10.1016/j.jelekin.2009.10.001
- Piitulainen, H., Komi, P., Linnamo, V., and Avela, J. (2008). Sarcolemmal excitability as investigated with M-waves after eccentric exercise in humans. *J. Electromyogr. Kinesiol.* 18, 672–681. doi: 10.1016/j.jelekin.2007.01.004
- Place, N., Yamada, T., Bruton, J. D., and Westerblad, H. (2010). Muscle fatigue: from observations in humans to underlying mechanisms studied in intact single muscle fibres. *Eur. J. Appl. Physiol.* 110, 1–15. doi: 10.1007/s00421-010-1480-0
- Proske, U., and Morgan, D. L. (2001). Muscle damage from eccentric exercise: mechanism, mechanical signs, adaptation and clinical applications. *J. Physiol.* 537, 333–345. doi: 10.1111/j.1469-7793.2001.00333.x
- Raastad, T., Owe, S. G., Paulsen, G., Enns, D., Overgaard, K., Cramer, R., et al. (2010). Changes in calpain activity, muscle structure, and function after eccentric exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.* 42, 86–95. doi: 10.1249/MSS.0b013e3181ac7afa
- Saugy, J., Place, N., Millet, G. Y., Degache, F., Schena, F., and Millet, G. P. (2013). Alterations of neuromuscular function after the world's most challenging mountain ultra-marathon. *PLoS One* 8:e65596. doi: 10.1371/journal.pone.0065596
- Shaw, A. J., Ingham, S. A., and Folland, J. P. (2018). The efficacy of downhill running as a method to enhance running economy in trained distance runners. *Eur. J. Sport Sci.* 18, 630–638. doi: 10.1080/17461391.2018.1449892
- Souron, R., Besson, T., Millet, G. Y., and Lapole, T. (2017). Acute and chronic neuromuscular adaptations to local vibration training. *Eur. J. Appl. Physiol.* 117, 1939–1964. doi: 10.1007/s00421-017-3688-8
- Stickford, A. S. L., Chapman, R. F., Johnston, J. D., and Stager, J. M. (2015). Lower-leg compression, running mechanics, and economy in trained

- distance runners. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 10, 76–83. doi: 10.1123/ijssp.2014-0003
- Toyomura, J., Mori, H., Tayashiki, K., Yamamoto, M., Kanehisa, H., and Maeo, S. (2017). Efficacy of downhill running training for improving muscular and aerobic performances. *Appl. Physiol. Nutr. Metab.* 43, 403–410. doi: 10.1139/apnm-2017-0538
- Valle, X., Til, L., Drobnic, F., Turmo, A., Montoro, J. B., Valero, O., et al. (2013). Compression garments to prevent delayed onset muscle soreness in soccer players. *Muscles Ligaments Tendons J.* 3, 295–302. doi: 10.11138/mltj/2013.3.4.295
- Vercruyssen, F., Easthope, C., Bernard, T., Hausswirth, C., Bieuzen, F., Gruet, M., et al. (2014). The influence of wearing compression stockings on performance indicators and physiological responses following a prolonged trail running exercise. *Eur. J. Sport Sci.* 14, 144–150. doi: 10.1080/17461391.2012.730062
- Vercruyssen, F., Gruet, M., Colson, S. S., Ehrstrom, S., and Brisswalter, J. (2017). Compression garments, muscle contractile function, and economy in trail runners. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 12, 62–68. doi: 10.1123/ijssp.2016-0035
- Vernillo, G., Millet, G. P., and Millet, G. Y. (2017). Does the running economy really increase after ultra-marathons? *Front. Physiol.* 8:783. doi: 10.3389/fphys.2017.00783
- Vernillo, G., Savoldelli, A., Zignoli, A., Skafidas, S., Fornasiero, A., La Torre, A., et al. (2015). Energy cost and kinematics of level, uphill and downhill running: fatigue-induced changes after a mountain ultramarathon. *J. Sports Sci.* 33, 1998–2005. doi: 10.1080/02640414.2015.1022870
- Wakeling, J. M., Von Tscharnner, V., Nigg, B. M., and Stergiou, P. (2001). Muscle activity in the leg is tuned in response to ground reaction forces. *J. Appl. Physiol.* 91, 1307–1317. doi: 10.1152/jappl.2001.91.3.1307
- Westerlind, K. C., Byrnes, W. C., and Mazzeo, R. S. (1992). A comparison of the oxygen drift in downhill vs. level running. *J. Appl. Physiol.* 72, 796–800. doi: 10.1152/jappl.1992.72.2.796

Conflict of Interest Statement: MG and SC were employed by the Salomon Company, France.

The remaining authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Copyright © 2018 Ehrstrom, Gruet, Giandolini, Chapuis, Morin and Vercruyssen. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

Partie 7 : discussion générale

7.1. Facteurs de performance en trail courte distance

Le premier objectif de cette thèse reposait sur l'identification des déterminants physiologiques de la performance en trail courte distance, afin de déterminer un modèle de performance spécifique à ce type d'épreuve. Le modèle théorique de départ reposait sur l'utilisation du modèle de performance établi en course à pied traditionnelle (*e.g.* course sur route) incluant VO_{2max} , le $\%VO_{2max}$ au seuil ventilatoire ou au seuil lactique, et l'EC (Daniels and Daniels, 1992; Foster and Lucia, 2007; Joyner and Coyle, 2008; McLaughlin et al., 2010). Ainsi, McLaughlin et al. (2010) ont montré que ces trois variables permettaient d'expliquer 97,3% de la performance réalisée lors d'une course sur route de 16 km chez des coureurs hommes et femmes bien entraînés.

Les spécificités majeures de l'épreuve de trail par rapport à la course à pied traditionnelle sont le terrain irrégulier et technique ainsi que la succession de portions ascendantes et descendantes (avec très peu de portions plates). Ces variations requièrent une adaptation constante du système musculo-squelettique se traduisant par des variations de la fréquence de foulée, du niveau d'activation musculaire, du travail positif et négatif effectué par les articulations du membre inférieur, du régime de contraction musculaire (concentrique ou excentrique), ou encore de l'intensité des forces de propulsion et de freinage en fonction de la pente et de la vitesse de course (DeVita et al., 2008; Giandolini et al., 2016d; Gottschall and Kram, 2005c; Khassetarash et al., 2020; Vernillo et al., 2020a). Il apparaissait donc nécessaire d'introduire au modèle de performance des variables plus spécifiques en relation avec les exigences de l'épreuve de trail.

Ainsi, les résultats de l'étude 1 ont montré que le modèle classique de performance en course à pied d'endurance ne permettait d'expliquer que 48,1% de la performance (non significatif) lors d'un trail de format S pour un groupe de compétiteurs très entraînés. En revanche, l'inclusion de paramètres spécifiques au trail courte distance comme l'endurance musculaire (EM) et l'économie de course en montée avec une pente de 10% ($EC_{10\%}$), a permis l'obtention d'un modèle significatif ($R^2 = 0,98$) plus explicatif de la variabilité de la performance. L'analyse statistique de type « *commonality* » a montré que l'EM expliquait à elle seule 49,8% de la variance, et partage 26,9% supplémentaires de cette variance avec VO_{2max} . Ces nouvelles informations sont utiles pour la compréhension des exigences de l'activité, et donnent des indications sur les qualités physiologiques à évaluer et à cibler lors de l'entraînement dans une perspective de recherche de performance plus individualisée.

Il s'agissait à notre connaissance de la première étude à mettre en évidence l'importance de l'EM dans la performance en trail courte distance, au sein d'un groupe homogène d'athlètes entraînés.

Nos résultats ont montré que les coureurs ayant la plus grande EM (*i.e.* indice de fatigue plus faible) avaient les meilleurs temps de course lors de la compétition. En s'appuyant sur les travaux menés par Hayes et al. (2011) sur la course à plat, il est probable qu'une meilleure EM limite les changements de recrutement et/ou de coordination musculaire, retardant ainsi l'apparition de la fatigue et la dégradation de l'EC. Récemment, Noordhof et Sandbakk (2020) ont suggéré que les variables devraient être mesurées après un exercice sous-maximal prolongé pour établir un modèle de performance pertinent dans les épreuves de longue distance, ce qui souligne l'importance de la résistance à la fatigue de l'individu dans la performance finale.

Les facteurs de performance en trail de format courte distance n'ont été étudiés que très récemment. Ainsi, Scheer et al. (2018) ont proposé une approche basée sur les capacités aérobies (et non musculaire) dans l'évaluation des facteurs de la performance en trail courte distance. Chez une population de compétiteurs très entraînés, ces auteurs indiquent que les résultats (*i.e.* VO_{2max} , seuil individuel anaérobie et EC) d'un test par paliers de 1min avec incrément de pente et de vitesse permettent une prédiction de la performance lors d'une course officielle de 31,1km avec 515m D+ et 710m D- (le rapport dénivelé/kilométrage est donc beaucoup moins important que le trail format S de l'étude 1) avec un $R^2 = 0,651$ ($P = 0,043$). De plus, Alvero-Cruz et al. (2019) ont rapporté qu'un modèle combinant VO_{2max} et pourcentage de masse adipeuse permettrait d'expliquer 83,9% de la variabilité de la performance au cours d'une épreuve de 27km et 1750m D+/- . La VO_{2max} apparaît donc comme un paramètre incontournable de la performance en trail courte distance, quel que soit le profil altimétrique de la course et la population étudiée. Enfin, Lemire et al. (2020) ont montré que la vitesse associée à VO_{2max} constituait le facteur prédictif principal de la performance lors d'un contre la montre en course de montée et en course de descente chez un groupe homogène de coureurs très entraînés. Les résultats de l'étude 1 sont en accord avec ces études, puisque VO_{2max} et la vitesse associée à VO_{2max} sont deux variables fortement corrélées à la performance chronométrique lors de l'épreuve de trail ($r = -0,76$ et $r = -0,75$, respectivement).

Ces fortes corrélations entre les capacités aérobies et la performance en trail sont en accord avec les déterminants classiques de la performance en course d'endurance (McLaughlin et al., 2010; Morgan et al., 1989). Cependant, la corrélation entre la performance en trail et VO_{2max} était moins forte dans l'étude 1 que dans d'autres études portant sur des coureurs d'endurance ayant des niveaux de VO_{2max} hétérogènes (Bassett and Howley, 2000; Costill et al., 1973; McLaughlin et al., 2010). Cette différence pourrait être due, en grande partie, à la grande homogénéité de notre groupe expérimental (valeurs de VO_{2max} comprises entre 61,1 et 69,7 $ml \cdot min^{-1} \cdot kg^{-1}$). En effet, Jones (2006) a précédemment montré que VO_{2max} évoluait peu chez une coureuse de marathon de niveau élite. Le $\%VO_{2max}$ au seuil

ventilatoire et l'EC devenant alors des facteurs majeurs d'amélioration de la performance pour l'athlète. L'importance relative de chacune de ces variables dépend donc du degré d'homogénéité de la population étudiée (niveau de VO_{2max} ou de performance). Néanmoins, VO_{2max} apparaît comme un facteur important de la performance en course d'endurance, quels que soient le terrain de pratique et la population étudiée. En plus de VO_{2max} , le $\%VO_{2max}$ au seuil ventilatoire est un facteur de performance en endurance classiquement décrit (Daniels and Daniels, 1992; Foster and Lucia, 2007; Joyner and Coyle, 2008; McLaughlin et al., 2010). En effet, chez un groupe de coureurs entraînés mais aux caractéristiques aérobies plus hétérogènes que dans notre groupe, Scheer et al. (2018) ont rapporté une corrélation significative entre la performance chronométrique lors d'une épreuve de trail courte distance, le seuil ventilatoire ($r = -0,61$) et le seuil lactique ($r = -0,79$) des sujets. En revanche, dans notre groupe de sujets aux caractéristiques aérobies homogènes, les résultats ne montraient pas de corrélation entre le $\%VO_{2max}$ au seuil lactique et la performance. Ces résultats sont en accord avec ceux de McLaughlin et al. (2010) qui, pour une épreuve de 16km de course à plat et avec un groupe de coureurs bien entraînés, ne trouvent pas de corrélation significative ($r = 0,13$) entre le $\%VO_{2max}$ au seuil lactique et la performance. Ainsi, la faible variabilité du $\%VO_{2max}$ au seuil ventilatoire ou au seuil lactique pourrait expliquer l'absence de corrélation entre ces facteurs et la performance en trail courte distance.

Le troisième facteur de performance en course d'endurance classiquement décrit est l'EC (Daniels and Daniels, 1992; Foster and Lucia, 2007; Joyner and Coyle, 2008; McLaughlin et al., 2010). Dans l'étude 1, aucune corrélation n'a pourtant été observée entre l'EC, mesurée sur tapis avec 0% ou 10% de pente, et la performance chronométrique (totale, portions ascendantes, portions descendantes). Cette absence de corrélation est néanmoins en accord avec des études antérieures ne rapportant aucune corrélation entre l'EC et la performance en course sur route chez des coureurs élités Kenyans (Mooses et al., 2015) ou chez des coureurs non-élités européens (Williams and Cavanagh, 1987). De même, Balducci et al. (2017) n'ont rapporté aucune corrélation entre la performance sur une épreuve de trail de catégorie M et l'EC mesurée sur tapis roulant à plat et en montée chez une population de coureurs de trail de niveau hétérogène. Cependant, notons que l'EC_{10%}, qui nécessite l'adoption d'un patron de foulée plus proche de celui adopté par les coureurs dans les portions ascendantes de l'épreuve, permettrait d'améliorer le R^2 du modèle de performance en trail que nous avons établi. Ces résultats suggèrent la nécessité d'une évaluation de l'EC sur un terrain plus représentatif de la sollicitation en trail (*i.e.* terrain irrégulier, mesures à différentes vitesses et différentes pentes positives et négatives). En effet, les coureurs accoutumés à la course sur terrain irrégulier développent une meilleure EC sur ces terrains spécifiques (Jensen et al., 1999).

7.1.1. Contribution de la performance en montée et en descente à la performance finale

Il est courant d'entendre que « le trail se gagne en montée et se perd en descente ». Cette affirmation semble plus adaptée en ultra-trail. En effet, dans une étude menée sur l'UTMB 2014, Gindre et Lussiana (2015) montraient que les coureurs les mieux classés étaient ceux pour lesquels on observait une moindre dégradation de la vitesse de descente au cours de l'épreuve (-20% en moyenne pour les coureurs classés de 1 à 30 vs -40% pour les coureurs classés de 501 à 530). Pourtant, sur un trail de format XS, pour les coureurs de trail bien entraînés intégrés dans l'étude 1 (tous classés dans le top 16 de l'épreuve), la différence chronométrique s'est principalement établie dans les portions ascendantes de la course (figure 55).

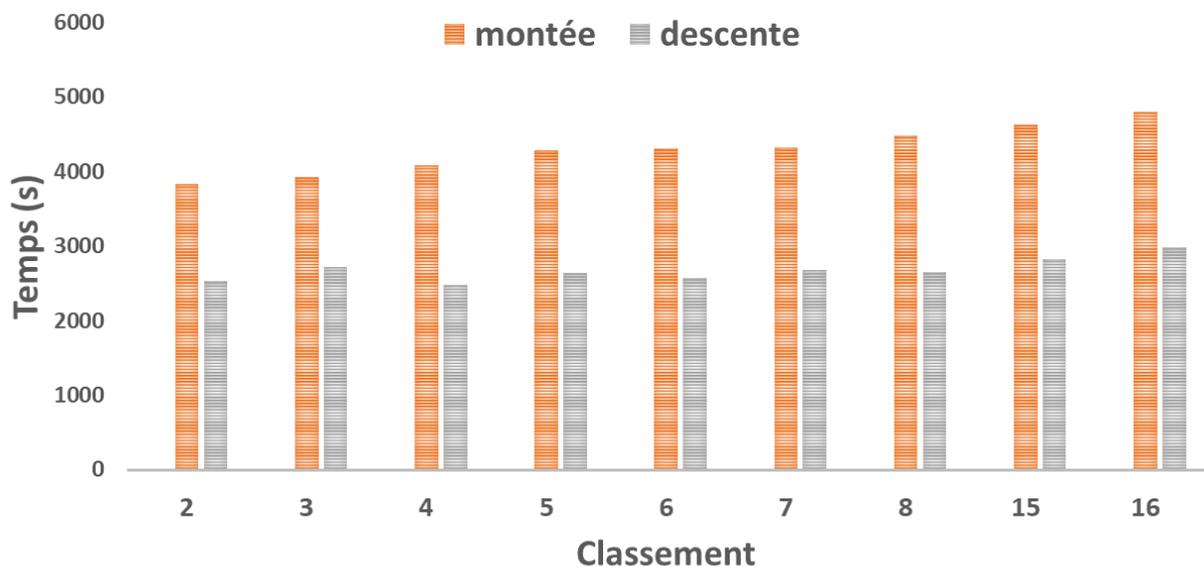


Figure 55 : Performance chronométrique dans les sections ascendantes et descendantes de l'épreuve pour chaque sujet, en fonction de son classement à l'arrivée (données issues de l'étude 1).

Ainsi, dans l'étude 1, la performance dans les portions ascendantes était particulièrement corrélée à la performance finale par rapport aux portions descendantes ($r = 0,96$ vs $r = 0,78$). Par ailleurs, la performance dans les portions ascendantes était également corrélée à l'EM par rapport aux portions descendantes ($r = 0,97$ vs $r = 0,78$). Ces résultats suggèrent donc que l'EM est un déterminant physiologique clé de la performance en trail courte distance, en particulier lors des portions ascendantes. Ces informations sont importantes à prendre en compte pour mettre en place un

entraînement spécifique à la course en montée. Par exemple, les participants de l'étude 1 intégraient tous des sessions d'entraînement de vélo lors de leurs entraînements. Cette pratique cyclique sollicite les muscles EG principalement dans une modalité de contraction concentrique et semble donc s'apparenter à un « entraînement croisé » qui pourrait optimiser la performance en trail courte distance, via les portions ascendantes. Cette pratique est très utilisée par les spécialistes du km vertical et du ski alpinisme.

D'autres études récentes ont mis en exergue l'importance des qualités de force et de puissance pour la performance en course ascensionnelle. Lazzer et al. (2015) ont rapporté une corrélation inverse entre la puissance maximale explosive des membres inférieurs et la détérioration de l'EC au cours d'un marathon ascensionnel (43km, 3000m D+). Récemment, Lemire et al. (2020), dans un groupe de coureurs de trail bien entraînés, ont montré que la FMV, plutôt que l'EM, était plus prédictif dans un modèle de performance en course en montée (5km avec une pente moyenne de +8%). Cependant, la FMV était un facteur de performance secondaire (2,8% d'effet unique¹³), associé à vVO_{2max} et l'indice de masse corporelle. Ces résultats sont différents de ceux de l'étude 1 et peuvent s'expliquer par des différences de protocole expérimental. En effet, le temps d'effort était de 24min en moyenne pour la course en montée contre 2h 58min pour l'épreuve de trail (dont 1h 12min dans des sections purement ascendantes). De plus, les critères méthodologiques étaient différents, puisque la FMV était évaluée par une répétition maximale sur un exercice de demi-squat, et l'EM par le nombre de répétitions en demi-squat avec une charge correspondant à 45% de la FMV.

En course de descente, Lemire et al. (2020) ont rapporté que la FMV intégrait le modèle de performance (avec un effet unique comptant pour 50,7%), associé avec les variables k_{leg} et vVO_{2max} , ce qui souligne l'importance d'un entraînement spécifique des qualités musculo-tendineuses pour la course en descente. Basé sur une approche multifactorielle de la performance en course de descente, Juillaguet et Doucende (2018) ont rapporté que, dans un groupe de niveau hétérogène, les meilleurs descendeurs sont les sujets ayant un faible pourcentage de pose de pied talon en premier, une vitesse élevée de montée en force lors d'un test de FMV isométrique des muscles EG, une préférence pour les comportements paratéliques¹⁴ et un temps de traitement de l'information très court. Ces résultats donnent des indications sur les différentes qualités à évaluer et à développer dans une optique de

¹³ La régression multiple de type « *commonality* » permet une analyse précise des facteurs prédictifs de la performance en décomposant le coefficient de régression total en effet ou coefficient unique (*i.e.* la variance est expliquée par un seul prédicteur) et en effet ou coefficient commun (*i.e.* la variance est partagée entre plusieurs prédicteurs) (Nimon et Gavrilova, 2010).

¹⁴ Les comportements paratéliques sont caractérisés par une orientation vers le présent et les expériences vécues, vers le plaisir plutôt que vers le but.

performance. Concernant le facteur de performance de la pose de pied, le choix de la chaussure peut s'avérer important, puisqu'un faible drop (4 mm) permet la transition d'un patron de foulée avec pose du talon en premier vers un patron de foulée avec une pose sur l'avant du pied en premier, conduisant ainsi à une meilleure performance en course de descente (Defer et al., 2019).

7.1.2. Intensité de l'effort soutenue pendant un trail courte distance

Les résultats des études 1 et 2 de cette thèse donnent des indications sur l'intensité de l'effort pouvant être maintenue au cours d'un trail courte distance, dans les sections ascendantes et descendantes. Ces nouvelles connaissances pourront aider à la planification d'entraînements spécifiques à la discipline. Rodríguez-Marroyo et al. (2018) ont comparé les intensités soutenues au cours d'épreuves officielles de différentes durées. En toute logique, on remarque que plus l'effort est bref et intense, plus la fraction de FC_{max} maintenue pendant l'épreuve est élevée. Celle-ci est en moyenne de $91,7 \pm 4,0\%$ lors d'un kilomètre vertical, $89,5 \pm 4,3\%$ lors d'un trail de 10 à 25 km, $84,0 \pm 7,7\%$ lors d'un trail de 25 à 45 km et $78,6 \pm 3,8\%$ lors d'une épreuve de plus de 45 km. Ces données sont cohérentes avec celles des études 1 et 2 : au cours d'une épreuve simulée de trail de format XS (étude 2, Vercruyssen et al., 2017), les valeurs de FC moyenne étaient élevées, proches de 90% de FC_{max} quelle que soit la condition textile. De même, au cours d'une compétition officielle de trail de format S (étude 1, Ehrström et al., 2017), l'intensité moyenne soutenue sur la totalité de l'épreuve était de $89,8 \pm 2,8\%$ de FC_{max} , avec une moyenne en montée de $90,4 \pm 3,4\%$ et une moyenne en descente de $87,0 \pm 4,7\%$ de FC_{max} (Figures 56 et 57). On constate donc chez ces coureurs très entraînés le maintien d'une sollicitation cardiaque élevée, voisine du seuil lactique, y compris dans les parties descendantes de l'épreuve. Ces réponses cardio-vasculaires induites en montée et en descente ont été observées chez des coureurs de trail ayant un très bon niveau de pratique, suggérant ainsi l'influence du niveau d'expertise dans la détermination de la charge métabolique (exprimée en % de FC_{max} et de VO_{2max}).

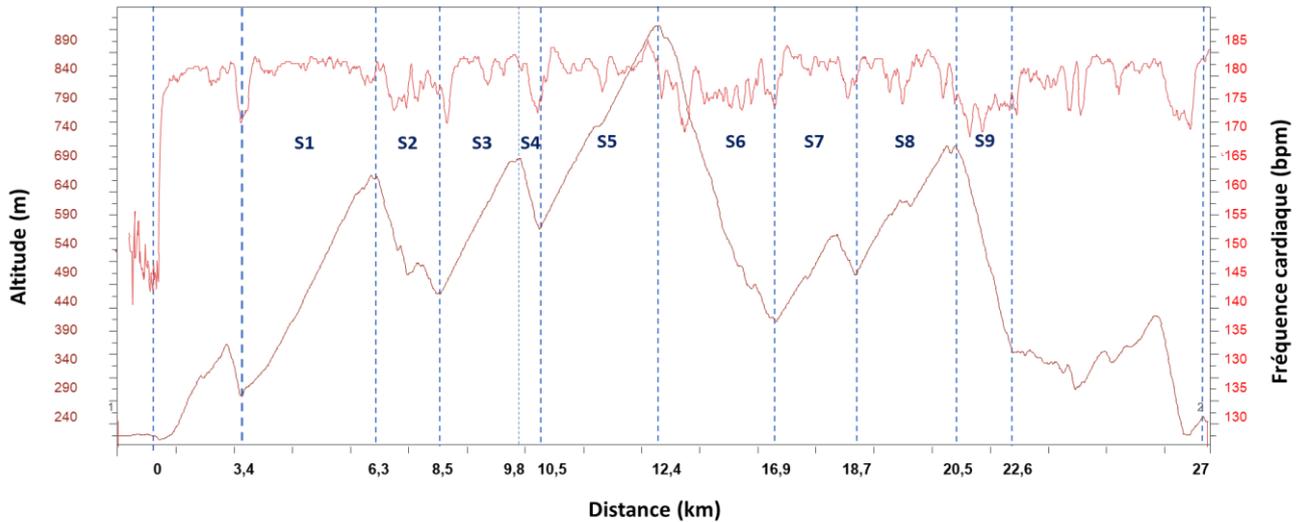


Figure 56 : Exemple de courbe obtenue grâce aux mesures GPS et cardiofréquencemètre pour un sujet au cours de l'épreuve de 27km et 1400m de dénivelé. Le parcours a été divisé pour l'analyse en 9 sections (S1 à S9), dont trois permettent l'analyse des montées (sections 1, 5 et 8), et trois l'analyse des descentes (sections 2, 6 et 9).

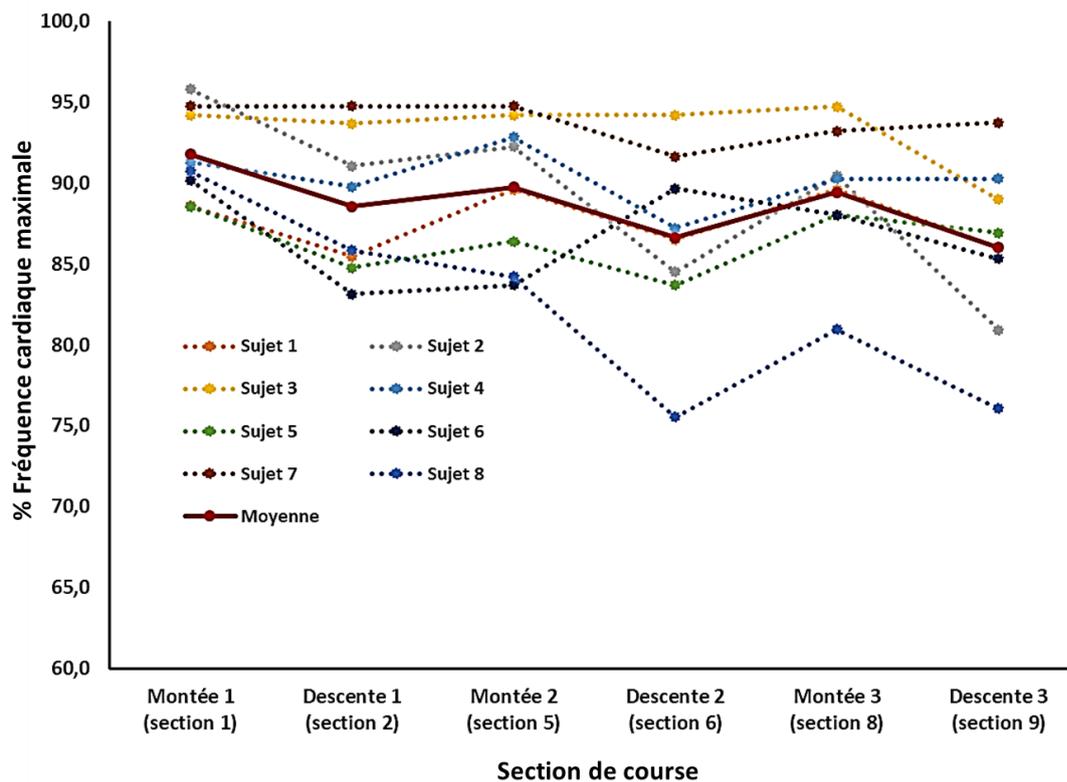


Figure 57 : Pourcentage de la fréquence cardiaque maximale soutenu au cours de l'épreuve dans les principales sections ascendantes et descendantes. Les lignes pointillées représentent les valeurs individuelles de chaque sujet (1 à 8 selon leur classement final) et la moyenne des huit sujets. Les données du 9^{ème} sujet de l'étude n'étaient pas exploitables.

Cependant, il existe une limite méthodologique de terrain puisque la FC n'est pas une variable permettant une comparaison systématique avec la cinétique de VO_2 sur terrain vallonné. Par exemple, Born et al. (2017) ont montré que les cinétiques et/ou valeurs de FC et de saturation tissulaire en O_2 (évaluée par spectroscopie dans le proche infrarouge) étaient différentes chez des coureurs d'élite en course sur terrain vallonné. Dans ce cadre, Lemire et al. (2020) ont rapporté une VO_2 plus élevée lors d'un contre la montre de 5km en course en montée par rapport au même contre la montre réalisé en course en descente ($89 \pm 7\%$ vs $85 \pm 8\%$ de VO_{2max} , respectivement), malgré une FC et un débit ventilatoire similaires. Les auteurs attribuent cette différence à la stimulation mécanique importante lors de la course en descente, qui augmenterait la FC pour une intensité métabolique donnée, par rapport à la course sur le plat ou en montée.

Nous avons fait le choix de mener ces études chez des sujets expérimentés et très entraînés, avec des niveaux de VO_{2max} et de performance en trail très homogènes (2h 58min \pm 10min), ce qui a pour limite de n'impliquer qu'un nombre réduit de sujets et d'être prudents sur une éventuelle généralisation à tous les niveaux de pratique (e.g. la maîtrise de la gestuelle technique en descente pourrait être un paramètre majeur de performance à un niveau d'expertise plus faible). Ainsi, ces résultats se situent plutôt dans la lignée d'études menées avec de petits groupes de coureurs de haut-niveau (Balducci et al., 2016; Hébert-Losier et al., 2014; Lemire et al., 2020).

7.2. Intérêt du port de textile de compression à l'effort pour la performance

Le second objectif de cette thèse reposait sur l'identification de stratégies visant à réduire les altérations de la fonction neuromusculaire et de la capacité de production de force spécifiques au trail, notamment en étudiant les effets potentiels du port de CGs dans des conditions d'exercice générant une fatigue « écologique » (étude 2) et plus spécifique en laboratoire (étude 3). Nous avons émis l'hypothèse selon laquelle l'effet mécanique induit par le port de CGs durant l'effort permettait de réduire l'amplitude des vibrations des tissus mous (Gellaerts et al., 2017; Romain et al., 2017), pouvant ainsi retarder l'apparition immédiate et retardée de la fatigue d'origine centrale et périphérique des muscles EG et FP, mais également l'EC associée.

Les principaux résultats de l'étude 2 montrent l'absence d'effet bénéfique conféré par le port de CGs (d'intensité de compression modérée) durant une épreuve type trail de format XS sur l'altération de la fonction neuromusculaire et de l'EC. De même, les valeurs de FC et de RPE mesurées pendant l'effort étaient similaires quelle que soit la condition textile. Il s'agissait de la première étude

portant sur la relation entre le port de CGs et la fatigue neuromusculaire chez des coureurs très entraînés au cours d'un effort prolongé (> 1 h).

Les principaux résultats de l'étude 3 étaient (i) une atténuation du niveau de vibrations tissulaires, estimé à partir de l'accélération résultante, en condition CGs au cours de la descente, associée à une réduction du déficit d'activation volontaire des EG, (ii) une détérioration de l'EC pour les deux conditions textiles (CON et CGs), et (iii) une récupération plus rapide de la FMV et des marqueurs de fatigue périphérique 24h après l'épreuve de DHR associée à une atténuation des DOMS pour les muscles EG.

7.2.1. Effets immédiats du port de textile de compression à l'effort

Force maximale volontaire

La perte de force est considérée comme le moyen indirect le plus efficace pour évaluer l'ampleur et la durée des dommages musculaires résultant de contractions à dominante excentrique (Damas, 2016; Warren et al., 1999). En effet, la diminution de FMV est un marqueur qui semble « orchestrer » les réponses des autres marqueurs indirects des dommages musculaires (Damas, 2016). Ainsi, l'ampleur de la diminution de FMV suite à un exercice excentrique serait directement liée au nombre de fibres musculaires présentant des altérations structurales et/ou une altération du couplage excitation-contraction (Peake et al., 2017; Raastad et al., 2010).

Dans l'étude 2, la diminution de FMV après un trail de format XS était non significative entre les conditions CGs (-11,0%) et CON (-13,4%). Dans l'étude 3, nous avons rapporté une perte de FMV immédiatement post-DHR de -13,9% et -18,2% pour les muscles EG en conditions CGs et CON, respectivement, et de -10,6% et -15,5% pour les muscles FP en conditions CGs et CON, respectivement. Cette perte de FMV était moins prononcée que dans les études précédentes portant sur la course en descente, comme dans l'étude de Chen et al. (2007) qui a rapporté une diminution de FMV des muscles EG de l'ordre de -20% après 30 min de DHR sur tapis de course et Giandolini et al. (2016a) qui indiquaient une diminution de FMV de -18,6% et -25,4% pour les muscles EG et FP, respectivement après une course de 6,5km et 1264m D- de DHR en condition écologique. Après une épreuve de trail de courte distance, Millet et al. (2003b) ont rapporté une diminution de FMV de -24,1% des muscles EG. Cette différence de résultats entre les études est probablement liée au statut d'entraînement, les sujets des études 2 et 3 étant accoutumés aux exigences des épreuves de trail ou de DHR.

Comme mentionné dans le chapitre 4, la perte de force suite à un effort d'endurance et/ou un exercice excentrique met en jeu des mécanismes centraux et périphériques (Giandolini et al., 2016d). L'altération des marqueurs de la fatigue périphérique est plus prononcée que la diminution du niveau d'activation volontaire post effort dans les études 2 et 3, ce qui est cohérent avec les travaux de la littérature focalisant sur des efforts intenses de courte durée ou des exercices de DHR, en comparaison avec des ultra-trails (Giandolini et al., 2016d, 2016b; Martin et al., 2004b).

Fatigue périphérique

L'altération du rapport Db10:100 qui témoigne d'une fatigue basse fréquence, peut être associée à une altération du couplage excitation-contraction et la présence de dommages musculaires (Jones, 1996). Les mécanismes explicatifs de la fatigue périphérique sont multiples, avec en particulier une altération de l'excitabilité du sarcolemme et de la conduction des potentiels d'action (Piitulainen et al., 2008, 2010) et une diminution de la libération de Ca^{2+} par le réticulum sarcoplasmique (Hill et al., 2001; Martin et al., 2005), associée à une diminution de la sensibilité myofibrillaire au Ca^{2+} et de la force produite par les ponts actine-myosine (Place et al., 2010).

Dans l'étude 2, cette altération du ratio Db10:100 était de -6,2% en condition CON et -5,4% en condition CGs pour les muscles EG. Dans l'étude 3, on observait pour les muscles EG une diminution *très large* dans les deux conditions textiles (-32,0% CON ; -33,7% CGs) et pour les muscles FP une diminution *modérée* dans les deux conditions textiles (-8,0% CON ; -8,3% CGs). Cette altération prononcée suite à une DHR était cohérente avec les mesures de Giandolini et al. (2016a) en condition écologique (6,5km, 1264m D-), et caractérise la présence de dommages musculaires importants malgré une durée d'effort inférieure à 1h. Bien que Hsu et al. (2017) aient rapporté que le port de CGs durant une course prolongée à plat permettait de diminuer le niveau d'activation musculaire pour une vitesse de course donnée, cette stratégie du port de textile dans nos études ne permettait pas d'atténuer la fatigue périphérique mesurée post-effort, notamment après un exercice inducteur de dommages musculaires importants telle que la course de descente. Cependant, le délai entre la fin de l'exercice et l'évaluation de la fonction neuromusculaire (7 à 10 min) constitue une limitation méthodologique à considérer. En effet, Froyd et al. (2013) ont rapporté une récupération rapide des variables périphériques dans les 8 premières minutes suivant l'effort. Ainsi, l'ampleur de la fatigue périphérique était probablement sous-estimée dans les études 2 et 3, et le potentiel effet bénéfique conféré par le port de CGs sur ce paramètre pourrait avoir été masqué.

Fatigue centrale

Le déficit d'activation volontaire lors d'une contraction maximale volontaire caractérise la fatigue dite « centrale » (Gandevia, 2001). Dans l'étude 2, le déficit d'activation volontaire des muscles EG mesuré à la fin du trail était de -6,6 % en condition CON et -4,5 % en condition CGs. Dans l'étude 3, le déficit d'activation volontaire mesuré à la fin de la course de descente était de -7,9 % en condition CON et de -2,4 % en condition CGs pour les muscles EG (effet *modéré* du port de CGs), et de -7,0% en condition CON et -3,9% en condition CGs pour les muscles FP. Ainsi, à la différence du niveau de fatigue périphérique, le déficit d'activation volontaire post-effort était beaucoup moins marqué que les valeurs mesurées après des épreuves d'ultra-trail, pouvant aller jusqu'à -20% pour les muscles EG (Giandolini et al., 2016d). En revanche, ces résultats étaient comparables avec ceux d'études précédentes menées sur le même type d'effort, et sans port de textile de compression. En effet, Millet et al., (2003b) ont rapporté un déficit d'activation volontaire des muscles EG de -7,5% après un trail de format S, et Giandolini et al., (2016a) ont rapporté un déficit d'activation volontaire de -6,9% pour les muscles EG et de -7,9% pour les muscles FP suite à une DHR en condition écologique (6,5km, 1264m D-).

La commande centrale du mouvement est modulée par de nombreux facteurs, incluant les afférences excitatrices et inhibitrices en provenance des récepteurs musculaires, articulaires, tendineux et cutanés (Amann et al., 2015; Millet et al., 2012a). Par conséquent, l'atténuation du déficit d'activation volontaire observée suite à la DHR en condition CGs pourrait s'expliquer par une commande nerveuse plus importante, résultant à la fois d'une réduction des signaux inhibiteurs véhiculés par les afférences de type III et IV, et d'une facilitation du signal des motoneurones par les afférences de type Ia en provenance des fuseaux neuromusculaires (Souron et al., 2017b). Dans une revue de littérature récente, Souron et al. (2017) ont conclu que les afférences de type Ia sont les récepteurs les plus sensibles aux stimuli vibratoires locaux, en particulier lorsque le muscle est étiré (comme c'est le cas au cours d'une DHR).

Vibrations et *muscle tuning*

Le comportement vibratoire des compartiments musculaires du membre inférieur au cours d'une DHR intense et prolongée a été étudié dans l'étude 3. Une augmentation significative des valeurs de RMS_{Ar} (*i.e.* accélération résultante) a été observée uniquement en condition CON, suggérant une augmentation des vibrations au niveau des tissus mous avec la durée de l'exercice pour le muscle *vastus lateralis*. Le port de CGs au niveau des quadriceps pourrait donc exercer un soutien dynamique

à l'effort en complément du phénomène de « *muscle tuning* », permettant ainsi de réduire les oscillations musculaires et d'améliorer la stabilité articulaire (Doan et al., 2003; Kraemer et al., 2001). Bien que l'analyse du comportement vibratoire des muscles EG se limitait au *vastus lateralis*, l'atténuation des vibrations des tissus mous observée en conditions CGs reflète une atténuation des contraintes s'étendant probablement à l'ensemble des muscles EG maintenus par le cuissard de compression (Friesenbichler et al., 2011), et pouvant contribuer au moindre déficit d'activation volontaire observé en condition CGs. Basée sur une méthodologie similaire à l'étude 3, la réduction de l'accélération résultante a été récemment observée chez des coureurs portant des vêtements compressifs, à partir d'un protocole de course à pied sans pente et à différentes vitesses de course (Broatch et al., 2019).

En revanche, l'absence de différence du niveau d'activation volontaire entre les conditions CON et CGs observée dans l'étude 2 pourrait être due à un niveau de compression insuffisant. En effet, selon les indications du fabricant, les vêtements compressifs utilisés (et disponibles dans le commerce) présentaient un niveau de compression appliqué aux membres inférieurs relativement faible (12 à 18 mmHg aux mollets et 7,5 mmHg aux cuisses). En effet, dans une revue de littérature, Hill et al. (2015) ont estimé que le niveau de compression exercé par les CGs est souvent trop faible pour produire un effet bénéfique. En revanche, les conclusions de Miyamoto et Kawakami (2014) rejoignent nos observations dans l'étude 3, indiquant que le port de CGs ayant un niveau de compression de 15 à 20 mmHg permettrait de réduire la fatigue neuromusculaire à l'issue de 30 min de course sur le plat à une intensité sous-maximale.

Les travaux précédents focalisant sur la quantification des vibrations tissulaires en laboratoire étaient limités à la course sur tapis roulant sans pente, et la fonction neuromusculaire n'était pas évaluée (Friesenbichler et al., 2011; Khassetarash et al., 2015b). En course à pied sur le plat, Nigg et Wakeling (2001) ont proposé le paradigme de *muscle tuning*, selon lequel les muscles participent activement à l'atténuation des chocs et des vibrations. Dans ce paradigme, les niveaux de pré-activation et d'activation musculaire sont adaptés et/ou ajustés en fonction de la magnitude de l'impact lors du contact du sol, permettant ainsi de contrôler les vibrations des tissus mous (Boyer and Nigg, 2004; Wakeling et al., 2001). Cependant, dans les portions descendantes d'une épreuve de trail, et a fortiori lors d'une DHR isolée, les valeurs de force verticale d'impact et de taux de charge sont supérieures à celles mesurées en course sans pente ou en montée, et ce, d'autant plus que la vitesse augmente (Gottschall and Kram, 2005b; Mizrahi et al., 2000; Vernillo et al., 2020b), augmentant ainsi les niveaux de pré-activation et d'activation musculaires nécessaires à la mise en place du processus du *muscle tuning* décrit ci-dessus. Dans l'étude 3, nous avons suggéré que le port de CGs permettrait

de renforcer le mécanisme du *muscle tuning* au niveau des EG qui sont les masses musculaires effectuant le travail excentrique le plus important (Buczek and Cavanagh, 1990) et les plus impliquées dans l'atténuation des chocs en DHR (Maeo et al., 2017). En effet, une augmentation significative des vibrations des tissus mous du *vastus lateralis* (e.g. RMS_{Ar}) a été observée avec la durée de l'exercice seulement en condition CON. En revanche, pour les muscles FP, les valeurs de RMS_{Ar} du *gastrocnemius medialis* ne présentaient aucune différence significative, ni au cours du temps, ni entre les deux conditions.

Domages musculaires et douleurs musculaires

Nous avons observé que les effets bénéfiques procurés par le port de CGs durant la DHR sur les vibrations des tissus mous ou le niveau d'activation volontaire des muscles EG n'étaient pas associés à de meilleurs scores de douleurs musculaires perçues ou de hauteur de saut avec contre-mouvement immédiatement après la DHR. Ces variables sont des marqueurs indirects de dommages musculaires utilisés en association avec la perte de force (Hill et al., 2014), elle-même considérée comme le moyen le plus efficace d'évaluer l'ampleur et la durée des dommages musculaires résultant de contractions à dominante excentrique (Damas, 2016; Warren et al., 1999). Plus précisément, les douleurs musculaires sont un témoin des dommages au niveau du tissu conjonctif et d'une inflammation se développant dans la matrice extra-cellulaire (Peake et al., 2017). Celles-ci ne sont pas directement corrélées à la perte de FMV (Nosaka et al., 2002) et leur cinétique d'apparition est différente. En effet, l'intensité des douleurs musculaires augmente dans les heures qui suivent l'exercice excentrique et culmine après 1 à 3 jours (Cheung et al., 2003).

Dans l'étude 3, les douleurs musculaires ne différaient pas immédiatement après la DHR entre les conditions. Compte tenu de l'intensité élevée maintenue pendant la DHR, la sensibilité de cet indicateur est probablement trop faible pour apprécier d'éventuelles différences immédiatement après l'effort. De même, aucune différence dans la baisse de performance au saut avec contre mouvement n'était observée entre les deux conditions immédiatement après la DHR, en lien avec les observations précédemment réalisées immédiatement après un trail courte distance (Bieuzen et al., 2014; Kerhervé et al., 2017). Compte tenu de ces différents éléments, la diminution de FMV semble être le marqueur indirect le plus sensible dans la caractérisation des dommages musculaires consécutifs d'une épreuve de trail ou de DHR.

Economie de course

L'altération de l'EC au cours d'une course d'endurance peut résulter d'un changement (i) du patron de foulée (Braun et Dutto, 2003; Hausswirth et al., 1997), (ii) des substrats utilisés (augmentation de l'oxydation des lipides) (Vernillo et al., 2015) et (iii) de la performance neuromusculaire (Easthope et al., 2010; Millet et al., 2003a). Dans le cas particulier de la DHR, plusieurs hypothèses peuvent être proposées pour expliquer la dégradation de l'EC au cours de l'effort, comme le recrutement d'unités motrices supplémentaires pour maintenir l'intensité de l'effort et/ou le recrutement préférentiel des fibres de type 2 (Dick et Cavanagh, 1987; Douglas et al., 2017), mais aussi la répétition d'intenses forces normales d'impact et parallèles de freinage, très contraignantes pour le système musculo-tendineux (Gottschall et Kram, 2005b).

Des études récentes ont montré un effet bénéfique du port de CGs sur le signal électroencéphalographique et l'activation musculaire, ce qui pourrait théoriquement permettre une amélioration de l'EC. En effet, l'augmentation du niveau d'activation musculaire des membres inférieurs est corrélée à l'augmentation de la VO_2 lorsque la vitesse de course augmente, et pourrait par conséquent être un des facteurs affectant l'EC (Kyröläinen et al., 2001). Ainsi, chez des cyclistes soumis à des vibrations externes, Hintzy et al. (2019) ont rapporté que le port d'un cuissard de compression (6 à 15 mmHg) réduisait significativement les vibrations des tissus mous et le niveau d'activation musculaire. Des résultats similaires ont été observés chez des skieurs de descente (Sperlich et al., 2013). En course sur tapis à différentes intensités sous-maximales (8 à 15 km.h⁻¹), Broatch et al. (2019) ont indiqué que le port de CGs pendant l'effort permettait une diminution du déplacement des masses musculaires et des vibrations des tissus mous (mesurés par capture de mouvement 3D) à toutes les vitesses de course pour les muscles EG et FP. Les auteurs rapportaient aussi une diminution du niveau d'activation musculaire, n'étant cependant pas associée à une amélioration de l'EC. Enfin, Nguyen et al. (2018) ont indiqué une réduction du signal électroencéphalographique par le port de CGs à des allures de course sous-maximales comprises entre 7 et 11 km.h⁻¹. Ces résultats suggèrent que le port de CGs pourrait réduire la fatigue, avec un effet bénéfique sur la performance.

Cependant, dans l'étude 2, une altération significative de l'EC était observée immédiatement après le trail, et de même amplitude quelle que soit la condition textile. De même, dans l'étude 3, la dégradation de l'EC en fin d'exercice était similaire dans les deux conditions textiles (+5,3 à 6,8%) et moins prononcée que dans les études précédentes, menées chez des sujets moins entraînés et non accoutumés à l'exercice excentrique (> +10%) (Dick et Cavanagh, 1987; Westerlind et al., 1992). Ces résultats étaient en accord avec les études précédentes menées chez des sujets bien entraînés

rapportant l'absence d'avantage métabolique conféré par le port de CGs sur des efforts de course à pied de plus courte durée (<40 min) (Ali et al., 2011; Sperlich et al., 2010, 2011; Stickford et al., 2015).

Dans l'étude 2, on observait durant les 4 boucles de l'épreuve une évolution similaire des valeurs de perception de l'effort et de FC dans les deux conditions textiles. Ainsi, les intensités d'effort subjective et objective maintenues au cours de l'effort étaient très élevées (~ 90% de FC_{max}). Les valeurs de FC similaires dans les deux conditions textiles semblent indiquer que le port de CGs de faible intensité de compression ne permet pas d'abaisser les valeurs de FC par une amélioration du retour veineux, tel que décrit par Mizuno et al. (2017) sur un effort de course en montée avec des niveaux de compression plus élevés (15 et 30 mmHg). Cependant, nos résultats sont en accord avec une étude antérieure menée avec le même type de CGs en trail de courte distance (Vercruyssen et al., 2012). Dans l'étude 3, une augmentation significative de FC était observée au cours de la DHR, sans différence significative entre les conditions textiles (de +9,3% à +12,6%). Celle-ci peut être attribuée à la dérive de VO₂, mais aussi à une augmentation de la température interne (Westerlind et al., 1992).

7.2.2. Effets du port de textile de compression pendant l'effort sur la phase de récupération

Fonction neuromusculaire

Les effets du port de CGs pendant l'effort sur la phase de récupération ont été examinés dans l'étude 3. Cette étude est la première à démontrer que le port de CGs durant un exercice de DHR améliore significativement certains paramètres neuromusculaires pendant la phase de récupération. En effet, contrairement aux effets aigus décrits ci-dessus, les altérations périphériques étaient fortement réduites pour les muscles EG 24h après la DHR en condition CGs, suggérant que l'utilisation de CGs au cours d'efforts de DHR intenses et prolongés pourrait constituer une stratégie d'optimisation de la récupération pour les muscles EG, notamment chez des coureurs accoutumés à ce type d'exercice.

Il est à préciser que les CGs n'étaient portés que pendant l'exercice de DHR, et non en récupération. L'effet bénéfique observé 24h après ne peut donc être attribué uniquement à l'effet bénéfique déjà connu du port de CGs en récupération (Hill et al., 2014). La diminution de FMV 24h après la DHR en condition CGs n'était plus que de -2,6% (vs -10,4% en condition CON). Ces valeurs étaient bien inférieures aux valeurs rapportées par des études précédentes 24h après un effort similaire (Maeo et al., 2017; Malm et al., 2004) ou 48h après une DHR sur sentiers de 6,5km et 1250m D- (Giandolini et al., 2016b). Ces différences de capacité de récupération de la force des muscles EG

24h après la DHR entre les études peuvent s'expliquer par des différences de statut d'entraînement. En effet, les sujets de l'étude 3 étaient très entraînés et accoutumés à l'effort de DHR, entraînement leur conférant une meilleure capacité de récupération pour cette modalité d'exercice (Douglas et al., 2017; Hyldahl et al., 2017). L'effet bénéfique retardé du port de CGs sur la capacité de production de force était conforme aux résultats rapportés précédemment par Bieuzen et al. (2014) en récupération d'un trail de format XS. Les auteurs attribuaient déjà ces résultats à une possible réduction des vibrations des tissus mous et/ou du stress mécanique par le port de CGs, sans quantification des vibrations des tissus mous pouvant supporter cette hypothèse. De même, dans une étude récente, Brophy-Williams et al. (2018) ont rapporté que le port de manchons de compression au cours d'une première épreuve de 5km exerçait un effet bénéfique sur la performance réalisée lors d'une seconde épreuve répétée après 1h seulement de récupération. Nos résultats supportent l'hypothèse d'un effet bénéfique d'une réduction des vibrations des tissus mous, observée uniquement en condition CGs pour le muscle *vastus lateralis*, sur la restauration de la fonction neuromusculaire des muscles EG dans cette condition, notamment par une réduction des altérations périphériques.

On observait en effet une récupération plus rapide des paramètres caractéristiques de la fatigue périphérique et d'une altération du couplage excitation-contraction par les dommages musculaires (*i.e.* Db10 and Db10:100) pour les muscles EG en condition CGs. Néanmoins, cet effet bénéfique conféré par le port de CGs à l'effort sur la récupération des variables neuromusculaires n'était pas observable pour les muscles FP.

Dommages musculaires et DOMS

L'exercice excentrique, et en particulier une DHR intense et prolongée, entraîne un sur-étirement des sarcomères, qui entraîne la « disruption » de certains sarcomères (théorie des « *popping sarcomeres* » (Morgan et Proske, 2004; Proske et Morgan, 2001), ainsi qu'une modification de l'ultrastructure myofibrillaire et de l'organisation des tubules-t, ce qui altère le couplage excitation-contraction (Douglas et al., 2017). En phase de récupération, les dommages musculaires induits par l'exercice préalable génèrent une inflammation et une stimulation des nocicepteurs (*i.e.* afférences de type III et IV) qui entraînent des douleurs musculaires (Peake et al., 2017; Proske and Morgan, 2001). Ce signal douloureux jouerait un rôle de préservation durant la phase de régénération des tissus lésés, ainsi qu'un rôle dans l'adaptation musculaire et nerveuse aux contraintes de l'exercice excentrique (Sunkodi et al., 2020).

Dans ce contexte, nous supposons que le port de CGs pendant une DHR intense et prolongée permet de préserver « mécaniquement » les muscles EG, qui constituent le groupe musculaire le plus fortement exposé aux dommages musculaires et à la fatigue périphérique pendant la DHR (Giandolini et al., 2016b; Maeo et al., 2017). Cet « effet protecteur » conféré pendant l'effort par le port de CGs à haute intensité de compression serait bénéfique particulièrement en phase de récupération, lorsque l'inflammation, les DOMS, mais aussi les adaptations ont lieu au sein du muscle (Peake et al., 2017). Cette hypothèse a été confortée par une cotation des DOMS significativement moins élevée 24h après la DHR en condition CGs, alors qu'aucun effet significatif de la tenue sur les douleurs musculaires n'était observé immédiatement après la DHR. Ainsi, les douleurs musculaires ressenties semblent être un paramètre plus sensible aux altérations périphériques dans les heures suivant la DHR.

Economie de course

Les effets bénéfiques observés en condition CGs 24h après la DHR sur les paramètres de fatigue périphérique et de DOMS n'ont cependant pas entraîné d'effet bénéfique mesurable sur l'EC et les paramètres cardio-respiratoires. En effet, la restauration de l'EC était très rapide quelle que soit la condition textile chez ces sujets très entraînés, puisqu'aucune différence significative n'a été relevée entre les mesures réalisées pendant les 5 premières minutes de DHR et les mesures réalisées 24h après. Indépendamment de l'utilisation de CGs, des études précédentes ont rapporté une altération de l'EC 48 h après une DHR chez des coureurs et triathlètes bien entraînés (Braun and Dutto, 2003), qui se prolonge même jusqu'à 5 jours chez des sujets non entraînés (Chen et al., 2009). Dans ces études, l'altération de l'EC était associée à une augmentation des marqueurs de dommages musculaires (*e.g.* diminution de FMV, activité de la créatine kinase) ou à des changements de la mécanique de foulée (*e.g.* augmentation de la fréquence des foulées), mettant en évidence une relation entre l'EC et les dommages musculaires chez des sujets non accoutumés aux sollicitations spécifiques d'une DHR. Par conséquent, l'EC serait un indicateur trop macroscopique pour être sensible à certaines stratégies externes de préservation des dommages musculaires telles que le port de CGs, chez des sujets déjà bien entraînés et adaptés aux contraintes spécifiques d'une course de descente (Shaw et al., 2018).

7.3. Limites des études et perspectives

7.3.1. Limites méthodologiques

Les études de cette thèse ont été réalisées avec un nombre restreint de sujets. Cependant, cet effectif permettait d'avoir un niveau élevé et homogène en termes de performance aérobie (valeurs de $VO_{2max} > 60 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) et d'expertise technique (pratique compétitive depuis plus de 7 ans). Il est donc important de préciser que le modèle de performance établi dans l'étude 1 pourrait être différent chez une autre population. Par exemple, la valeur de VO_{2max} ou l'habileté technique en descente pourraient être des facteurs prépondérants de la performance dans une population plus hétérogène (Juillaguet and Doucende, 2018; Lemire et al., 2020).

Nos participants étaient adaptés aux contraintes du trail et plus particulièrement de la course de descente. En effet, l'effet chronique de l'entraînement permet de générer des réponses adaptatives des fibres musculaires, les rendant plus résistantes aux dommages lors de sollicitations excentriques (mécanisme du RBE) (Eston et al., 1995; Hyldahl et al., 2017). Le degré d'expertise des sujets a donc probablement influencé les résultats des études 2 et 3, puisque les sujets étaient en partie « immunisés » par l'entraînement et, d'une certaine manière, protégés contre les perturbations neuromusculaires et métaboliques induites classiquement par un trail ou une DHR. Par ailleurs, les coureurs entraînés ne modifient pas leur patron de foulée et s'adaptent au port de CGs par une modification de k_{leg} ou du recrutement musculaire, contrairement à des sujets moins expérimentés chez qui des adaptations de foulée sont observées (Kerhervé et al., 2017; Stickford et al., 2015). Ainsi, le bénéfice potentiel conféré par le port de CGs dans cette catégorie de population est réduit (Stickford et al., 2015).

D'autre part, le délai méthodologique de 7 à 10 min entre l'arrêt de l'effort (trail ou DHR) et l'évaluation neuromusculaire a probablement conduit à sous-estimer les indices de fatigue centrale et périphérique (Froyd et al., 2013), pouvant ainsi masquer un potentiel bénéfice conféré par les CGs sur ces paramètres, et nuire à la compréhension des effets du port de CGs à l'effort sur les dommages musculaires et la fatigue. De futures investigations pourraient utiliser des analyses histologiques via des biopsies musculaires (Valle et al., 2013) ou un indicateur de relaxation transverse par imagerie par résonance magnétique (Maeo et al., 2017) afin de mieux appréhender l'impact du port de CGs sur l'ampleur des dommages musculaires (*e.g.* perturbation des sarcomères) et sur l'œdème inflammatoire post-DHR ou trail.

Enfin, bien qu'une grande majorité des effets bénéfiques du port de CGs pendant la DHR aient été rapportés sur les muscles EG durant la phase de récupération, on ne peut pas déterminer si l'usage

seul du cuissard à haute intensité de compression est à l'origine de ces effets, ou si l'effet protecteur est attribué à l'association de cuissard et manchons de compression. Pour statuer sur ce point, il serait pertinent de répéter la descente dans différentes conditions textiles, ce qui augmenterait le niveau de contraintes pour les participants à l'étude.

7.3.2.Limites potentielles du port de textile compressif dans le processus d'entraînement

Les DOMS, le stress oxydatif et les mécanismes inflammatoires mis en jeu en phase de récupération ont un rôle dans l'adaptation musculaire et osseuse à l'entraînement (Sonkodi et al., 2020). Ainsi, la prise d'anti-inflammatoires atténue l'augmentation du nombre de cellules satellites en phase de récupération, perturbant ainsi l'adaptation musculaire à l'effort (Lundberg et Howatson, 2018; Mackey et al., 2007). De même, la prise d'anti-oxydants inhibe la signalisation protéique immédiatement après un entraînement en force, mais n'aurait pas d'impact sur la synthèse protéique ou la croissance musculaire de façon chronique sur 10 semaines d'entraînement (Paulsen et al., 2014b). Sur le plan des adaptations à l'entraînement en endurance, une supplémentation quotidienne en vitamine C et E atténue l'augmentation des marqueurs de biogenèse mitochondriale (Paulsen et al., 2014a). Par conséquent, il semblerait nécessaire de s'assurer que le port habituel de CGs à l'entraînement n'interfère pas avec les adaptations musculaires et mitochondriales, notamment chez les pratiquants récréatifs ou moyennement entraînés.

Conclusion et applications pratiques

Le premier objectif de cette thèse reposait sur l'identification des déterminants physiologiques de la performance en trail courte distance, afin d'élaborer un modèle de performance spécifique à ce type d'épreuve. Les résultats de la première étude indiquent que le modèle physiologique classique de la performance en course d'endurance n'est pas adapté pour modéliser la performance en trail courte distance au sein d'un groupe homogène de coureurs de trail expérimentés et entraînés. L'incorporation de facteurs plus spécifiques à l'épreuve de trail tels que l'endurance musculaire ou l'économie de course mesurée en montée, associés à un des paramètres classiques (*i.e.* consommation maximale d'oxygène), permet l'obtention d'un modèle significatif et hautement prédictif de la performance lors d'un trail de format S. Ainsi, l'évaluation et le développement des qualités aérobies et de l'endurance musculaire seront des axes majeurs de l'entraînement chez des coureurs expérimentés. Des études futures procédant à des mesures d'endurance musculaire et d'économie de course en conditions spécifiques (*i.e.* endurance musculaire concentrique et excentrique des muscles extenseurs du genou et fléchisseurs plantaires ; économie de course à différentes pentes et différentes vitesses, sur terrain naturel) permettraient sans doute d'affiner encore la spécificité et la sensibilité de cette modélisation, et de l'élargir à un spectre plus large de coureurs et coureuses, l'économie de course sur terrain naturel étant un paramètre évoluant avec le niveau d'expertise des individus (Hébert-Losier et al., 2014; Jensen et al., 1999).

En considérant l'importance de l'endurance musculaire dans la performance en trail courte distance, ainsi que la spécificité de la sollicitation musculaire engendrée par la succession de sections ascendantes et descendante (Vernillo et al., 2020b) ainsi que l'intensité élevée maintenue au cours de l'épreuve (Ehrström et al., 2017; Rodríguez-Marroyo et al., 2018), le second objectif de cette thèse était d'évaluer l'efficacité du port de textile de compression comme stratégie visant à réduire les dommages musculaires et la fatigue neuromusculaire en conditions écologiques. Nous avons émis l'hypothèse selon laquelle le port du textile de compression pendant l'épreuve permettait d'atténuer les altérations périphériques, et par conséquent exercerait un effet bénéfique sur la fonction neuromusculaire et l'économie de course.

Dans ce contexte, l'étude 2 avait pour objectif d'évaluer l'influence du port d'un cuissard (7,5 mmHg) et de chaussettes de compression (18 mmHg à la cheville, 13 mmHg au mollet) lors d'une épreuve simulée type trail de format XS sur la fonction neuromusculaire et l'EC chez des coureurs de trail entraînés. Les résultats de cette étude montrent que le port de textile de compression pendant l'effort n'a pas d'effet positif sur l'économie de course ou les niveaux de fatigue centrale et

périphérique mesurés après l'épreuve. Cependant, l'EC pourrait être un indicateur trop macroscopique pour être sensible à certaines stratégies externes de préservation des dommages musculaires telles que le port de CGs, chez des sujets déjà bien entraînés et adaptés aux contraintes spécifiques d'une course de descente (Shaw et al., 2018). De plus, l'ampleur de la fatigue périphérique a probablement été sous-estimée dans les études 2 et 3, compte-tenu du délai méthodologique entre la fin de l'exercice et l'évaluation de la fonction neuromusculaire (7 à 10 min) (Froyd et al., 2013). Un potentiel effet bénéfique conféré par le port de CGs sur ce paramètre pourrait ainsi avoir été masqué.

En pratique, ces résultats suggèrent que le port de textile à faible niveau de compression disponible dans le commerce ne semble pas être une stratégie externe bénéfique dans l'optimisation de la performance pour une épreuve de trail de durée < 2h dans une population de coureurs très entraînés. Il serait intéressant de déterminer l'efficacité du port de textile de compression au cours d'un trail de plus longue durée, et si l'adoption d'une intensité de compression supérieure serait plus efficace (Hill et al., 2017).

L'étude 3 visait à évaluer les effets du port d'un cuissard et de manchons de haute intensité de compression (> 15 mmHg) durant 40 minutes de course en descente sur tapis (-15% de pente) chez une population de coureurs de trail très entraînés, et bénéficiant donc d'un effet protecteur induit par l'entraînement répété à la course en descente. En effet, l'entraînement spécifique en excentrique permet l'adaptation des fibres musculaires à ce type de sollicitation, leur conférant une résistance aux dommages musculaires et à la fatigue (Hyldahl et al., 2017; Meneghel et al., 2013). La répétition de courses en descente à l'entraînement est donc la stratégie principale de réduction des dommages musculaires et des altérations de la fonction neuromusculaire lors d'un exercice de course en descente prolongée ou une épreuve de trail. La course en descente étant un modèle expérimental reconnu pour s'intéresser aux dommages musculaires induits aux muscles extenseurs du genou et fléchisseurs plantaires (Maeo et al., 2017), nous avons émis l'hypothèse selon laquelle l'effet mécanique induit par le port de textile de compression durant une course en descente prolongée permettait de réduire l'intensité des vibrations des tissus mous (Gellaerts et al., 2017; Romain et al., 2017), pouvant ainsi exercer un effet bénéfique sur l'apparition immédiate et retardée de la fatigue centrale et périphérique.

Les résultats montrent que l'usage de textile à haute intensité de compression pendant la course en descente induit des effets bénéfiques sur les vibrations des tissus mous, les réponses neuromusculaires aiguës et retardées et les douleurs musculaires chez des coureurs de trail entraînés. L'atténuation des vibrations des tissus mous attribuée au port de textile de compression pourrait

contribuer, en partie, à la réduction du déficit d'activation volontaire mesurée immédiatement après la course en descente et à l'amélioration de la fonction neuromusculaire en phase de récupération. Ces résultats suggèrent que l'utilisation de textile de compression pendant la course en descente exercerait un « effet protecteur mécanique » qui pourrait constituer une stratégie externe pour tolérer une charge d'entraînement élevée ou pour optimiser le processus de récupération dans les courses à plusieurs étapes qui occasionnent des dommages musculaires importants et un statut inflammatoire prolongé dans le temps (>5 jours) (Giovanelli et al., 2020). Ces effets bénéfiques observés chez des coureurs de trail très entraînés pourraient être encore plus importants chez des sujets moins entraînés. Des études futures seront nécessaires pour décrire les mécanismes impliqués dans la réduction des dommages musculaires et du niveau de fatigue centrale et périphérique observée pour les muscles extenseurs du genou dans la condition unique du port de textile compressif. Par ailleurs, une analyse détaillée de l'impact du port de textile de compression pendant une course en descente sur les mécanismes inflammatoires serait intéressante, dans la mesure où ces derniers sont impliqués dans la signalisation cellulaire permettant la régénération et l'adaptation musculaire à l'entraînement (Peake et al., 2017). Il serait donc nécessaire de s'assurer que le port habituel de textile de compression à l'entraînement n'interfère pas avec les adaptations musculaires, notamment chez les sujets moyennement entraînés.

Bibliographie

- Abbiss, C. R., and Laursen, P. B. (2008). Describing and Understanding Pacing Strategies during Athletic Competition. *Sport. Med.* 38, 239–252. doi:10.2165/00007256-200838030-00004.
- Abe, D., Fukuoka, Y., Muraki, S., Yasukouchi, A., Sakaguchi, Y., and Niihata, S. (2011). Effects of Load and Gradient on Energy Cost of Running. *J. Physiol. Anthropol.* 30, 153–160. doi:10.2114/jpa2.30.153.
- Ahn, A. N., Brayton, C., Bhatia, T., and Martin, P. (2014). Muscle activity and kinematics of forefoot and rearfoot strike runners. *J. Sport Heal. Sci.* 3, 102–112. doi:10.1016/J.JSHS.2014.03.007.
- Ali, A., Caine, M. P., and Snow, B. G. (2007). Graduated compression stockings: Physiological and perceptual responses during and after exercise. *J. Sports Sci.* 25, 413–419. doi:10.1080/02640410600718376.
- Ali, A., Creasy, R. H., and Edge, J. A. (2011). The effect of graduated compression stockings on running performance. *J. strength Cond. Res.* 25, 1385–92. doi:10.1519/JSC.0b013e3181d6848e.
- Allen, D. G., Lamb, G. D., and Westerblad, H. (2008). Skeletal Muscle Fatigue : Cellular Mechanisms. 287–332. doi:10.1152/physrev.00015.2007.
- Altman, A. R., and Davis, I. S. (2012). Barefoot Running: Biomechanics and Implications for Running Injuries. Available at: www.acsm-csmr.org.
- Alvero-Cruz, J. R., Parent Mathias, V., Garcia Romero, J., Carrillo de Albornoz-Gil, M., Benítez-Porres, J., Ordoñez, F. J., et al. (2019). Prediction of Performance in a Short Trail Running Race: The Role of Body Composition. *Front. Physiol.* 10. doi:10.3389/fphys.2019.01306.
- Amann, M. (2012). Significance of Group III and IV muscle afferents for the endurance exercising human. *Clin. Exp. Pharmacol. Physiol.* 39, 831–835. doi:10.1111/j.1440-1681.2012.05681.x.
- Amann, M., Sidhu, S. K., Weavil, J. C., Mangum, T. S., and Venturelli, M. (2015). Autonomic responses to exercise: group III/IV muscle afferents and fatigue. *Auton. Neurosci.* 188, 19–23. doi:10.1016/j.autneu.2014.10.018.
- Anderson, G. S., and Bernhardt, T. (2005). Influence of Moderate Prophylactic Compression on Sport Performance. *Artic. J. Strength Cond. Res.* 19, 292–297. doi:10.1519/1533-4287(2005)19[292:IOMPCO]2.0.CO;2.
- Angus, S. D. (2014). Did recent world record marathon runners employ optimal pacing strategies? *J.*

- Sports Sci.* 32, 31–45. doi:10.1080/02640414.2013.803592.
- Angus, S. D., and Waterhouse, B. J. (2011). Pacing strategy from high-frequency field data: More evidence for neural regulation? *Med. Sci. Sports Exerc.* doi:10.1249/MSS.0b013e3182245367.
- Areces, F., Salinero, J. J., Abian-Vicen, J., González-Millán, C., Ruiz-Vicente, D., Lara, B., et al. (2015). The Use of Compression Stockings During a Marathon Competition to Reduce Exercise-Induced Muscle Damage: Are They Really Useful? *J. Orthop. Sport. Phys. Ther.* 45. doi:10.2519/jospt.2015.5863.
- Assumpção, C. de O., Lima, L. C. R., Oliveira, F. B. D., Greco, C. C., and Denadai, B. S. (2013). Exercise-induced muscle damage and running economy in humans. *ScientificWorldJournal.* 2013, 189149. doi:10.1155/2013/189149.
- Atchison, S. B. (2010). The Effects of Hiking Pole Use on Physiological Variables and Rate of Perceived Exertion While Hiking Uphill. Available at: <https://digitalcommons.calpoly.edu/cgi/viewcontent.cgi?referer=https://www.google.com/&httpsredir=1&article=1324&context=theses>.
- Aura, O., and Komi, P. V. (1986). The mechanical efficiency of locomotion in men and women with special emphasis on stretch-shortening cycle exercises. *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.* 55, 37–43. doi:10.1007/BF00422890.
- Baggaley, M., Vernillo, G., Martinez, A., Horvais, N., Giandolini, M., Millet, G. Y., et al. (2019). Step length and grade effects on energy absorption and impact attenuation in running. *Eur. J. Sport Sci.*, 1–11. doi:10.1080/17461391.2019.1664639.
- Balducci, P., Cléménçon, M., Morel, B., Quiniou, G., Saboul, D., and Hautier, C. A. (2016). Comparison of Level and Graded Treadmill Tests to Evaluate Endurance Mountain Runners. *J. Sports Sci. Med.* 15, 239–46. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27274660>.
- Balducci, P., Cléménçon, M., Trama, R., Blache, Y., and Hautier, C. (2017a). Performance Factors in a Mountain Ultramarathon. *Int. J. Sports Med.* 38, 819–826. doi:10.1055/s-0043-112342.
- Balducci, P., Cléménçon, M., Trama, R., and Hautier, C. A. (2017b). The calculation of the uphill energy cost of running from the level energy cost of running in a heterogeneous group of mountain ultra endurance runners. *Asian J. Sports Med.* doi:10.5812/asjasm.42091.
- Balducci, P., Saboul, D., and Trama, R. (2018). Monitoring heart rates to evaluate pacing on a 75-km MUM. *J. Sports Med. Phys. Fitness.* doi:10.23736/S0022-4707.18.08861-8.

- Balsalobre-Fernández, C., Agopyan, H., and Morin, J.-B. (2016a). The Validity and Reliability of an iPhone App for Measuring Running Mechanics. *J. Appl. Biomech.*, 1–16. doi:10.1123/jab.2016-0104.
- Balsalobre-fernández, C., Glaister, M., and Lockey, R. A. (2015). The validity and reliability of an iPhone app for measuring vertical jump performance. *J. Sports Sci.* 33, 1574–1579. doi:10.1080/02640414.2014.996184.
- Balsalobre-Fernández, C., Santos-Concejero, J., and Grivas, G. V. (2016b). Effects of Strength Training on Running Economy in Highly Trained Runners. *J. Strength Cond. Res.* 30, 2361–2368. doi:10.1519/JSC.0000000000001316.
- Barnes, K. R., and Kilding, A. E. (2014). Strategies to Improve Running Economy. *Sport. Med.* 45, 37–56. doi:10.1007/s40279-014-0246-y.
- Barnes, K. R., and Kilding, A. E. (2015). Running economy: measurement, norms, and determining factors. *Sport. Med. - Open* 1, 8. doi:10.1186/s40798-015-0007-y.
- Barnes, K. R., and Kilding, A. E. (2018). A Randomized Crossover Study Investigating the Running Economy of Highly-Trained Male and Female Distance Runners in Marathon Racing Shoes versus Track Spikes. *Sport. Med.*, 1–12. doi:10.1007/s40279-018-1012-3.
- Baron, B., Grappe, F., and Gros Lambert, A. (2018). The Global Model of Pacing Process for Long and Ultra-Long Distance. *Psychology*. doi:10.4236/psych.2018.914163.
- Barry, B. K., and Enoka, R. M. (2007). The neurobiology of muscle fatigue: 15 years later. *Integr. Comp. Biol.* 47, 465–473. doi:10.1093/icb/icm047.
- Bärtsch, P., and Gibbs, J. S. R. (2007). Effect of Altitude on the Heart and the Lungs. *Circulation*. doi:10.1161/circulationaha.106.650796.
- Bärtsch, P., and Saltin, B. (2008). General introduction to altitude adaptation and mountain sickness. *Scand. J. Med. Sci. Sports*. doi:10.1111/j.1600-0838.2008.00827.x.
- Bassett, D., and Howley, E. T. (2000). Limiting factors for maximum oxygen uptake and determinants of endurance performance. *Med. Sci. Sport. Exerc.* 32, 70–84. doi:10.1097/00005768-200001000-00012.
- Belli, A., and Bosco, C. (1992). Influence of stretch-shortening cycle on mechanical behaviour of triceps surae during hopping. *Acta Physiol. Scand.* 144, 401–408. doi:10.1111/j.1748-

1716.1992.tb09313.x.

- Berryman, Mujika, Arvisais, Roubeix, Binet, Bosquet, et al. (2016). Strength Training for Middle- and Long-Distance Performance: A Meta-Analysis. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 11, 86–95. doi:10.1123/ijsp.2015-0012.
- Bieuzen, F., Brisswalter, J., Easthope, C., Vercruyssen, F., Bernard, T., and Hausswirth, C. (2014). Effect of wearing compression stockings on recovery after mild exercise-induced muscle damage. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 9, 256–264. doi:10.1123/IJSP.2013-0126.
- Bigland-Ritchie, B. (1981). EMG and fatigue of human voluntary and stimulated contractions. *Ciba Found. Symp.* 82, 130–56. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/6913468>.
- Bigland-Ritchie, B. R., and Woods, J. J. (1984). Changes in muscle contractile properties and neural control during human muscular fatigue. *Muscle Nerve* 7, 691–699. doi:10.1002/mus.880070902.
- Bigland-Ritchie, B., and Woods, J. J. (1976). Integrated electromyogram and oxygen uptake during positive and negative work. *J. Physiol.* 260, 267–277. doi:10.1113/jphysiol.1976.sp011515.
- Black, C. D., and McCully, K. K. (2008). Muscle injury after repeated bouts of voluntary and electrically stimulated exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.* 40, 1605–1615. doi:10.1249/MSS.0b013e3181788dbe.
- Bongiovanni, L. G., Hagbarth, K. E., and Stjernberg, L. (1990). Prolonged muscle vibration reducing motor output in maximal voluntary contractions in man. *J. Physiol.* 423, 15–26. doi:10.1113/jphysiol.1990.sp018008.
- Borg, G. (1970). Perceived exertion as an indicator of somatic stress. *Scand. J. Rehabil. Med.* 2, 92–8. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/5523831>.
- Born, D. P., Stöggl, T., Swarén, M., and Björklund, G. (2017). Near-infrared spectroscopy: More accurate than heart rate for monitoring intensity in running in hilly terrain. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* doi:10.1123/ijsp.2016-0101.
- Borràs, X., Balius, X., Drobnic, F., Til, L., and Turmo, A. (2011). Effects of lower body compression garment in muscle oscillation and tissular injury during intense exercise girsane research group , high performance sport center (car), sant cugat girsane research group , health consortium of terrassa (cst), terrassa. 11, 685–688.
- Boyas, S., and Guével, A. (2011). Neuromuscular fatigue in healthy muscle: Underlying factors and

- adaptation mechanisms. *Ann. Phys. Rehabil. Med.* 54, 88–108. doi:10.1016/j.rehab.2011.01.001.
- Boyer, K. A., and Nigg, B. M. (2004). Muscle activity in the leg is tuned in response to impact force characteristics. *J. Biomech.* 37, 1583–1588. doi:10.1016/J.JBIOMECH.2004.01.002.
- Brandenberger, K. J., Warren, G. L., Ingalls, C. P., Otis, J. S., and Doyle, J. A. (2019). Downhill Running Impairs Activation and Strength of the Elbow Flexors. *J. Strength Cond. Res.*, 1. doi:10.1519/JSC.0000000000003111.
- Braun, W. A., and Dutto, D. J. (2003). The effects of a single bout of downhill running and ensuing delayed onset of muscle soreness on running economy performed 48 h later. *Eur. J. Appl. Physiol.* 90, 29–34. doi:10.1007/s00421-003-0857-8.
- Breiner, T. J., Ortiz, A. L. R., and Kram, R. (2018). Level, uphill and downhill running economy values are strongly inter-correlated. *Eur. J. Appl. Physiol.*, 1–8. doi:10.1007/s00421-018-4021-x.
- Bringard, A., Perrey, S., and Belluye, N. (2006). Aerobic energy cost and sensation responses during submaximal running exercise - Positive effects of wearing compression tights. *Int. J. Sports Med.* 27, 373–378. doi:10.1055/s-2005-865718.
- Broatch, J. R., Brophy-Williams, N., Phillips, E. J., O'Bryan, S. J., Halson, S. L., Barnes, S., et al. (2019). Compression Garments Reduce Muscle Movement and Activation during Submaximal Running. *Med. Sci. Sport. Exerc.*, 1. doi:10.1249/MSS.0000000000002182.
- Brophy-Williams, N., Driller, M. W., Kitic, C. M., Fell, J. W., and Halson, S. L. (2018). Wearing compression socks during exercise aids subsequent performance. *J. Sci. Med. Sport* 0. doi:10.1016/j.jsams.2018.06.010.
- Brown, F., Gissane, C., Howatson, G., van Someren, K., Pedlar, C., and Hill, J. (2017). Compression Garments and Recovery from Exercise: A Meta-Analysis. *Sport. Med.*, 1–23. doi:10.1007/s40279-017-0728-9.
- Brueckner, J. C., Atchou, G., Capelli, C., Duvallet, A., Barrault, D., Jusselin, E., et al. (1991). The energy cost of running increases with the distance covered. *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.* 62, 385–389. doi:10.1007/BF00626607.
- Brughelli, M., and Cronin, J. (2008). A review of research on the mechanical stiffness in running and jumping: Methodology and implications. *Scand. J. Med. Sci. Sport.* 18, 417–426. doi:10.1111/j.1600-0838.2008.00769.x.

- Buczek, F. L., and Cavanagh, P. R. (1990). Stance phase knee and ankle kinematics and kinetics during level and downhill running. *Med. Sci. Sports Exerc.* 22, 669–77. doi:10.1249/00005768-199010000-00019.
- Burns, G. T., Zandler, J. M., and Zernicke, R. F. (2018). Step Frequency Patterns of Elite Ultramarathon Runners during a 100-km Road Race. *J. Appl. Physiol.*, japplphysiol.00374.2018. doi:10.1152/japplphysiol.00374.2018.
- Byrne, C., and Eston, R. (2002a). Maximal-intensity isometric and dynamic exercise performance after eccentric muscle actions. *J. Sports Sci.* 20, 951–959. doi:10.1080/026404102321011706.
- Byrne, C., and Eston, R. (2002b). The effect of exercise-induced muscle damage on isometric and dynamic knee extensor strength and vertical jump performance. *J. Sports Sci.* 20, 417–425. doi:10.1080/026404102317366672.
- Byrne, C., Eston, R. G., and Edwards, R. H. T. (2001). Characteristics of isometric and dynamic strength loss following eccentric exercise-induced muscle damage. *Scand. J. Med. Sci. Sport.* 11, 134–140. doi:10.1046/j.1524-4725.2001.110302.x.
- Byrne, C., Twist, C., and Eston, R. (2004). Neuromuscular Function after Exercise-Induced Muscle Damage: Theoretical and Applied Implications. *Sport. Med.* 34, 49–69. doi:10.2165/00007256-200434010-00005.
- Carmona, G., Roca, E., Guerrero, M., Cussó, R., Bàrcena, C., Mateu, M., et al. (2019). Fibre-type-specific and Mitochondrial Biomarkers of Muscle Damage after Mountain Races. *Int. J. Sports Med.* doi:10.1055/a-0808-4692.
- Carroll, T. J., Taylor, J. L., and Gandevia, S. C. (2017). Recovery of central and peripheral neuromuscular fatigue after exercise. *J. Appl. Physiol.* 122, 1068–1076. doi:10.1152/japplphysiol.00775.2016.
- Cavagna, G. A., Heglund, N. C., Harry, J. D., and Mantovani, M. (1994). Storage and release of mechanical energy by contracting frog muscle fibres. *J. Physiol.* 481, 689–708. doi:10.1113/jphysiol.1994.sp020474.
- Chapman, R. F. (2013). The individual response to training and competition at altitude. *Br. J. Sports Med.* 47, i40-4. doi:10.1136/bjsports-2013-092837.
- Chen, C. H., Nosaka, K., Chen, H. L., Lin, M. J., Tseng, K. W., and Chen, T. C. (2011). Effects of flexibility training on eccentric exercise-induced muscle damage. *Med. Sci. Sports Exerc.* 43, 491–500. doi:10.1249/MSS.0b013e3181f315ad.

- Chen, H. L., Nosaka, K., and Chen, T. C. (2012a). Muscle damage protection by low-intensity eccentric contractions remains for 2 weeks but not 3 weeks. *Eur. J. Appl. Physiol.* doi:10.1007/s00421-011-1999-8.
- Chen, T. C. C., Chen, H. L., Pearce, A. J., and Nosaka, K. (2012b). Attenuation of eccentric exercise-induced muscle damage by preconditioning exercises. *Med. Sci. Sports Exerc.* 44, 2090–2098. doi:10.1249/MSS.0b013e31825f69f3.
- Chen, T. C., Chen, H.-L., Lin, M.-J., Chen, C.-H., Pearce, A. J., and Nosaka, K. (2013). Effect of two maximal isometric contractions on eccentric exercise-induced muscle damage of the elbow flexors. *Eur. J. Appl. Physiol.* 113, 1545–54. doi:10.1007/s00421-012-2581-8.
- Chen, T. C., Chen, H.-L., Lin, M.-J., Yu, H.-I., and Nosaka, K. (2016). Contralateral Repeated Bout Effect of Eccentric Exercise of the Elbow Flexors. *Med. Sci. Sports Exerc.* 48, 2030–9. doi:10.1249/MSS.0000000000000991.
- Chen, T. C., Chen, H. L., Lin, M. J., Wu, C. J., and Nosaka, K. (2010). Potent protective effect conferred by four bouts of low-intensity eccentric exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.* doi:10.1249/MSS.0b013e3181c0a818.
- Chen, T. C., Chen, H., Wu, C., Lin, M., Chen, C., Wang, L., et al. (2007a). Changes in running economy following a repeated bout of downhill running. *J. Exerc. Sci. Fit.* 5, 109–117. doi:10.1249/00005768-200605001-01640.
- Chen, T. C., Nosaka, K., Lin, M.-J., Chen, H.-L., and Wu, C.-J. (2009). Changes in running economy at different intensities following downhill running. *J. Sports Sci.* 27, 1137–1144. doi:10.1080/02640410903062027.
- Chen, T. C., Nosaka, K., and Sacco, P. (2006). Intensity of eccentric exercise, shift of optimum angle, and the magnitude of repeated-bout effect. *J. Appl. Physiol.* 102, 992–999. doi:10.1152/jappphysiol.00425.2006.
- Chen, T. C., Nosaka, K., and Tu, J. H. (2007b). Changes in running economy following downhill running. *J. Sports Sci.* 25, 55–63. doi:10.1080/02640410600718228.
- Chen, T. C., Nosaka, K., and Wu, C. C. (2008). Effects of a 30-min running performed daily after downhill running on recovery of muscle function and running economy. *J. Sci. Med. Sport* 11, 271–279. doi:10.1016/j.jsams.2007.02.015.
- Chen, T. C., Yang, T. J., Huang, M. J., Wang, H. S., Tseng, K. W., Chen, H. L., et al. (2019). Damage and

- the repeated bout effect of arm, leg, and trunk muscles induced by eccentric resistance exercises. *Scand. J. Med. Sci. Sport.* 29, 725–735. doi:10.1111/sms.13388.
- Cheung, K., Hume, P., and Maxwell, L. (2003). *Delayed onset muscle soreness : treatment strategies and performance factors*. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12617692>.
- Cheung, S. S., and Sleivert, G. G. (2004). Multiple triggers for hyperthermic fatigue and exhaustion. *Exerc. Sport Sci. Rev.* 32, 100–6. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15243205>.
- Choi, S. J. (2014). Cellular mechanism of eccentric-induced muscle injury and its relationship with sarcomere heterogeneity. *J. Exerc. Rehabil.* 10, 200–204. doi:10.12965/jer.140139.
- Clarkson, P., Byrnes, W., McCormick, K., Turcotte, L., and White, J. (1986). Muscle Soreness and Serum Creatine Kinase Activity Following Isometric, Eccentric, and Concentric Exercise. *Int. J. Sports Med.* 07, 152–155. doi:10.1055/s-2008-1025753.
- Clarkson, P. M., and Hubal, M. J. (2002). Exercise-Induced Muscle Damage in Humans. *Am. J. Phys. Med. Rehabil.* 81. doi:10.1097/01.PHM.0000029772.45258.43.
- Cona, G., Cavazzana, A., Paoli, A., Marcolin, G., Grainer, A., Bisiacchi, P. S., et al. (2015). It's a matter of mind! Cognitive functioning predicts the athletic performance in ultra-marathon runners. *PLoS One* 10, e0132943. doi:10.1371/journal.pone.0132943.
- Conley, D. L., and Krahenbuhl, G. S. (1980). Running economy and distance running performance of highly trained athletes. *Med. Sci. Sports Exerc.* 12, 357–60. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7453514>.
- Cooke, E. A., Benkö, T., O'Connell, B. M., McNally, M. A., and Mollan, R. A. B. (1996). The Effect of Graduated Compression Stockings on Lower Limb Venous Haemodynamics. *Phlebol. J. Venous Dis.* 11, 141–145. doi:10.1177/026835559601100403.
- Costill, D. L., Jansson, E., Gollnick, P. D., and Saltin, B. (1974). Glycogen Utilization in Leg Muscles of Men during Level and Uphill Running. *Acta Physiol. Scand.* 91, 475–481. doi:10.1111/j.1748-1716.1974.tb05703.x.
- Costill, D. L., Thomason, H., and Roberts, E. (1973). Fractional utilization of the aerobic capacity during distance running. *Med. Sci. Sports* 5, 248–52. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/4774203>.
- Coyle, E. F. (1995). Integration of the physiological factors determining endurance performance ability.

- Exerc. Sport Sci. Rev.* 23, 25–63. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7556353>.
- Coyle, E. F., Coggan, A. R., Hopper, M. K., and Walters, T. J. (2017). Determinants of endurance in well-trained cyclists. *J. Appl. Physiol.* 64, 2622–2630. doi:10.1152/jappl.1988.64.6.2622.
- Coza, A., Nigg, B. M., and Fliri, L. (2010). Quantification of soft-tissue vibrations in running: accelerometry versus high-speed motion capture. *J. Appl. Biomech.* 26, 367–72. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20841629>.
- Cronin, J. B., Oliver, M., and McNair, P. J. (2004). Muscle stiffness and injury effects of whole body vibration. *Phys. Ther. Sport* 5, 68–74. doi:10.1016/S1466-853X(04)00020-3.
- da Silva, C. A., Helal, L., da Silva, R. P., Belli, K. C., Umpierre, D., and Stein, R. (2018). Association of Lower Limb Compression Garments During High-Intensity Exercise with Performance and Physiological Responses: A Systematic Review and Meta-analysis. *Sport. Med.*, 1–15. doi:10.1007/s40279-018-0927-z.
- Daley, M. A., and Usherwood, J. R. (2010). Two explanations for the compliant running paradox: Reduced work of bouncing viscera and increased stability in uneven terrain. *Biol. Lett.* doi:10.1098/rsbl.2010.0175.
- Damas, F. (2016). Susceptibility to Exercise-Induced Muscle Damage : a Cluster Analysis with a Large Sample. *Int. J. Sports Med.* 37, 633–640. doi:10.1055/s-0042-100281.
- Dandrieux, P. E., Thouze, A., and Rossi, J. (2020). Acute effect of thigh compression garment on muscle oscillations during running: impact of speed and slope. *Comput. Methods Biomech. Biomed. Engin.* 23, S66–S68. doi:10.1080/10255842.2020.1812161.
- Daniels, J., and Daniels, N. (1992). Running economy of elite male and elite female runners. *Med. Sci. Sports Exerc.* 24, 483–489. doi:10.1249/00005768-199204000-00015.
- Daviaux, Y., Hintzy, F., Samozino, P., and Horvais, N. (2013). Effect of using poles on foot-ground kinetics during stance phase in trail running. *Eur. J. Sport Sci.* doi:10.1080/17461391.2012.740505.
- Davies, B., Daggett, A., Jakeman, P., and Mulhall, J. (1984). Maximum oxygen uptake utilising different treadmill protocols. *Br. J. Sports Med.* 18, 74–9. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/6466933>.
- Davis, J. M., and Bailey, S. P. (1997). Possible mechanisms of central nervous system fatigue during

exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.* 29, 45–57. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9000155>.

de Hoyo, M., Carrasco, L., Da Silva-Grigoletto, M. E., Sañudo, B., Caballero-Villarraso, J., Arriaza, E., et al. (2013). Impact of an acute bout of vibration on muscle contractile properties, creatine kinase and lactate dehydrogenase response. *Eur. J. Sport Sci.* 13, 666–673. doi:10.1080/17461391.2013.774052.

Deaner, R. O., Carter, R. E., Joyner, M. J., and Hunter, S. K. (2015). Men are more likely than women to slow in the marathon. *Med. Sci. Sports Exerc.* 47, 607–16. doi:10.1249/MSS.0000000000000432.

Debenham, J., Travers, M., Gibson, W., Campbell, A., and Allison, G. (2015). Eccentric Fatigue Modulates Stretch-shortening Cycle Effectiveness - A Possible Role in Lower Limb Overuse Injuries. *Int. J. Sports Med.* doi:10.1055/s-0035-1549923.

Defer, T., Juillaguet, R., Giandolini, M., Pavaille, S., Horvais, N., Cassirame, J., et al. (2019). Does shoe heel-to-toe drop have an influence on performance in downhill trail running? *Comput. Methods Biomech. Biomed. Engin.* 22, S238–S239. doi:10.1080/10255842.2020.1714254.

Degache, F., Guex, K., Fourchet, F., Morin, J. B., Millet, G. Y. G. P., Tomazin, K., et al. (2013). Changes in running mechanics and spring-mass behaviour induced by a 5-hour hilly running bout. *J. Sports Sci.* 31, 299–304. doi:10.1080/02640414.2012.729136.

Del Coso, J., Fernández de Velasco, D., Fernández, D., Abián-Vicen, J., Salinero, J. J., González-Millán, C., et al. (2013). Running pace decrease during a marathon is positively related to blood markers of muscle damage. *PLoS One* 8, e57602. doi:10.1371/journal.pone.0057602.

Denadai, B. S., de Aguiar, R. A., de Lima, L. C. R., Greco, C. C., and Caputo, F. (2017). Explosive Training and Heavy Weight Training are Effective for Improving Running Economy in Endurance Athletes: A Systematic Review and Meta-Analysis. *Sport. Med.* 47, 545–554. doi:10.1007/s40279-016-0604-z.

DeVita, P., Janshen, L., Rider, P., Solnik, S., and Hortobágyi, T. (2008). Muscle work is biased toward energy generation over dissipation in non-level running. *J. Biomech.* 41, 3354–3359. doi:10.1016/j.jbiomech.2008.09.024.

Dewolf, A. H., Peñailillo, L. E., and Willems, P. A. (2016). The rebound of the body during uphill and downhill running at different speeds. *J. Exp. Biol.* 219, 2276–2288. doi:10.1242/jeb.142976.

di Prampero, P. E., Atchou, G., Brückner, J.-C., and Moia, C. (1986). The energetics of endurance

- running. *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.* 55, 259–266. doi:10.1007/BF02343797.
- di Prampero, P. E., Salvadego, D., Fusi, S., and Grassi, B. (2009). A simple method for assessing the energy cost of running during incremental tests. *J. Appl. Physiol.* 107, 1068–1075. doi:10.1152/jappphysiol.00063.2009.
- Dick, R. W., and Cavanagh, P. R. (1987). An explanation of the upward drift in oxygen uptake during prolonged sub-maximal downhill running. *Med. Sci. Sports Exerc.* 19, 310–7. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/360024>.
- Dipasquale, D. M., Bloch, R. J., and Lovering, R. M. (2011). Determinants of the repeated-bout effect after lengthening contractions. *Am. J. Phys. Med. Rehabil.* 90, 816–824. doi:10.1097/PHM.0b013e3182240b30.
- Doan, B. K., Kwon, Y. H., Newton, R. U., Shim, J., Popper, E. M., Rogers, R. A., et al. (2003). Evaluation of a lower-body compression garment. *J. Sports Sci.* 21, 601–610. doi:10.1080/0264041031000101971.
- Douglas, J., Pearson, S., Ross, A., and McGuigan, M. (2017). Eccentric Exercise: Physiological Characteristics and Acute Responses. *Sport. Med.* 47, 663–675. doi:10.1007/s40279-016-0624-8.
- Douglas, J., Pearson, S., Ross, A., Mcguigan, M., and Douglas, J. (2016). Chronic Adaptations to Eccentric Training : A Systematic Review. *Sport. Med.* doi:10.1007/s40279-016-0628-4.
- Driller, M. W., and Halson, S. L. (2013). The effects of wearing lower body compression garments during a cycling performance test. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* doi:10.1123/ijsp.8.3.300.
- Duchateau, J., and Baudry, S. (2014). Insights into the neural control of eccentric contractions. *J. Appl. Physiol.* 116, 1418–1425. doi:10.1152/jappphysiol.00002.2013.
- Duchateau, J., and Enoka, R. M. (2016). Neural control of lengthening contractions. *J. Exp. Biol.* 219, 197–204. doi:10.1242/JEB.123158.
- Easthope, C. S., Hausswirth, C., Louis, J., Lepers, R., Vercruyssen, F., and Brisswalter, J. (2010). Effects of a trail running competition on muscular performance and efficiency in well-trained young and master athletes. *Eur. J. Appl. Physiol.* 110, 1107–1116. doi:10.1007/s00421-010-1597-1.
- Easthope, C. S., Nosaka, K., Caillaud, C., Vercruyssen, F., Louis, J., and Brisswalter, J. (2014). Reproducibility of performance and fatigue in trail running. *J. Sci. Med. Sport* 17, 207–211. doi:10.1016/j.jsams.2013.03.009.

- Edwards, W. B., Taylor, D., Rudolphi, T. J., Gillette, J. C., and Derrick, T. R. (2009). Effects of Stride Length and Running Mileage on a Probabilistic Stress Fracture Model. Available at: www.medscape.com.
- Ehrström, S., Tartaruga, M. P., Easthope, C. S., Brisswalter, J., Morin, J.-B., and Vercruyssen, F. (2017). Short Trail Running Race : Beyond the classic model for endurance running performance. *Med. Sci. Sport. Exerc.*, 1. doi:10.1249/MSS.0000000000001467.
- Enders, H., von Tscharnner, V., and Nigg, B. M. (2012). Analysis of damped tissue vibrations in time-frequency space: A wavelet-based approach. *J. Biomech.* 45, 2855–2859. doi:10.1016/j.jbiomech.2012.08.027.
- Engel, F. A., Holmberg, H.-C., and Sperlich, B. (2016). Is There Evidence that Runners can Benefit from Wearing Compression Clothing? *Sport. Med.* 46, 1939–1952. doi:10.1007/s40279-016-0546-5.
- Engel, F., and Sperlich, B. (2016). *Compression garments in sports: Athletic performance and recovery*. Springer International Publishing doi:10.1007/978-3-319-39480-0.
- Enoka, R. M. (1996). Eccentric contractions require unique activation strategies by the nervous system. *J. Appl. Physiol.* 81, 2339–2346. doi:10.1152/jappl.1996.81.6.2339.
- Esculier, J.-F., Dubois, B., Dionne, C. E., Leblond, J., and Roy, J.-S. (2015). A consensus definition and rating scale for minimalist shoes. *J. Foot Ankle Res.* 8, 42. doi:10.1186/s13047-015-0094-5.
- Essén, B. (1978). Glycogen depletion of different fibre types in human skeletal muscle during intermittent and continuous exercise. *Acta Physiol. Scand.* 103, 446–55. doi:10.1111/j.1748-1716.1978.tb06239.x.
- Eston, R. G., Mickleborough, J., and Baltzopoulos, V. (1995). Eccentric activation and muscle damage : biomechanical and physiological considerations during downhill running. *Br. J. Sports Med.* 29, 89–94. doi:10.1136/bjism.29.2.89.
- Fernström, M., Bakkman, L., Tonkonogi, M., Shabalina, I. G., Rozhdestvenskaya, Z., Mattsson, C. M., et al. (2007). Reduced efficiency, but increased fat oxidation, in mitochondria from human skeletal muscle after 24-h ultraendurance exercise. *J. Appl. Physiol.* 102, 1844–1849. doi:10.1152/jappphysiol.01173.2006.
- Ferris, D. P., Liang, K., and Farley, C. T. (1999). Runners adjust leg stiffness for their first step on a new running surface. *J. Biomech.* 32, 787–94. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10433420>.

- Fletcher, J. R., Esau, S. P., and MacIntosh, B. R. (2009). Economy of running: beyond the measurement of oxygen uptake. *J. Appl. Physiol.* 107, 1918–1922. doi:10.1152/jappphysiol.00307.2009.
- Fletcher, J. R., and MacIntosh, B. R. (2015). Achilles tendon strain energy in distance running: consider the muscle energy cost. *J. Appl. Physiol.* doi:10.1152/jappphysiol.00732.2014.
- Fletcher, J. R., and MacIntosh, B. R. (2017). Running Economy from a Muscle Energetics Perspective. *Front. Physiol.* 8. doi:10.3389/fphys.2017.00433.
- Foissac, M. J., Berthollet, R., Seux, J., Belli, A., and Millet, G. Y. (2008). Effects of hiking pole inertia on energy and muscular costs during uphill walking. *Med. Sci. Sports Exerc.* 40, 1117–1125. doi:10.1249/MSS.0b013e318167228a.
- Folland, J. P., Allen, S. J., Black, M. I., Handsaker, J. C., and Forrester, S. E. (2017). *Running Technique is an Important Component of Running Economy and Performance.* doi:10.1249/MSS.0000000000001245.
- Fortes, M. B., Di Felice, U., Dolci, A., Junglee, N. A., Crockford, M. J., West, L., et al. (2013). Muscle-damaging exercise increases heat strain during subsequent exercise heat stress. *Med. Sci. Sports Exerc.* doi:10.1249/MSS.0b013e318294b0f8.
- Foster, C., and Lucia, A. (2007). Running economy : the forgotten factor in elite performance. *Sport. Med.* 37, 316–319. doi:10.2165/00007256-200737040-00011.
- Fouré, A., Nordez, A., and Cornu, C. (2010). Plyometric training effects on Achilles tendon stiffness and dissipative properties. *J. Appl. Physiol.* 109, 849–854. doi:10.1152/jappphysiol.01150.2009.
- Franz, J. R., Wierzbinski, C. M., and Kram, R. (2012). Metabolic cost of running barefoot versus shod: Is lighter better? *Med. Sci. Sports Exerc.* 44, 1519–1525. doi:10.1249/MSS.0b013e3182514a88.
- Fridén, J., and Lieber, R. L. (2001). Eccentric exercise-induced injuries to contractile and cytoskeletal muscle fibre components. *Acta Physiol. Scand.* 171, 321–326. doi:10.1046/j.1365-201X.2001.00834.x.
- Fridén, J., Sjöström, M., and Ekblom, B. (1981). A morphological study of delayed muscle soreness. *Experientia* 37, 506–507. doi:10.1007/BF01986165.
- Fridén, J., Sjöström, M., and Ekblom, B. (1983). Myofibrillar Damage Following Intense Eccentric Exercise in Man. *Int. J. Sports Med.* 04, 170–176. doi:10.1055/s-2008-1026030.
- Friesenbichler, B., Stirling, L. M., Federolf, P., and Nigg, B. M. (2011). Tissue vibration in prolonged

- running. *J. Biomech.* 44, 116–120. doi:10.1016/j.jbiomech.2010.08.034.
- Froyd, C., Millet, G. Y., and Noakes, T. D. (2013). The development of peripheral fatigue and short-term recovery during self-paced high-intensity exercise. *J. Physiol.* 591, 1339–1346. doi:10.1113/jphysiol.2012.245316.
- Fu, W., Wang, X., and Liu, Y. (2015). Impact-induced soft-tissue vibrations associate with muscle activation in human landing movements: An accelerometry and EMG evaluation. in *Technology and Health Care* (IOS Press), S179–S187. doi:10.3233/THC-150952.
- Fuller, J. T., Bellenger, C. R., Thewlis, D., Tsiros, M. D., and Buckley, J. D. (2015). The Effect of Footwear on Running Performance and Running Economy in Distance Runners. *Sport. Med.* 45, 411–422. doi:10.1007/s40279-014-0283-6.
- Fuller, J. T., Thewlis, D., Tsiros, M. D., Brown, N. A. T., Hamill, J., and Buckley, J. D. (2018). Longer-term effects of minimalist shoes on running performance, strength and bone density: A 20-week follow-up study*. *Eur. J. Sport Sci.* doi:10.1080/17461391.2018.1505958.
- Gallardo-Fuentes, F., Gallardo-Fuentes, J., Ramírez-Campillo, R., Balsalobre-Fernández, C., Martínez, C., Caniuqueo, A., et al. (2016). Intersession and intrasession reliability and validity of the my jump app for measuring different jump actions in trained male and female athletes. *J. Strength Cond. Res.* doi:10.1519/JSC.0000000000001304.
- Gandevia, S. C. (2001). Spinal and supraspinal factors in human muscle fatigue. *Physiol. Rev.* 81, 1725–89. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11581501>.
- García-Pinillos, F., Latorre-Román, P., Ramírez-Campillo, R., Párraga-Montilla, J. A., and Roche-Seruendo, L. E. (2019). How does the slope gradient affect spatiotemporal parameters during running? Influence of athletic level and vertical and leg stiffness. *Gait Posture* 68, 72–77. doi:10.1016/j.gaitpost.2018.11.008.
- Gellaerts, J., Pirard, M., Muzic, J., Peseux, M., and Ménétrier, A. (2017). Maximalist vs. minimalist shoes: dose-effect response of elastic compression on muscular oscillations. *J. Sports Med. Phys. Fitness* 57, 1290–1298. doi:10.23736/S0022-4707.16.06721-9.
- Giandolini, M., Arnal, P. J., Millet, G. Y., Peyrot, N., Samozino, P., Dubois, B., et al. (2013). Impact reduction during running: Efficiency of simple acute interventions in recreational runners. *Eur. J. Appl. Physiol.* 113, 599–609. doi:10.1007/s00421-012-2465-y.
- Giandolini, M., Gimenez, P., Temesi, J., Arnal, P. J., Martin, V., Rupp, T., et al. (2016a). Effect of the

- Fatigue Induced by a 110-km Ultramarathon on Tibial Impact Acceleration and Lower Leg Kinematics. *PLoS One* 11, e0151687. doi:10.1371/journal.pone.0151687.
- Giandolini, M., Horvais, N., Rossi, J., Millet, G. Y., Morin, J. B., and Samozino, P. (2016b). Acute and delayed peripheral and central neuromuscular alterations induced by a short and intense downhill trail run. *Scand. J. Med. Sci. Sport.* 26, 1321–1333. doi:10.1111/sms.12583.
- Giandolini, M., Horvais, N., Rossi, J., Millet, G. Y., Morin, J. B., and Samozino, P. (2017). Effects of the foot strike pattern on muscle activity and neuromuscular fatigue in downhill trail running. *Scand. J. Med. Sci. Sport.* 27, 809–819. doi:10.1111/sms.12692.
- Giandolini, M., Horvais, N., Rossi, J., Millet, G. Y., Samozino, P., and Morin, J.-B. (2016c). Foot strike pattern differently affects the axial and transverse components of shock acceleration and attenuation in downhill trail running. *J. Biomech.* 49, 1765–1771. doi:10.1016/j.jbiomech.2016.04.001.
- Giandolini, M., Pavailler, S., Samozino, P., Morin, J., and Horvais, N. (2015). Foot strike pattern and impact continuous measurements during a trail running race: proof of concept in a world-class athlete. *Footwear Sci.* 7, 127–137. doi:10.1080/19424280.2015.1026944.
- Giandolini, M., Vernillo, G., Samozino, P., Horvais, N., Edwards, W. B., Morin, J. B., et al. (2016d). Fatigue associated with prolonged graded running. *Eur. J. Appl. Physiol.* 116, 1859–1873. doi:10.1007/s00421-016-3437-4.
- Gimenez, P., Kerhervé, H., Messonnier, L. A., Féasson, L., and Millet, G. Y. (2013). Changes in the Energy Cost of Running during a 24-h Treadmill Exercise. *Med. Sci. Sport. Exerc.* 45, 1807–1813. doi:10.1249/MSS.0b013e318292c0ec.
- Gindre, C., and Lussiana, T. (2015). Ultra Trail : la premier en bas a gagné. *Zatopek* 35, 48–51.
- Giovanelli, N., Lazzar, S., and Cauci, S. (2020). Muscle damage and inflammatory status biomarkers after a 3-stage trail running race. *J. Sports Med. Phys. Fitness.* doi:10.23736/S0022-4707.20.10997-6.
- Giovanelli, N., Taboga, P., Rejc, E., and Lazzar, S. (2017). Effects of strength, explosive and plyometric training on energy cost of running in ultra-endurance athletes. *Eur. J. Sport Sci.* 17, 805–813. doi:10.1080/17461391.2017.1305454.
- Giovanelli, N., Taboga, P., Rejc, E., Simunic, B., Antonutto, G., and Lazzar, S. (2016). Effects of an Uphill Marathon on Running Mechanics and Lower-Limb Muscle Fatigue. *Int. J. Sports Physiol. Perform.*

doi:10.1123/ijsp.2014-0602.

- Gleeson, M., Blannin, A. K., Zhu, B., Brooks, S., and Cave, R. (1995). Cardiorespiratory, hormonal and haematological responses to submaximal cycling performed 2 days after eccentric or concentric exercise bouts. *J. Sports Sci.* 13, 471–9. doi:10.1080/02640419508732264.
- González-Izal, M., Malanda, A., Gorostiaga, E., and Izquierdo, M. (2012). Electromyographic models to assess muscle fatigue. *J. Electromyogr. Kinesiol.* 22, 501–512. doi:10.1016/j.jelekin.2012.02.019.
- Gordon, A. M., Huxley, A. F., and Jitliant, F. J. (1966). The variation in isometric tension with sarcomere length in vertebrate muscle fibres.
- Gore, S. J., Franklyn-Miller, A., Richter, C., Falvey, E. C., King, E., and Moran, K. (2018). Is stiffness related to athletic groin pain? *Scand. J. Med. Sci. Sports* 28, 1681–1690. doi:10.1111/sms.13069.
- Gottschall, J. S., and Kram, R. (2005a). Energy cost and muscular activity required for leg swing during walking. *J. Appl. Physiol.* 99, 23–30. doi:10.1152/jappphysiol.01190.2004.
- Gottschall, J. S., and Kram, R. (2005b). Ground reaction forces during downhill and uphill running. *J. Biomech.* 38, 445–452. doi:10.1016/j.jbiomech.2004.04.023.
- Gottschall, J. S., and Kram, R. (2005c). Ground reaction forces during downhill and uphill running. *J. Biomech.* 38, 445–452. doi:10.1016/j.jbiomech.2004.04.023.
- Gruet, M. (2018). Fatigue in chronic respiratory diseases: Theoretical framework and implications for real-life performance and rehabilitation. *Front. Physiol.* 9. doi:10.3389/fphys.2018.01285.
- Gruet, M., Temesi, J., Rupp, T., Levy, P., Verges, S., and Millet, G. Y. (2014). Dynamics of corticospinal changes during and after high-intensity quadriceps exercise. *Exp. Physiol.* 99, 1053–1064. doi:10.1113/expphysiol.2014.078840.
- Hamill, J., Derrick, T. R., and Holt, K. G. (1995). Shock attenuation and stride frequency during running. *Hum. Mov. Sci.* 14, 45–60. doi:10.1016/0167-9457(95)00004-C.
- Hamill, J., Moses, M., and Seay, J. (2009). Lower extremity joint stiffness in runners with low back pain. *Res. Sport. Med.* doi:10.1080/15438620903352057.
- Haney, T. A., Mercer, J. A., and MERCER, J. A. (2011). A Description of Variability of Pacing in Marathon Distance Running. *Int. J. Exerc. Sci.* 4, 133–140. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27182360>.

- Hauswirth, C., Bigard, A. X., and Guezennec, C. Y. (1997). Relationships between running mechanics and energy cost of running at the end of a triathlon and a marathon. *Int. J. Sports Med.* 18, 330–339. doi:10.1055/s-2007-972642.
- Haute Autorité de Santé - Compression médicale à usage individuel – Utilisation en pathologies vasculaires Available at: https://www.has-sante.fr/jcms/c_937621/fr/compression-medicale-a-usage-individuel-utilisation-en-pathologies-vasculaires.
- Hayes, P. R., French, D. N., and Thomas, K. (2011). The effect of muscular endurance on running economy. *J. Strength Cond. Res.* 25, 2464–9. doi:10.1519/JSC.0b013e3181fb4284.
- Hébert-Losier, K., Jensen, K., Mourot, L., and Holmberg, H. C. (2014). The influence of surface on the running velocities of elite and amateur orienteer athletes. *Scand. J. Med. Sci. Sport.* 24, e448–e455. doi:10.1111/sms.12224.
- Hill, C. A., Thompson, M. W., Ruell, P. A., Thom, J. M., and White, M. J. (2001). Sarcoplasmic reticulum function and muscle contractile character following fatiguing exercise in humans. *J. Physiol.* 531, 871–8. doi:10.1111/J.1469-7793.2001.0871H.X.
- Hill, J. A., Howatson, G., van Someren, K. A., Davidson, S., and Pedlar, C. R. (2015). The variation in pressures exerted by commercially available compression garments. *Sport. Eng.* doi:10.1007/s12283-015-0170-x.
- Hill, J., Howatson, G., van Someren, K., Gaze, D., Legg, H., Lineham, J., et al. (2017). Effects of Compression Garment Pressure on Recovery from Strenuous Exercise. *Int. J. Sports Physiol. Perform.*, 1–22. doi:10.1123/ijspp.2016-0380.
- Hill, J., Howatson, G., van Someren, K., Leeder, J., and Pedlar, C. (2014). Compression garments and recovery from exercise-induced muscle damage: a meta-analysis. *Br. J. Sports Med.* 48, 1340–1346. doi:10.1136/bjsports-2013-092456.
- Hill, A. V. (1951). The Effect of Series Compliance on the Tension Developed in a Muscle Twitch. *Proc. R. Soc. London. Ser. B, Biol. Sci.* 138, 325–329. doi:10.2307/82742.
- Hintzy, F., Gregoire, N., Samozino, P., Chiementin, X., Bertucci, W., and Rossi, J. (2019). Effect of Thigh-Compression Shorts on Muscle Activity and Soft-Tissue Vibration During Cycling. *J. Strength Cond. Res.* 33, 2145–2152. doi:10.1519/jsc.0000000000002402.
- Hirayama, K., Iwanuma, S., Ikeda, N., Yoshikawa, A., Ema, R., and Kawakami, Y. (2017). Plyometric training favors optimizing muscle-tendon behavior during depth jumping. *Front. Physiol.* 8, 16.

doi:10.3389/fphys.2017.00016.

Hoffman, M. (2008). Anthropometric Characteristics of Ultramarathoners. *Int. J. Sports Med.* 29, 808–811. doi:10.1055/s-2008-1038434.

Hoffman, M. D. (1992). Physiological comparisons of cross-country skiing techniques. *Med. Sci. Sports Exerc.* 24, 1023–32. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1406186>.

Hoffman, M. D. (2014). Pacing by winners of a 161-km mountain ultramarathon. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 9, 1054–1056. doi:10.1123/ijsp.2013-0556.

Hoffman, M. D., and Clifford, P. S. (1990). Physiological responses to different cross country skiing techniques on level terrain. *Med. Sci. Sports Exerc.* 22, 841–8. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2287263>.

Hoffman, M. D., Ingwerson, J. L., Rogers, I. R., Hew-Butler, T., and Stuempfle, K. J. (2012). Increasing Creatine Kinase Concentrations at the 161-km Western States Endurance Run. *Wilderness Environ. Med.* 23, 56–60. doi:10.1016/j.wem.2011.11.001.

Hoffman, M. D., Lebus, D. K., Ganong, A. C., Casazza, G. A., and Loan, M. V. (2010). Body Composition of 161-km Ultramarathoners. *Int. J. Sports Med.* 31, 106–109. doi:10.1055/s-0029-1241863.

Holt, N. L., Lee, H., Kim, Y., and Klein, K. (2014). Exploring Experiences of Running an Ultramarathon. *Sport Psychol.* 28, 22–35. doi:10.1123/tsp.2013-0008.

Hoogkamer, W., Kipp, S., Frank, J. H., Farina, E. M., Luo, G., and Kram, R. (2017). A Comparison of the Energetic Cost of Running in Marathon Racing Shoes. *Sport. Med.* doi:10.1007/s40279-017-0811-2.

Hoogkamer, W., Kipp, S., and Kram, R. (2019). The Biomechanics of Competitive Male Runners in Three Marathon Racing Shoes: A Randomized Crossover Study. *Sport. Med.* 49, 133–143. doi:10.1007/s40279-018-1024-z.

Hopkins, W. G., Marshall, S. W., Batterham, A. M., and Hanin, J. (2009). Progressive statistics for studies in sports medicine and exercise science. *Med. Sci. Sports Exerc.* 41, 3–12. doi:10.1249/MSS.0b013e31818cb278.

Horvais, N., and Samozino, P. (2013). Effect of midsole geometry on foot-strike pattern and running kinematics. *Footwear Sci.* 5, 81–89. doi:10.1080/19424280.2013.767863.

Howard, R. M., Conway, R., and Harrison, A. J. (2018). Muscle activity in sprinting: a review. *Sport.*

- Biomech.* 17, 1–17. doi:10.1080/14763141.2016.1252790.
- Howatson, G., and van Someren, K. A. (2007). Evidence of a contralateral repeated bout effect after maximal eccentric contractions. *Eur. J. Appl. Physiol.* 101, 207–214. doi:10.1007/s00421-007-0489-5.
- Hreljac, A., Marshall, R. N., and Hume, P. A. (2000). Evaluation of lower extremity overuse injury potential in runners. *Med. Sci. Sports Exerc.* 32, 1635–41. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10994917>.
- Hsu, W.-C., Tseng, L.-W., Chen, F.-C., Wang, L.-C., Yang, W.-W., Lin, Y.-J., et al. (2017). Effects of compression garments on surface EMG and physiological responses during and after distance running. *J. Sport Heal. Sci.*, 1–7. doi:10.1016/j.jshs.2017.01.001.
- Hunter, I., and Smith, G. A. (2007). Preferred and optimal stride frequency, stiffness and economy: Changes with fatigue during a 1-h high-intensity run. *Eur. J. Appl. Physiol.* doi:10.1007/s00421-007-0456-1.
- Hunter, S. K., Joyner, M. J., and Jones, A. M. (2015). The two-hour marathon: What’s the equivalent for women? *J. Appl. Physiol.* 118, 1321–3. doi:10.1152/jappphysiol.00852.2014.
- Hyldahl, R. D., Chen, T. C., and Nosaka, K. (2017). Mechanisms and Mediators of the Skeletal Muscle Repeated Bout Effect. *Exerc. Sport Sci. Rev.* 45, 24–33. doi:10.1249/JES.0000000000000095.
- Ingen Schenau, G. J. va., and Cavanagh, P. R. (1990). Power equations in endurance sports. *J. Biomech.* 23, 865–881. doi:10.1016/0021-9290(90)90352-4.
- Ishijima, T., Fukunaga, T., Sakamoto, S., and Higuchi, M. (2011). Physiology Drift in Oxygen Consumption during Prolonged Sub-maximal Exercise in Subjects of Different Training Status. Available at: <http://taiiku-gakkai.or.jp/>.
- Ishikawa, M., and Komi, P. V. (2008). Muscle Fascicle and Tendon Behavior During Human Locomotion Revisited. *Exerc. Sport Sci. Rev.* 36, 193–199. doi:10.1097/JES.0b013e3181878417.
- Jensen, K., Johansen, L., and Karkkainen, O.-P. (1999). Economy in track runners and orienteers during path and terrain running. *J. Sports Sci.* 17, 945–950. doi:10.1080/026404199365335.
- Jones, A. M. (2006). The Physiology of the World Record Holder for the Women’s Marathon. *Int. J. Sport. Sci. Coach.* 1.
- Jones, A. M., and Vanhatalo, A. (2017). The “Critical Power” Concept: Applications to Sports

- Performance with a Focus on Intermittent High-Intensity Exercise. *Sports Med.* 47, 65–78. doi:10.1007/s40279-017-0688-0.
- Jones, A. M., Vanhatalo, A., Burnley, M., Morton, R. H., and Poole, D. C. (2010). Critical power: Implications for determination of VO₂max and exercise tolerance. *Med. Sci. Sports Exerc.* doi:10.1249/MSS.0b013e3181d9cf7f.
- Jones, D. A. (1996). High- and low-frequency fatigue revisited. *Acta Physiol. Scand.* 156, 265–270. doi:10.1046/j.1365-201X.1996.192000.x.
- Jones, D. A., Newham, D. J., Round, J. M., and Tolfree, S. E. (1986). Experimental human muscle damage: morphological changes in relation to other indices of damage. *J. Physiol.* 375, 435–48. doi:10.1113/jphysiol.1986.sp016126.
- Joyner, M. J. (2016). Fatigue: where did we come from and how did we get here? *Med. Sci. Sports Exerc.* doi:10.1249/MSS.0000000000000938.
- Joyner, M. J., and Coyle, E. F. (2008). Endurance exercise performance: the physiology of champions. *J. Physiol.* 586, 35–44. doi:10.1113/jphysiol.2007.143834.
- Jubeau, M., Rupp, T., Temesi, J., Perrey, S., Wuyam, B., Millet, G. Y., et al. (2017). Neuromuscular Fatigue during Prolonged Exercise in Hypoxia. *Med. Sci. Sports Exerc.* 49, 430–439. doi:10.1249/MSS.0000000000001118.
- Juillaguet, R., and Doucende, G. (2018). Détermination des facteurs de performance durant la descente en trail-running.
- Kamandulis, S., Skurvydas, A., Brazaitis, M., Škikas, L., and Duchateau, J. (2010). The repeated bout effect of eccentric exercise is not associated with changes in voluntary activation. *Eur. J. Appl. Physiol.* doi:10.1007/s00421-009-1219-y.
- Kellis, E., and Baltzopoulos, V. (1998). Muscle activation differences between eccentric and concentric isokinetic exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.* 30, 1616–23. doi:10.1097/00005768-199811000-00010.
- Kelly, L. A., Farris, D. J., Cresswell, A. G., and Lichtwark, G. A. (2018). Intrinsic foot muscles contribute to elastic energy storage and return in the human foot. *J. Appl. Physiol.*, japplphysiol.00736.2018. doi:10.1152/japplphysiol.00736.2018.
- Kent-Braun, J. A., Fitts, R. H., and Christie, A. (2012). “Skeletal Muscle Fatigue,” in *Comprehensive*

- Physiology* (Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc.), 997–1044. doi:10.1002/cphy.c110029.
- Kent, J. A., Ørtenblad, N., Hogan, M. C., Poole, D. C., and Musch, T. I. (2016). No muscle is an Island: Integrative perspectives on muscle fatigue. *Med. Sci. Sports Exerc.* doi:10.1249/MSS.0000000000001052.
- Ker, R. F., Bennett, M. B., Bibby, S. R., Kester, R. C., and Alexander, R. M. (1987). The spring in the arch of the human foot. *Nature* 325, 147–149. doi:10.1038/325147a0.
- Kerhervé, H. A., Cole-Hunter, T., Wiegand, A. N., and Solomon, C. (2016). Pacing during an ultramarathon running event in hilly terrain. *PeerJ*. doi:10.7717/peerj.2591.
- Kerhervé, H. A., Samozino, P., Descombe, F., Pinay, M., Millet, G. Y., Pasqualini, M., et al. (2017). Calf compression sleeves change biomechanics but not performance and physiological responses in trail running. *Front. Physiol.* 8, 247. doi:10.3389/fphys.2017.00247.
- Khassetarash, A., Hassannejad, R., Enders, H., and Etefagh, M. M. (2015a). Damping and energy dissipation in soft tissue vibrations during running. *J. Biomech.* 48, 204–209. doi:10.1016/j.jbiomech.2014.11.051.
- Khassetarash, A., Hassannejad, R., Etefagh, M. M., and Oskouei, A. E. (2019). Vibration settling time of the gastrocnemius remains constant during an exhaustive run in rear foot strike runners. *J. Biomech.* doi:10.1016/J.JBIOMECH.2019.06.026.
- Khassetarash, A., Hassannejad, R., Etefagh, M. M., and Sari-Sarraf, V. (2015b). Fatigue and soft tissue vibration during prolonged running. *Hum. Mov. Sci.* 44, 157–167. doi:10.1016/j.humov.2015.08.024.
- Khassetarash, A., Vernillo, G., Martinez, A., Baggaley, M., Giandolini, M., Horvais, N., et al. (2020). Biomechanics of Graded Running: Part II - Joint Kinematics and Kinetics. *Scand. J. Med. Sci. Sports*, sms.13735. doi:10.1111/sms.13735.
- Khodaei, M., Grothe, H. L., Seyfert, J. H., and VanBaak, K. (2016). Athletes at High Altitude. *Sports Health* 8, 126–32. doi:10.1177/1941738116630948.
- Kim, H. J., Lee, Y. H., and Kim, C. K. (2007). Biomarkers of muscle and cartilage damage and inflammation during a 200 km run. *Eur. J. Appl. Physiol.* 99, 443–447. doi:10.1007/s00421-006-0362-y.
- Kim, H. K., Mirjalili, S. A., and Fernandez, J. (2018). Gait kinetics, kinematics, spatiotemporal and foot

- plantar pressure alteration in response to long-distance running: Systematic review. *Hum. Mov. Sci.* 57, 342–356. doi:10.1016/J.HUMOV.2017.09.012.
- Kim, J. Y., Kang, D. H., Lee, J. H., Se-Min, O., and Jeon, J. K. (2017). The effects of pre-exercise vibration stimulation on the exercise-induced muscle damage. *J. Phys. Ther. Sci.* 29, 119–122. doi:10.1589/jpts.29.119.
- Knechtle, B., Knechtle, P., Schulze, I., and Kohler, G. (2008). Upper arm circumference is associated with race performance in ultra-endurance runners. *Br. J. Sports Med.* 42, 295–299. doi:10.1136/bjism.2007.038570.
- Knechtle, B., and Nikolaidis, P. T. (2018). Physiology and Pathophysiology in Ultra-Marathon Running. *Front. Physiol.* 9, 634. doi:10.3389/fphys.2018.00634.
- Komi, P. V. (2003). *Strength and Power in Sport*. Elsevier BV Available at: <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.455.6598&rep=rep1&type=pdf>.
- Komi, P. V. (2000). Stretch-shortening cycle: A powerful model to study normal and fatigued muscle. *J. Biomech.* 33, 1197–1206. Available at: [http://www.embase.com/search/results?subaction=viewrecord&from=export&id=L30427314%5Cnhttp://dx.doi.org/10.1016/S0021-9290\(00\)00064-6%5Cnhttp://sfx.ub.rug.nl:9003/sfx_local?sid=EMBASE&issn=00219290&id=doi:10.1016/S0021-9290\(00\)00064-6&atitle=Stretch-short](http://www.embase.com/search/results?subaction=viewrecord&from=export&id=L30427314%5Cnhttp://dx.doi.org/10.1016/S0021-9290(00)00064-6%5Cnhttp://sfx.ub.rug.nl:9003/sfx_local?sid=EMBASE&issn=00219290&id=doi:10.1016/S0021-9290(00)00064-6&atitle=Stretch-short).
- Komi, P. V., and Viitasalo, J. T. (1977). Changes in Motor Unit Activity and Metabolism in Human Skeletal Muscle during and after Repeated Eccentric and Concentric Contractions. *Acta Physiol. Scand.* 100, 246–254. doi:10.1111/j.1748-1716.1977.tb05943.x.
- Komi, P. V (1984). Physiological and biomechanical correlates of muscle function: effects of muscle structure and stretch-shortening cycle on force and speed. *Exerc. Sport Sci. Rev.* 12, 81–121. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/6376140>.
- Kostyshyn, N. M., Kostyshyn, L. P., Servetnyk, M. I., and Grzegotsky, M. R. (2019). The Peculiarities of Remodelling Muscle Tissue of Rats Under the Vibration Influence. *Pril. (Makedonska Akad. na Nauk. i Umet. Oddelenie za Med. Nauk.* 40, 59–65. doi:10.2478/prilozi-2019-0004.
- Kraemer, W. J., Bush, J. A., Wickham, R. B., Denegar, C. R., Gómez, A. L., Gotshalk, L. A., et al. (2001). Influence of Compression Therapy on Symptoms Following Soft Tissue Injury from Maximal Eccentric Exercise. *J. Orthop. Sport. Phys. Ther.* 31, 282–290. doi:10.2519/jospt.2001.31.6.282.

- Kubo, K., Ishigaki, T., and Ikebukuro, T. (2017). Effects of plyometric and isometric training on muscle and tendon stiffness in vivo. *Physiol. Rep.* 5. doi:10.14814/phy2.13374.
- Kulmala, J.-P., Kosonen, J., Nurminen, J., and Avela, J. (2018). Running in highly cushioned shoes increases leg stiffness and amplifies impact loading. *Sci. Rep.* 8, 17496. doi:10.1038/s41598-018-35980-6.
- Kunimasa, Y., Sano, K., Oda, T., Nicol, C., Komi, P. V., Locatelli, E., et al. (2014). Specific muscle-tendon architecture in elite Kenyan distance runners. *Scand. J. Med. Sci. Sport.* 24. doi:10.1111/sms.12161.
- Kyröläinen, H., Belli, A., and Komi, P. V (2001). Biomechanical factors affecting running economy. *Med. Sci. Sports Exerc.* 33, 1330–7. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11474335>.
- Kyröläinen, H., Pullinen, T., Candau, R., Avela, J., Huttunen, P., and Komi, P. V (2000). Effects of marathon running on running economy and kinematics. *Eur. J. Appl. Physiol.* 82, 297–304. doi:10.1007/s004210000219.
- Lambert, M. I., Mbambo, Z. H., and Gibson, A. S. C. (1998). Heart rate during training and competition for longdistance running. *J. Sports Sci.* 16, 85–90. doi:10.1080/026404198366713.
- Larsen, H. B., and Sheel, A. W. (2015). The Kenyan runners. *Scand. J. Med. Sci. Sports* 25, 110–118. doi:10.1111/sms.12573.
- Lattier, G., Millet, C. Y., Martin, A., and Martin, V. (2004a). Fatigue and recovery after high-intensity exercise part I: Neuromuscular fatigue. *Int. J. Sports Med.* doi:10.1055/s-2004-820939.
- Lattier, G., Millet, G. Y., Martin, A., and Martin, V. (2004b). Fatigue and recovery after high-intensity exercise. Part II: Recovery interventions. *Int. J. Sports Med.* doi:10.1055/s-2004-820946.
- Lizzer, S., Salvadeo, D., Rejc, E., Buglione, A., Antonutto, G., and Di Prampero, P. E. (2012). The energetics of ultra-endurance running. *Eur. J. Appl. Physiol.* 112, 1709–1715. doi:10.1007/s00421-011-2120-z.
- Lizzer, S., Salvadeo, D., Taboga, P., Rejc, E., Giovanelli, N., and Di Prampero, P. E. (2015). Effects of the Etna uphill ultramarathon on energy cost and mechanics of running. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 10, 238–247. doi:10.1123/ijsp.2014-0057.
- Lemire, M., Hureau, T. J., Favret, F., Geny, B., Kouassi, B. Y. L., Boukhari, M., et al. (2020). Physiological factors determining downhill vs uphill running endurance performance. *J. Sci. Med. Sport.*

doi:10.1016/j.jsams.2020.06.004.

Lepers, R., Maffiuletti, N. A., Rochette, L., Brugniaux, J., and Millet, G. Y. (2002). Neuromuscular fatigue during a long-duration cycling exercise. *J. Appl. Physiol.* 92, 1487–1493. doi:10.1152/jappphysiol.00880.2001.

Lepers, R., Millet, G. Y., and Maffiuletti, N. A. (2004). Étiologie et cinétique d'apparition de la fatigue neuromusculaire lors d'exercices prolongés de cyclisme. *Sci. Mot.*, 83–107. doi:10.3917/sm.052.0083.

Levine, B. D. (2008). $\dot{V}O_2$ max: what do we know, and what do we still need to know? *J. Physiol.* 586, 25–34. doi:10.1113/jphysiol.2007.147629.

Lichtwark, G. A., and Wilson, A. M. (2006). Interactions between the human gastrocnemius muscle and the Achilles tendon during incline, level and decline locomotion. *J. Exp. Biol.* 209, 4379–4388. doi:10.1242/jeb.02434.

Lieberman, D. E., Warrener, A. G., Wang, J., and Castillo, E. R. (2015). Effects of stride frequency and foot position at landing on braking force, hip torque, impact peak force and the metabolic cost of running in humans. *J. Exp. Biol.* 218, 3406–14. doi:10.1242/jeb.125500.

Lima, L. C. R., Bassan, N. M., Cardozo, A. C., Gonçalves, M., Greco, C. C., and Denadai, B. S. (2018). Isometric pre-conditioning blunts exercise-induced muscle damage but does not attenuate changes in running economy following downhill running. *Hum. Mov. Sci.* 60, 1–9. doi:10.1016/j.humov.2018.05.002.

Lima, L. C. R., and Denadai, B. S. (2015). Attenuation of eccentric exercise-induced muscle damage conferred by maximal isometric contractions: a mini review. *Front. Physiol.* 6, 300. doi:10.3389/fphys.2015.00300.

Lindstedt, S. L., LaStayo, P. C., and Reich, T. E. (2001). When active muscles lengthen: properties and consequences of eccentric contractions. *News Physiol. Sci.* 16, 256–61. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11719600>.

Lucia, A., Oliván, J., Bravo, J., Gonzalez-Freire, M., and Foster, C. (2008). The key to top-level endurance running performance: a unique example. *Br. J. Sports Med.* 42, 172–4; discussion 174. doi:10.1136/bjism.2007.040725.

Lundberg, T. R., and Howatson, G. (2018). Analgesic and anti-inflammatory drugs in sports: Implications for exercise performance and training adaptations. *Scand. J. Med. Sci. Sports* 28, 2252–2262.

doi:10.1111/sms.13275.

- Mackey, A. L., Kjaer, M., Dandanell, S., Mikkelsen, K. H., Holm, L., Døssing, S., et al. (2007). The influence of anti-inflammatory medication on exercise-induced myogenic precursor cell responses in humans. *J. Appl. Physiol.* 103, 425–431. doi:10.1152/jappphysiol.00157.2007.
- MacRae, B. A., Cotter, J. D., and Laing, R. M. (2011). Compression garments and exercise: Garment considerations, physiology and performance. *Sport. Med.* 41, 815–843. doi:10.2165/11591420-000000000-00000.
- Maeo, S., Ando, Y., Kanehisa, H., and Kawakami, Y. (2017). Localization of damage in the human leg muscles induced by downhill running. *Sci. Rep.* 7, 5769. doi:10.1038/s41598-017-06129-8.
- Malm, C., Sjödin, B., Sjöberg, B., Lenkei, R., Renström, P., Lundberg, I. E., et al. (2004). Leukocytes, cytokines, growth factors and hormones in human skeletal muscle and blood after uphill or downhill running. *J. Physiol.* 556, 983–1000. doi:10.1113/jphysiol.2003.056598.
- Mann, R. A., and Hagy, J. (1980). Biomechanics of walking, running, and sprinting. *Am. J. Sports Med.* 8, 345–350. doi:10.1177/036354658000800510.
- March, D. S., Vanderburgh, P. M., Titlebaum, P. J., and Hoops, M. L. (2011). Age, Sex, and Finish Time as Determinants of Pacing in the Marathon. *J. Strength Cond. Res.* 25, 386–391. doi:10.1519/JSC.0b013e3181bffd0f.
- Marcora, S. (2010). Last Word on Point:Counterpoint: Afferent feedback from fatigued locomotor muscles is not an important determinant of endurance exercise performance. *J. Appl. Physiol.* doi:10.1152/jappphysiol.01393.2009.
- Marcora, S. M., Bosio, A., and de Morree, H. M. (2008). Locomotor muscle fatigue increases cardiorespiratory responses and reduces performance during intense cycling exercise independently from metabolic stress. *Am. J. Physiol. Integr. Comp. Physiol.* doi:10.1152/ajpregu.00678.2007.
- Markovic, G., Dizdar, D., Jukic, I., and Cardinale, M. (2004). Reliability and factorial validity of squat and countermovement jump tests. *J. Strength Cond. Res.* 18, 551–555. doi:10.1519/1533-4287(2004)18<551:RAFVOS>2.0.CO;2.
- Martin, V., Kerhervé, H., Messonnier, L. A., Banfi, J.-C., Geysant, A., Bonnefoy, R., et al. (2010). Central and peripheral contributions to neuromuscular fatigue induced by a 24-h treadmill run. *J. Appl. Physiol.* 108, 1224–1233. doi:10.1152/jappphysiol.01202.2009.

- Martin, V., Millet, G. Y., Lattier, G., and Perrod, L. (2004a). Effects of recovery modes after knee extensor muscles eccentric contractions. *Med. Sci. Sports Exerc.* 36, 1907–15. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15514506>.
- Martin, V., Millet, G. Y., Lattier, G., and Perrod, L. (2005). Why does knee extensor muscles torque decrease after eccentric-type exercise? *J. Sports Med. Phys. Fitness* 45, 143–151. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16355074>.
- Martin, V., Millet, G. Y., Martin, A., Deley, G., and Lattier, G. (2004b). Assessment of low-frequency fatigue with two methods of electrical stimulation. *J. Appl. Physiol.* 97, 1923–1929. doi:10.1152/japplphysiol.00376.2004.
- Martin, V., and Nicol, C. (2010). Influences immédiates et retardées d'exercices de type excentrique ou cycle étirement-détente. *Sci. Mot.*, 69–75. doi:10.1051/sm/2010013.
- Martínez, A., Lam, C. K. Y., von Tscharnner, V., and Nigg, B. M. (2019). Soft tissue vibration dynamics after an unexpected impact. *Physiol. Rep.* 7. doi:10.14814/phy2.13990.
- Matijevich, E. S., Branscombe, L. M., Scott, L. R., and Zelik, K. E. (2019). Ground reaction force metrics are not strongly correlated with tibial bone load when running across speeds and slopes: Implications for science, sport and wearable tech. *PLoS One* 14, e0210000. doi:10.1371/journal.pone.0210000.
- McCormick, A., Meijen, C., and Marcora, S. (2015). Psychological Determinants of Whole-Body Endurance Performance. *Sport. Med.* doi:10.1007/s40279-015-0319-6.
- McHugh, M. P. (2003). Recent advances in the understanding of the repeated bout effect: The protective effect against muscle damage from a single bout of eccentric exercise. *Scand. J. Med. Sci. Sport.* 13, 88–97. doi:10.1034/j.1600-0838.2003.02477.x.
- McLaughlin, J. E., Howley, E. T., Bassett, D. R., Thompson, D. L., and Fitzhugh, E. C. (2010). Test of the classic model for predicting endurance running performance. *Med. Sci. Sports Exerc.* 42, 991–997. doi:10.1249/MSS.0b013e3181c0669d.
- Meneghel, A. J., Crisp, A. H., Verlengia, R., and Lopes, C. R. (2013). Review of the Repeated Bout Effect in Trained and Untrained men. *Int. J. Sport. Sci.* 3, 107–114. doi:10.5923/j.sports.20130304.03.
- Michael, J. S., Dogramaci, S. N., Steel, K. A., and Graham, K. S. (2014). What is the effect of compression garments on a balance task in female athletes? *Gait Posture* 39, 804–809. doi:10.1016/J.GAITPOST.2013.11.001.

- Miller, E. E., Whitcome, K. K., Norton, H. L., and Dyer, R. E. (2014). The effect of minimal shoes on arch structure and intrinsic foot muscle strength. *J. Sport Heal. Sci.* 3, 74–85. doi:10.1016/J.JSHS.2014.03.011.
- Millet, G. P., and Balducci, P. (2017). Les effets immédiats des courses d’ultra-endurance : état des lieux et conséquences pour la santé SEE PROFILE. Available at: https://www.researchgate.net/publication/317400173_Les_effets_immediats_des_courses_d%27ultra-endurance_etat_des_lieux_et_consequences_pour_la_sante.
- Millet, G. Y. (2011). Can neuromuscular fatigue explain running strategies and performance in ultra-marathons?: The flush model. *Sport. Med.* 41, 489–506. doi:10.2165/11588760-000000000-00000.
- Millet, G. Y., Bachasson, D., Temesi, J., Wuyam, B., Féasson, L., Vergès, S., et al. (2012a). Potential interests and limits of magnetic and electrical stimulation techniques to assess neuromuscular fatigue. *Neuromuscul. Disord.* 22 Suppl 3, S181-6. doi:10.1016/j.nmd.2012.10.007.
- Millet, G. Y., Banfi, J. C., Kerherve, H., Morin, J. B., Vincent, L., Estrade, C., et al. (2011a). Physiological and biological factors associated with a 24 h treadmill ultra-marathon performance. *Scand. J. Med. Sci. Sport.* 21, 54–61. doi:10.1111/j.1600-0838.2009.01001.x.
- Millet, G. Y., Hoffman, M. D., and Morin, J. B. (2012b). Sacrificing economy to improve running performance--a reality in the ultramarathon? *J. Appl. Physiol.* 113, 513–513. doi:10.1152/jappphysiol.00739.2012.
- Millet, G. Y., and Lepers, R. (2004). Alterations of neuromuscular function after prolonged running, cycling and skiing exercises. *Sports Med.* 34, 105–116.
- Millet, G. Y., Lepers, R., Maffiuletti, N. A., Babault, N., Martin, V., and Lattier, G. (2002). Alterations of neuromuscular function after an ultramarathon. *J. Appl. Physiol.* 92, 486–492. doi:10.1152/jappphysiol.00122.2001.
- Millet, G. Y., Martin, V., Lattier, G., and Ballay, Y. (2003a). Mechanisms contributing to knee extensor strength loss after prolonged running exercise. *J. Appl. Physiol.* 94, 193–198. doi:10.1152/jappphysiol.00600.2002.
- Millet, G. Y., Martin, V., Maffiuletti, N. A., and Martin, A. (2003b). Neuromuscular fatigue after a ski skating marathon. *Can. J. Appl. Physiol.* 28, 434–45. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12955870>.

- Millet, G. Y., Martin, V., Maffiuletti, N. A., and Martin, A. (2003c). Neuromuscular Fatigue After a Ski Skating Marathon. *Can. J. Appl. Physiol.* 28, 434–445. doi:10.1139/h03-032.
- Millet, G. Y., Martin, V., Martin, A., and Vergès, S. (2011b). Electrical stimulation for testing neuromuscular function: From sport to pathology. *Eur. J. Appl. Physiol.* 111, 2489–2500. doi:10.1007/s00421-011-1996-y.
- Millet, G. Y., Martin, V., and Temesi, J. (2018). The role of the nervous system in neuromuscular fatigue induced by ultra-endurance exercise. *Appl. Physiol. Nutr. Metab.* 43, 1151–1157. doi:10.1139/apnm-2018-0161.
- Millet, G. Y., Morin, J. B., Degache, F., Edouard, P., Feasson, L., Verney, J., et al. (2009). Running from Paris to Beijing: Biomechanical and physiological consequences. *Eur. J. Appl. Physiol.* 107, 731–738. doi:10.1007/s00421-009-1194-3.
- Millet, G. Y., Tomazin, K., Verges, S., Vincent, C., Bonnefoy, R., Boisson, R. C., et al. (2011c). Neuromuscular consequences of an extreme mountain ultra-marathon. *PLoS One* 6, e17059. doi:10.1371/journal.pone.0017059.
- Minetti, A. E., Ardigò, L. P., and Saibene, F. (1994). Mechanical Determinants of the Minimum Energy Cost of Gradient Running in Humans. *J. exp. Biol* 195, 211–225.
- Minetti, A. E., Moia, C., Roi, G. S., Susta, D., and Ferretti, G. (2002). Energy cost of walking and running at extreme uphill and downhill slopes. *J. Appl. Physiol.* 93, 1039–1046. doi:10.1152/jappphysiol.01177.2001.
- Miyamoto, N., and Kawakami, Y. (2014). Effect of pressure intensity of compression short-tight on fatigue of thigh muscles. *Med. Sci. Sports Exerc.* 46, 2168–2174. doi:10.1249/MSS.0000000000000330.
- Mizrahi, J., Verbitsky, O., and Isakov, E. (2000). Shock accelerations and attenuation in downhill and level running. *Clin. Biomech.* 15, 15–20. doi:10.1016/S0268-0033(99)00033-9.
- Mizrahi, J., Verbitsky, O., and Isakov, E. (2001). Fatigue-induced changes in decline running. *Clin. Biomech.* 16, 207–212. doi:10.1016/S0268-0033(00)00091-7.
- Mizrahi, J., Voloshin, a, Russek, D., Verbitsky, O., and Isakov, E. (1997). The influence of fatigue on EMG and impact acceleration in running. *Basic Appl. Myol.* 7, 111–118.
- Mizuno, S., Arai, M., Todoko, F., Yamada, E., and Goto, K. (2017a). Wearing Compression Tights on the

- Thigh during Prolonged Running Attenuated Exercise-Induced Increase in Muscle Damage Marker in Blood. *Front. Physiol.* 8, 834. doi:10.3389/fphys.2017.00834.
- Mizuno, S., Arai, M., Todoko, F., Yamada, E., and Goto, K. (2017b). Wearing lower-body compression garment with medium pressure impaired exercise induced performance decrement during prolonged running. *PLoS One* 12, e0178620. doi:10.1371/journal.pone.0178620.
- Montull, L. (2018). Spontaneous temporal coordination among gender groups in ski mountaineering during a vertical race; Abstracts From the 5th Annual Congress on Medicine & Science in Ultra-Endurance Sports, May 9–10, 2018, Castelló de la Plana, Spain. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 13, S1-1-S1-9. doi:10.1123/ijsp.2018-0227.
- Moore, I. S. (2016). Is There an Economical Running Technique? A Review of Modifiable Biomechanical Factors Affecting Running Economy. *Sport. Med.* 46, 793–807. doi:10.1007/s40279-016-0474-4.
- Mooses, M., Mooses, K., Haile, D. W., Durussel, J., Kaasik, P., and Pitsiladis, Y. P. (2015). Dissociation between running economy and running performance in elite Kenyan distance runners. *J. Sports Sci.* 33, 136–144. doi:10.1080/02640414.2014.926384.
- Morawetz, D., Blank, C., Koller, A., Arvandi, M., Siebert, U., and Schobersberger, W. (2019). SEX-RELATED DIFFERENCES AFTER A SINGLE BOUT OF MAXIMAL ECCENTRIC EXERCISE IN RESPONSE TO ACUTE EFFECTS: A SYSTEMATIC REVIEW AND META-ANALYSIS. 00(00)/1–11. Available at: <https://journals.lww.com/nsca-jscr>.
- Morgan, D. L., and Proske, U. (2004). Popping sarcomere hypothesis explains stretch-induced muscle damage. *Clin. Exp. Pharmacol. Physiol.* 31, 541–545. doi:10.1111/j.1440-1681.2004.04029.x.
- Morgan, D. W., Baldini, F. D., Martin, P. E., and Kohrt, W. M. (1989). Ten kilometer performance and predicted velocity at VO₂max among well-trained male runners. *Med. Sci. Sports Exerc.* 21, 78–83. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2927305>.
- Morin, J. B., Dalleau, G., Kyröläinen, H., Jeannin, T., and Belli, A. (2005). A simple method for measuring stiffness during running. *J. Appl. Biomech.* 21, 167–180. doi:10.1123/jab.21.2.167.
- Morin, J. B., Samozino, P., and Millet, G. Y. (2011a). Changes in running kinematics, kinetics, and spring-mass behavior over a 24-h run. *Med. Sci. Sports Exerc.* doi:10.1249/MSS.0b013e3181fec518.
- Morin, J. B., Tomazin, K., Edouard, P., and Millet, G. Y. (2011b). Changes in running mechanics and spring-mass behavior induced by a mountain ultra-marathon race. *J. Biomech.* 44, 1104–1107. doi:10.1016/j.jbiomech.2011.01.028.

- Mounier, R., Pialoux, V., Mischler, I., Coudert, J., and Fellmann, N. (2003). Effect of Hypervolemia on Heart Rate During 4 Days of Prolonged Exercises. *Int. J. Sports Med.* 24, 523–529. doi:10.1055/s-2003-42019.
- Müller, R., Grimmer, S., and Blickhan, R. (2010). Running on uneven ground: Leg adjustments by muscle pre-activation control. *Hum. Mov. Sci.* 29, 299–310. doi:10.1016/j.humov.2010.01.003.
- Navarra, C. (2017). Le calcium à travers l'alimentation conseils à l'officine. Available at: <https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01491091/document>.
- Necking, L. E., Dahlin, L. B., Fridén, J., Lundborg, G., Lundstrom, R., and Thornell, L. E. (1992). Vibration-induced muscle injury. An experimental model and preliminary findings. *J. Hand Surg. Am.* 17, 270–274. doi:10.1016/0266-7681(92)90113-G.
- Newsholme, E. A., Blomstrand, E., and Ekblom, B. (1992). Physical and mental fatigue: Metabolic mechanisms and importance of plasma amino acids. *Br. Med. Bull.* doi:10.1093/oxfordjournals.bmb.a072558.
- Nguyen, T. N. L., Eager, D., and Nguyen, H. T. (2018). The Effectiveness of Compression Garments on EEG during a Running Test. in *Proceedings of the Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society, EMBS*, 3032–3035. doi:10.1109/EMBC.2018.8512905.
- Nicol, C., Avela, J., and Komi, P. V. (2006). The stretch-shortening cycle: A model to study naturally occurring neuromuscular fatigue. *Sport. Med.* 36, 977–999. doi:10.2165/00007256-200636110-00004.
- Nicol, C., Komi, P. V., and Marconnet, P. (1991). Effects of marathon fatigue on running kinematics and economy. *Scand. J. Med. Sci. Sports* 1, 195–204. doi:10.1111/j.1600-0838.1991.tb00296.x.
- Nigg, B. M. (2018). *Muscle tuning and preferred movement path – a paradigm shift*. Available at: <https://www.momentum-quarterly.org/ojs2/index.php/ciss/article/view/2595/2072>.
- Nigg, B. M., Baltich, J., Hoerzer, S., and Enders, H. (2015). Running shoes and running injuries: Mythbusting and a proposal for two new paradigms: “Preferred movement path” and “comfort filter.” *Br. J. Sports Med.* doi:10.1136/bjsports-2015-095054.
- Nigg, B. M., and Wakeling, J. M. (2001). Impact forces and muscle tuning: a new paradigm. *Exerc. Sport Sci. Rev.* 29, 37–41. doi:10.1097/00003677-200101000-00008.

- Nikolaidis, P. T., and Knechtle, B. (2017). Effect of age and performance on pacing of marathon runners. *Open access J. Sport. Med.* 8, 171–180. doi:10.2147/OAJSM.S141649.
- Nimon, K., and Gavrilova, M. (2010). Regression Commonality Analysis: Demonstration of an SPSS Solution. *Mult. Linear Regres. Viewpoints* 36, 10–17.
- Noakes, T. D. (2011). Time to move beyond a brainless exercise physiology: the evidence for complex regulation of human exercise performance. *Appl. Physiol. Nutr. Metab.* 36, 23–35. doi:10.1139/H10-082.
- Noakes, T. D. (2012). Fatigue is a Brain-Derived Emotion that Regulates the Exercise Behavior to Ensure the Protection of Whole Body Homeostasis. *Front. Physiol.* 3, 82. doi:10.3389/fphys.2012.00082.
- Noordhof, D. A., and Sandbakk, O. (2020). Performance-determining variables in long-distance events: should they be determined from a rested state or after prolonged submaximal exercise? Skeletal muscle in elite athletes: optimizing sprint and endurance performance View project. Available at: <https://www.researchgate.net/publication/342039047>.
- Nosaka, K., and Aoki, M. S. (2011). Repeated bout effect: research update and future perspective. *Brazilian J. Biomechanics* 5, 5–15.
- Nosaka, K., and Clarkson, P. M. (1995). Muscle damage following repeated bouts of high force eccentric exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.* 27, 1263–9. doi:10.1249/00005768-199509000-00005.
- Nosaka, K., Newton, M., and Sacco, P. (2002). Delayed-onset muscle soreness does not reflect the magnitude of eccentric exercise-induced muscle damage. *Scand. J. Med. & Sci. Sport.* 12, 337–346. doi:10178 [pii].
- Nosaka, K., Sakamoto, K., Newton, M., and Sacco, P. (2001). How long does the protective effect on eccentric exercise-induced muscle damage last? *Med. Sci. Sports Exerc.* 33, 1490–5. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11528337>.
- Nybo, L., Rasmussen, P., and Sawka, M. N. (2014). Performance in the heat-physiological factors of importance for hyperthermia-induced fatigue. *Compr. Physiol.* doi:10.1002/cphy.c130012.
- Nybo, L., and Secher, N. H. (2004). Cerebral perturbations provoked by prolonged exercise. *Prog. Neurobiol.* 72, 223–261. doi:10.1016/j.pneurobio.2004.03.005.
- Odegard, G. M., Haut Donahue, T. L., Morrow, D. A., and Kaufman, K. R. (2008). Constitutive Modeling of Skeletal Muscle Tissue With an Explicit Strain-Energy Function. *J. Biomech. Eng.* 130, 061017.

doi:10.1115/1.3002766.

Ørtenblad, N., Nielsen, J., Saltin, B., and Holmberg, H.-C. (2011). Role of glycogen availability in sarcoplasmic reticulum Ca²⁺ kinetics in human skeletal muscle. *J. Physiol.* 589, 711–25. doi:10.1113/jphysiol.2010.195982.

Ortiz, A. L. R., Giovanelli, N., and Kram, R. (2017). The metabolic costs of walking and running up a 30-degree incline: implications for vertical kilometer foot races. *Eur. J. Appl. Physiol.* 117. doi:10.1007/s00421-017-3677-y.

Overgaard, K., Lindstrøm, T., Ingemann-Hansen, T., and Clausen, T. (2002). Membrane leakage and increased content of Na⁺-K⁺ pumps and Ca²⁺ in human muscle after a 100-km run. *J. Appl. Physiol.* doi:10.1152/jappphysiol.00669.2001.

Patterson, R. P., and Moreno, M. I. (1990). Bicycle pedalling forces as a function of pedalling rate and power output. *Med. Sci. Sports Exerc.* 22, 512–6. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2402213>.

Paulsen, G., Cumming, K. T., Holden, G., Hallén, J., Rønnestad, B. R., Sveen, O., et al. (2014a). Vitamin C and E supplementation hampers cellular adaptation to endurance training in humans: A double-blind, randomised, controlled trial. *J. Physiol.* 592, 1887–1901. doi:10.1113/jphysiol.2013.267419.

Paulsen, G., Hamarsland, H., Cumming, K. T., Johansen, R. E., Hulmi, J. J., Børsheim, E., et al. (2014b). Vitamin C and E supplementation alters protein signalling after a strength training session, but not muscle growth during 10 weeks of training. *J. Physiol.* 592, 5391–5408. doi:10.1113/jphysiol.2014.279950.

Paulsen, G., Mikkelsen, U. R., Raastad, T., and Peake, J. M. (2012). Leucocytes, cytokines and satellite cells: What role do they play in muscle damage and regeneration following eccentric exercise? *Exerc. Immunol. Rev.* 18, 42–97. doi:10.1249/MSS.0b013e3181ac7afa.

Peake, J. M., Neubauer, O., Della Gatta, P. A., and Nosaka, K. (2017). Muscle damage and inflammation during recovery from exercise. *J. Appl. Physiol.* 122, 559–570. doi:10.1152/jappphysiol.00971.2016.

Pérez-Soriano, P., García-Roig, Sanchis-Sanchis, R., and Aparicio, I. (2018). Influence of compression sportswear on recovery and performance: A systematic review. *J. Ind. Text.* doi:10.1177/1528083718764912.

- Perrey, S., and Fabre, N. (2008). Exertion during uphill, level and downhill walking with and without hiking poles. *J. Sport. Sci. Med.* doi:10.1007/s10545-006-0292-1.
- Perrey, S., and Ferrari, M. (2018). Muscle Oximetry in Sports Science: A Systematic Review. *Sport. Med.* 48, 597–616. doi:10.1007/s40279-017-0820-1.
- Petersen, K., Hansen, C. B., Aagaard, P., and Madsen, K. (2007). Muscle mechanical characteristics in fatigue and recovery from a marathon race in highly trained runners. *Eur. J. Appl. Physiol.* 101, 385–396. doi:10.1007/s00421-007-0504-x.
- Piitulainen, H., Bottas, R., Komi, P., Linnamo, V., and Avela, J. (2010). Impaired action potential conduction at high force levels after eccentric exercise. *J. Electromyogr. Kinesiol.* 20, 879–887. doi:10.1016/J.JELEKIN.2009.10.001.
- Piitulainen, H., Botter, A., Merletti, R., and Avela, J. (2011). Muscle fiber conduction velocity is more affected after eccentric than concentric exercise. *Eur. J. Appl. Physiol.* 111, 261–273. doi:10.1007/s00421-010-1652-y.
- Piitulainen, H., Komi, P., Linnamo, V., and Avela, J. (2008). Sarcolemmal excitability as investigated with M-waves after eccentric exercise in humans. *J. Electromyogr. Kinesiol.* 18, 672–681. doi:10.1016/j.jelekin.2007.01.004.
- Pincivero, D. M., Gandaio, C. B., and Ito, Y. (2003). Gender-specific knee extensor torque, flexor torque, and muscle fatigue responses during maximal effort contractions. *Eur. J. Appl. Physiol.* 89, 134–141. doi:10.1007/s00421-002-0739-5.
- Place, N., Yamada, T., Bruton, J. D., and Westerblad, H. (2010). Muscle fatigue: from observations in humans to underlying mechanisms studied in intact single muscle fibres. *Eur. J. Appl. Physiol.* 110, 1–15. doi:10.1007/s00421-010-1480-0.
- Pokora, I., Kempa, K., Chrapusta, S. J., and Langfort, J. (2014). Effects of downhill and uphill exercises of equivalent submaximal intensities on selected blood cytokine levels and blood creatine kinase activity. *Biol. Sport* 31. doi:10.5604/20831862.1111434.
- Pollard, C. D., Ter Har, J. A., Hannigan, J. J., and Norcross, M. F. (2018). Influence of Maximal Running Shoes on Biomechanics Before and After a 5K Run. *Orthop. J. Sport. Med.* 6. doi:10.1177/2325967118775720.
- Proske, U., and Morgan, D. L. (2001). Muscle damage from eccentric exercise: mechanism, mechanical signs, adaptation and clinical applications. *J. Physiol.* 537, 333–345. doi:10.1111/j.1469-

7793.2001.00333.x.

- Pryor, J. L., Adams, W. M., Huggins, R. A., Belval, L. N., Pryor, R. R., and Casa, D. J. (2018). Pacing Strategy of a Full Ironman Overall Female Winner on a Course With Major Elevation Changes. *J. strength Cond. Res.* 32, 3080–3087. doi:10.1519/JSC.0000000000002807.
- Pyne, D. B. (1993). Exercise-induced muscle damage and inflammation: a review. *Aust. J. Sci. Med. Sport* 26, 49–58. Available at: <http://europepmc.org/abstract/MED/8665277%5Cnhttp://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8665277>.
- Raastad, T., Owe, S. G., Paulsen, G., Enns, D., Overgaard, K., Crameri, R., et al. (2010). Changes in calpain activity, muscle structure, and function after eccentric exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.* 42, 86–95. doi:10.1249/MSS.0b013e3181ac7afa.
- Racinais, S., Bringard, A., Puchaux, K., Noakes, T. D., and Perrey, S. (2008). Modulation in voluntary neural drive in relation to muscle soreness. *Eur. J. Appl. Physiol.* 102, 439–46. doi:10.1007/s00421-007-0604-7.
- Ribas Manero, R. B., Shafti, A., Michael, B., Grewal, J., Ribas Fernández, J. L., Althoefer, K., et al. (2016). *Wearable Embroidered Muscle Activity Sensing Device for the Human Upper Leg*. doi:10.0/Linux-x86_64.
- Roberta, A. P., Nadège, R., Fabienne, C. V. R., and Denis, H. (2017). The Relationship between Trail Running Withdrawals and Race Topography. *Sport. (Basel, Switzerland)* 5. doi:10.3390/sports5040091.
- Roberts, T. J. (2016). Contribution of elastic tissues to the mechanics and energetics of muscle function during movement. *J. Exp. Biol.* doi:10.1242/jeb.124446.
- Roberts, T. J., and Azizi, E. (2011). Flexible mechanisms: the diverse roles of biological springs in vertebrate movement. *J. Exp. Biol.* 214, 353–61. doi:10.1242/jeb.038588.
- Roberts, T. J., Belliveau, R. A., Hamerski, C. M., and Kram, R. (2005). Sources of mechanical power for uphill running in humans. *J. Exp. Biol.* 208, 1963–70. doi:10.1242/jeb.01555.
- Rodenburg, J. B., Bär, P. R., and De Boer, R. W. (1993). Relations between muscle soreness and biochemical and functional outcomes of eccentric exercise. *J. Appl. Physiol.* 74, 2976–83. doi:www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8365997.

- Rodríguez-Marroyo, J. A., González-Lázaro, J., Arribas-Cubero, H. F., and Villa, J. G. (2018). Physiological demands of mountain running races. *Kinesiology* 50, 60–66. Available at: <https://www.scopus.com/inward/record.uri?eid=2-s2.0-85047385417&partnerID=40&md5=bb66ad14583a7dc3e2184fff15935306>.
- Roelands, B., De Koning, J., Foster, C., Hettinga, F., and Meeusen, R. (2013). Neurophysiological determinants of theoretical concepts and mechanisms involved in pacing. *Sport. Med.* doi:10.1007/s40279-013-0030-4.
- Romain, J., Corona, S., and Arfaoui, A. (2017). Effects of a new selective compression garment on thermoregulation and muscular oscillations during exercise. *Comput. Methods Biomech. Biomed. Engin.* 20, 179–180. doi:10.1080/10255842.2017.1382921.
- Rønnestad, B. R., and Mujika, I. (2014). Optimizing strength training for running and cycling endurance performance: A review. *Scand. J. Med. Sci. Sport.* 24, 603–612. doi:10.1111/sms.12104.
- Rowlands, A. V., Eston, R. G., and Tilzey, C. (2001). Effect of stride length manipulation on symptoms of exercise-induced muscle damage and the repeated bout effect. *J. Sports Sci.* 19, 333–340. doi:10.1080/02640410152006108.
- Rubio-Arias, J., Ávila-Gandía, V., López-Román, F. J., Soto-Méndez, F., Alcaraz, P. E., and Ramos-Campo, D. J. (2018). Muscle damage and inflammation biomarkers after two ultra-endurance mountain races of different distances: 54 km vs 111 km. *Physiol. Behav.* doi:10.1016/j.physbeh.2018.10.002.
- Sá Filho, A. S., and Machado, S. (2018). Acute effect of uphill running: current scenario and future hypotheses. *Med. Express* 5. doi:10.5935/medicalexpress.2018.mr.001.
- Sadeghi, S., Newman, C., and Cortes, D. H. (2018). Change in skeletal muscle stiffness after running competition is dependent on both running distance and recovery time: a pilot study. *PeerJ* 6, e4469. doi:10.7717/peerj.4469.
- Sahlin, K., Shabalina, I. G., Mattsson, C. M., Bakkman, L., Fernström, M., Rozhdestvenskaya, Z., et al. (2010). Ultraendurance exercise increases the production of reactive oxygen species in isolated mitochondria from human skeletal muscle. *J. Appl. Physiol.* 108, 780–787. doi:10.1152/jappphysiol.00966.2009.
- Santos-Concejero, J., Tam, N., Granados, C., Irazusta, J., Bidaurrezaga-Letona, I., Zabala-Lili, J., et al. (2014). Stride angle as a novel indicator of running economy in well-trained runners. *J. Strength*

Cond. Res. 28. doi:10.1519/JSC.0000000000000325.

- Santuz, A., Ekizos, A., Eckardt, N., Kibele, A., and Arampatzis, A. (2018). Challenging human locomotion: Stability and modular organisation in unsteady conditions. *Sci. Rep.* doi:10.1038/s41598-018-21018-4.
- Saugy, J., Place, N., Millet, G. Y., Degache, F., Schena, F., and Millet, G. P. (2013). Alterations of Neuromuscular Function after the World's Most Challenging Mountain Ultra-Marathon. *PLoS One* 8. doi:10.1371/journal.pone.0065596.
- Saunders, P. U., Pyne, D. B., and Gore, C. J. (2009). Endurance Training at Altitude. *High Alt. Med. Biol.* doi:10.1089/ham.2008.1092.
- Saunders, P. U., Pyne, D. B., Telford, R. D., and Hawley, J. a (2004). Factors Affecting Running Economy in Trained Distance Runners. *Sports Med.* 34, 465–485. doi:10.2165/00007256-200434070-00005.
- Schallig, W., Veneman, T., Noordhof, D. A., Rodríguez-Marroyo, J. A., Porcari, J. P., De Koning, J. J., et al. (2018). The role of the rating-of-perceived-exertion template in pacing. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 13, 367–373. doi:10.1123/ijsp.2016-0813.
- Scheer, V., Basset, P., Giovanelli, N., Vernillo, G., Millet, G. P., and Costa, R. J. S. (2020). Defining Off-road Running: A Position Statement from the Ultra Sports Science Foundation. *Int. J. Sports Med.* doi:10.1055/a-1096-0980.
- Scheer, V., Janssen, T. I., Vieluf, S., and Heitkamp, H.-C. (2018a). Predicting Trail Running Performance With Laboratory Exercise Tests and Field Based Results. *Int. J. Sports Physiol. Perform.*, 1–13. doi:10.1123/ijsp.2018-0390.
- Scheer, V., Ramme, K., Reinsberger, C., and Heitkamp, H. (2018b). VO 2 max Testing in Trail Runners : Is There a Specific Exercise Test Protocol ? *Int J Sport. Med.* doi:10.1055/a-0577-4851.
- Scheer, V., Vieluf, S., Cramer, L., Jakobsmeier, R., and Heitkamp, H.-C. (2018c). Changes in Running Economy During a 65-km Ultramarathon. *Front. Physiol.* 9. doi:10.3389/fphys.2018.01809.
- Schmit, C., Davranche, K., Easthope, C. S., Colson, S. S., Brisswalter, J., and Radel, R. (2015). Pushing to the limits: The dynamics of cognitive control during exhausting exercise. *Neuropsychologia* 68, 71–81. doi:10.1016/J.NEUROPSYCHOLOGIA.2015.01.006.
- Schücker, L., and Parrington, L. (2018). Thinking about your running movement makes you less

- efficient: attentional focus effects on running economy and kinematics. *J. Sports Sci.* doi:10.1080/02640414.2018.1522697.
- Shaw, A. J., Ingham, S. A., and Folland, J. P. (2018). The efficacy of downhill running as a method to enhance running economy in trained distance runners. *Eur. J. Sport Sci.* 18, 630–638. doi:10.1080/17461391.2018.1449892.
- Shirato, R., Sakamoto, H., Sugiyama, T., Suzuki, M., Takahashi, R., and Tanaka, T. (2019). Inhibitory Effects of Prolonged Vibratory Stimulus on the Maximal Voluntary Contraction Force and Muscle Activity of the Triceps Brachii: An Experimental Study. *J. Chiropr. Med.* 18, 97–105. doi:10.1016/j.jcm.2018.10.003.
- Shorten, M. R. (1987). “Muscle Elasticity and Human Performance,” in (Karger Publishers), 1–18. doi:10.1159/000414393.
- Sidhu, S. K., Weavil, J. C., Mangum, T. S., Jessop, J. E., Richardson, R. S., Morgan, D. E., et al. (2017). Group III/IV locomotor muscle afferents alter motor cortical and corticospinal excitability and promote central fatigue during cycling exercise. *Clin. Neurophysiol.* 128, 44–55. doi:10.1016/J.CLINPH.2016.10.008.
- Snyder, K. L., and Farley, C. T. (2011). Energetically optimal stride frequency in running: the effects of incline and decline. *J. Exp. Biol.* 214, 2089–95. doi:10.1242/jeb.053157.
- Snyder, K. L., Kram, R., and Gottschall, J. S. (2012). The role of elastic energy storage and recovery in downhill and uphill running. *J. Exp. Biol.* 215, 2283–2287. doi:10.1242/jeb.066332.
- Sonkodi, B., Berkes, I., and Koltai, E. (2020). Have we looked in the wrong direction for more than 100 years? Delayed onset muscle soreness is, in fact, neural microdamage rather than muscle damage. *Antioxidants* 9. doi:10.3390/antiox9030212.
- Souron, R., Besson, T., McNeil, C. J., Lapole, T., and Millet, G. Y. (2017a). An Acute Exposure to Muscle Vibration Decreases Knee Extensors Force Production and Modulates Associated Central Nervous System Excitability. *Front. Hum. Neurosci.* 11, 519. doi:10.3389/fnhum.2017.00519.
- Souron, R., Besson, T., Millet, G. Y., and Lapole, T. (2017b). Acute and chronic neuromuscular adaptations to local vibration training. *Eur. J. Appl. Physiol.* 117, 1939–1964. doi:10.1007/s00421-017-3688-8.
- Sperlich, B., Born, D. P., Swarén, M., Kilian, Y., Geesmann, B., Kohl-Bareis, M., et al. (2013). Is leg compression beneficial for alpine skiers? *BMC Sports Sci. Med. Rehabil.* 5. doi:10.1186/2052-

1847-5-18.

- Sperlich, B., Haegele, M., Achtzehn, S., Linville, J., Holmberg, H. C., and Mester, J. (2010). Different types of compression clothing do not increase sub-maximal and maximal endurance performance in well-trained athletes. *J. Sports Sci.* 28, 609–614. doi:10.1080/02640410903582768.
- Sperlich, B., Haegele, M., Krüger, M., Schiffer, T., Holmberg, H.-C., and Mester, J. (2011). Cardio-respiratory and metabolic responses to different levels of compression during submaximal exercise. *Phlebol. J. Venous Dis.* 26, 102–106. doi:10.1258/phleb.2010.010017.
- Squadrone, R., and Gallozzi, C. (2009). Biomechanical and physiological comparison of barefoot and two shod conditions in experienced barefoot runners. *J. Sports Med. Phys. Fitness.* doi:10.1002/jbm.b.31861.
- Stauber, W. T., Clarkson, P. M., Fritz, V. K., and Evans, W. J. (1990). Extracellular matrix disruption and pain after eccentric muscle action. *J. Appl. Physiol.* 69, 868–74. doi:10.1152/jappl.1990.69.3.868.
- Stearne, S. M., McDonald, K. A., Alderson, J. A., North, I., Oxnard, C. E., and Rubenson, J. (2016). The Foot's Arch and the Energetics of Human Locomotion. *Sci. Rep.* 6. doi:10.1038/srep19403.
- Stickford, A. S. L., Chapman, R. F., Johnston, J. D., and Stager, J. M. (2015). Lower-leg compression, running mechanics, and economy in trained distance runners. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 10, 76–83. doi:10.1123/ijsp.2014-0003.
- Stöggl, T., Pellegrini, B., and Holmberg, H.-C. (2018). Pacing and predictors of performance during cross-country skiing races: A systematic review. *J. Sport Heal. Sci.* 7, 381–393. doi:10.1016/j.jshs.2018.09.005.
- Tam, N., Tucker, R., Santos-Concejero, J., Prins, D., and Lamberts, R. P. (2018). Running Economy: Neuromuscular and Joint Stiffness Contributions in Trained Runners. *Int. J. Sports Physiol. Perform.*, 1–22. doi:10.1123/ijsp.2018-0151.
- Tawa, N., and Louw, Q. (2018). Biomechanical factors associated with running economy and performance of elite Kenyan distance runners: A systematic review. *J. Bodyw. Mov. Ther.* 22, 1–10. doi:10.1016/j.jbmt.2017.11.004.
- Taylor, J. L., Amann, M., Duchateau, J., Meeusen, R., and Rice, C. L. (2016). Neural Contributions to Muscle Fatigue: From the Brain to the Muscle and Back Again. *Med. Sci. Sports Exerc.* 48, 2294–2306. doi:10.1249/MSS.0000000000000923.

- Taylor, J. L., Todd, G., and Gandevia, S. C. (2006). Evidence for a supraspinal contribution to human muscle fatigue. *Clin. Exp. Pharmacol. Physiol.* 33, 400–405. doi:10.1111/j.1440-1681.2006.04363.x.
- Tee, J. C., Bosch, A. N., and Lambert, M. I. (2007). Metabolic consequences of exercise-induced muscle damage. *Sport. Med.* 37, 827–836. doi:10.2165/00007256-200737100-00001.
- Temesi, J., Rupp, T., Martin, V., Arnal, P. J., Féasson, L., Verges, S., et al. (2014). Central fatigue assessed by transcranial magnetic stimulation in ultratrail running. *Med. Sci. Sports Exerc.* 46, 1166–1175. doi:10.1249/MSS.0000000000000207.
- Thompson, M. A., Gutmann, A., Seegmiller, J., and McGowan, C. P. (2014). The effect of stride length on the dynamics of barefoot and shod running. *J. Biomech.* doi:10.1016/j.jbiomech.2014.04.043.
- Townshend, A. D., Worringham, C. J., and Stewart, I. B. (2010). Spontaneous pacing during overground hill running. *Med. Sci. Sports Exerc.* 42, 160–169. doi:10.1249/MSS.0b013e3181af21e2.
- Toyomura, J., Mori, H., Tayashiki, K., Yamamoto, M., Kanehisa, H., and Maeo, S. (2017). Efficacy of downhill running training for improving muscular and aerobic performances. *Appl. Physiol. Nutr. Metab.*, apnm-2017-0538. doi:10.1139/apnm-2017-0538.
- Trama, R., Blache, Y., and Hautier, C. (2018). Effect of rocker shoes and running speed on lower limb mechanics and soft tissue vibrations. *J. Biomech.* doi:10.1016/j.jbiomech.2018.10.023.
- Trama, R., Hautier, C., and Blache, Y. (2020). Input and soft-tissue vibration characteristics during sport-specific tasks. *Med. Sci. Sports Exerc.* 52, 112–119. doi:10.1249/MSS.0000000000002106.
- Tucker, R., and Noakes, T. D. (2009). The physiological regulation of pacing strategy during exercise: A critical review. *Br. J. Sports Med.* doi:10.1136/bjism.2009.057562.
- Turpin, N. A., Guevel, A., Durand, S., and Hug, F. (2011). Fatigue-related adaptations in muscle coordination during a cyclic exercise in humans. *J. Exp. Biol.* 214, 3305–3314. doi:10.1242/jeb.057133.
- Twomey, R., Aboodarda, S. J., Kruger, R., Culos-Reed, S. N., Temesi, J., and Millet, G. Y. (2017). La fatigue neuromusculaire au cours de l'exercice : considérations méthodologiques, étiologie et rôle potentiel dans la fatigue chronique. *Neurophysiol. Clin.* doi:10.1016/j.neucli.2017.03.002.
- Tyler, C. J., Reeve, T., Hodges, G. J., and Cheung, S. S. (2016). The Effects of Heat Adaptation on Physiology, Perception and Exercise Performance in the Heat: A Meta-Analysis. *Sport. Med.*

doi:10.1007/s40279-016-0538-5.

- Valle, X., Til, L., Drobnic, F., Turmo, A., Montoro, J. B., Valero, O., et al. (2013). Compression garments to prevent delayed onset muscle soreness in soccer players. *Muscles. Ligaments Tendons J.* 3, 295–302. doi:10.11138/mltj/2013.3.4.295.
- Vanhatalo, A., Jones, A. M., and Burnley, M. (2011). Application of critical power in sport. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 6, 128–36. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21487156>.
- Venturelli, M., Cè, E., Limonta, E., Bisconti, A. V., Devoto, M., Rampichini, S., et al. (2017). Central and peripheral responses to static and dynamic stretch of skeletal muscle: mechano- and metaboreflex implications. *J. Appl. Physiol.* 122, 112–120. doi:10.1152/jappphysiol.00721.2016.
- Vercruyssen, F., Easthope, C., Bernard, T., Hausswirth, C., Bieuzen, F., Gruet, M., et al. (2012). The influence of wearing compression stockings on performance indicators and physiological responses following a prolonged trail running exercise. *Eur. J. Sport Sci.* 1391, 1–7. doi:10.1080/17461391.2012.730062.
- Vercruyssen, F., Gruet, M., Colson, S. S., Ehrstrom, S., and Brisswalter, J. (2017). Compression garments, muscle contractile function, and economy in trail runners. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 12, 62–68. doi:10.1123/ijsp.2016-0035.
- Vercruyssen, F., Tartaruga, M., Horvais, N., and Brisswalter, J. (2016). Effects of Footwear and Fatigue on Running Economy and Biomechanics in Trail Runners. *Med. Sci. Sports Exerc.* 48, 1976–1984. doi:10.1249/MSS.0000000000000981.
- Vernillo, G., Aguiar, M., Savoldelli, A., Martinez, A., Giandolini, M., Horvais, N., et al. (2019a). Regular changes in foot strike pattern during prolonged downhill running do not influence neuromuscular, energetics, or biomechanical parameters. *Eur. J. Sport Sci.*, 1–27. doi:10.1080/17461391.2019.1645212.
- Vernillo, G., Doucende, G., Cassirame, J., and Mourot, L. (2019b). Energetically optimal stride frequency is maintained with fatigue in trained ultramarathon runners. *J. Sci. Med. Sport.* doi:10.1016/j.jsams.2019.04.003.
- Vernillo, G., Giandolini, M., Edwards, W. B., Morin, J. B., Samozino, P., Horvais, N., et al. (2016a). Biomechanics and Physiology of Uphill and Downhill Running. *Sport. Med.*, 1–15. doi:10.1007/s40279-016-0605-y.
- Vernillo, G., Martinez, A., Baggaley, M., Khassetarash, A., Giandolini, M., Horvais, N., et al. (2020a).

- Biomechanics of graded running: Part I - Stride parameters, external forces, muscle activations. *Scand. J. Med. Sci. Sports*. doi:10.1111/sms.13708.
- Vernillo, G., Martinez, A., Baggaley, M., Khassetarash, A., Giandolini, M., Horvais, N., et al. (2020b). Biomechanics of Graded Running: Part I - Stride Parameters, External Forces, Muscle Activations. *Scand. J. Med. Sci. Sports*, sms.13708. doi:10.1111/sms.13708.
- Vernillo, G., Millet, G. P., and Millet, G. Y. (2017). Does the Running Economy Really Increase after Ultra-Marathons? *Front. Physiol.* 8, 1–5. doi:10.1021/es061287o.
- Vernillo, G., Savoldelli, A., Skafidas, S., Zignoli, A., La Torre, A., Pellegrini, B., et al. (2016b). An Extreme Mountain Ultra-Marathon Decreases the Cost of Uphill Walking and Running. *Front. Physiol.* 7, 530. doi:10.3389/fphys.2016.00530.
- Vernillo, G., Savoldelli, A., Zignoli, A., Skafidas, S., Fornasiero, A., La Torre, A., et al. (2015). Energy cost and kinematics of level, uphill and downhill running: fatigue-induced changes after a mountain ultramarathon. *J. Sports Sci.* 0414, 1–8. doi:10.1080/02640414.2015.1022870.
- Vernillo, G., Savoldelli, A., Zignoli, A., Trabucchi, P., Pellegrini, B., Millet, G. P., et al. (2014). Influence of the world's most challenging mountain ultra-marathon on energy cost and running mechanics. *Eur. J. Appl. Physiol.* 114, 929–939. doi:10.1007/s00421-014-2824-y.
- Vissing, K., Overgaard, K., Nedergaard, A., Fredsted, A., and Schjerling, P. (2008). Effects of concentric and repeated eccentric exercise on muscle damage and calpain–calpastatin gene expression in human skeletal muscle. *Eur. J. Appl. Physiol.* 103, 323–332. doi:10.1007/s00421-008-0709-7.
- Vogt, M., and Hoppeler, H. H. (2014). Eccentric exercise: mechanisms and effects when used as training regime or training adjunct. *J. Appl. Physiol.* 116, 1446–1454. doi:10.1152/jappphysiol.00146.2013.
- Voloshina, A. S., and Ferris, D. P. (2015). Biomechanics and energetics of running on uneven terrain. *J. Exp. Biol.* 218, 711–719. doi:10.1242/jeb.106518.
- Wahren, J., and Jorfeldt, L. (1973). Determination of leg blood flow during exercise in man: an indicator-dilution technique based on femoral venous dye infusion. *Clin. Sci. Mol. Med.* 45, 135–46. doi:10.1042/CS0450135.
- Wakeling, J. M., Nigg, B. M., and Rozitis, A. I. (2002). Muscle activity damps the soft tissue resonance that occurs in response to pulsed and continuous vibrations. *J. Appl. Physiol.* doi:10.1152/jappphysiol.00142.2002.

- Wakeling, J. M., Von Tscharnner, V., Nigg, B. M., and Stergiou, P. (2001). Muscle activity in the leg is tuned in response to ground reaction forces. *J. Appl. Physiol.* 91, 1307–1317. doi:10.1152/jappl.2001.91.3.1307.
- Wan, J., Qin, Z., Wang, P., Sun, Y., and Liu, X. (2017). Muscle fatigue: general understanding and treatment. *Exp. Mol. Med.* 49, e384–e384. doi:10.1038/emm.2017.194.
- Warren, G. L., Lowe, D. A., and Armstrong, R. B. (1999). Measurement tools used in the study of eccentric contraction-induced injury. *Sport. Med.* 27, 43–59. doi:10.2165/00007256-199927010-00004.
- Wasserman, K. (1986). The anaerobic threshold: definition, physiological significance and identification. *Adv. Cardiol.* 35, 1–23. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/3551513>.
- Wasserman, K., Whipp, B. J., Koysl, S. N., and Beaver, W. L. (1973a). Anaerobic threshold and respiratory gas exchange during exercise. *J. Appl. Physiol.* 35, 236–43. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/4723033>.
- Wasserman, K., Wilkerson, L., Hodgson, C. S., and Tormey, J. (1973b). Anaerobic exchange threshold and respiratory during exercise. *J. Appl. Physiol.* 35, 236–243.
- Weir, J. P., Beck, T. W., Cramer, J. T., and Housh, T. J. (2006). Is fatigue all in your head? A critical review of the central governor model. *Br. J. Sports Med.* 40, 573–86; discussion 586. doi:10.1136/bjism.2005.023028.
- Westerlind, K. C., Byrnes, W. C., Harris, C., and Wilcox, A. R. (1994). Alterations in oxygen consumption during and between bouts of level and downhill running. *Med. Sci. Sports Exerc.* 26, 1144–52. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7808249>.
- Westerlind, K. C., Byrnes, W. C., and Mazzeo, R. S. (1992). A comparison of the oxygen drift in downhill vs. level running. *J. Appl. Physiol.* 72, 796–800. doi:10.1152/jappl.1992.72.2.796.
- Westing, S. H., Cresswell, A. G., and Thorstensson, A. (1991). Muscle activation during maximal voluntary eccentric and concentric knee extension. *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.* 62, 104–108. doi:10.1007/BF00626764.
- Wilber, R. L., and Pitsiladis, Y. P. (2016). Kenyan and Ethiopian Distance Runners : What Makes Them So Good ? 92–102. doi:10.1123/ijsp.7.2.92.

- Willems, P. A., Cavagna, G. A., and Heglund, N. C. (1995). External, internal and total work in human locomotion. *J. Exp. Biol.* 198, 379–93. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7699313>.
- Williams, K. R., and Cavanagh, P. R. (1987). Relationship between distance running mechanics, running economy, and performance. *J. Appl. Physiol.* 63, 1236–45. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/3654469>.
- Willis, S. J., Gellaerts, J., Mariani, B., Basset, P., Borrani, F., and Millet, G. P. (2019). Level Versus Uphill Economy and Mechanical Responses in Elite Ultra-Trail Runners. *Int. J. Sports Physiol. Perform.*, 1–15. doi:10.1123/ijsp.2018-0365.
- Winter, E. M., and Fowler, N. (2009). Exercise defined and quantified according to the Système International d'Unités. *J. Sports Sci.* 27, 447–460. doi:10.1080/02640410802658461.
- Yingling, V. R., Castro, D. A., Duong, J. T., Malpartida, F. J., Usher, J. R., and Jenny, O. (2018). The reliability of vertical jump tests between the Vertec and My Jump phone application. *PeerJ* 2018. doi:10.7717/peerj.4669.
- Zelik, K. E., and Kuo, A. D. (2012). Mechanical work as an indirect measure of subjective costs influencing human movement. *PLoS One* 7. doi:10.1371/journal.pone.0031143.

Annexes : articles de diffusion scientifique au monde sportif

Préparation musculaire au trail, que dit la science ? Revue AEFA n°228

- 4^e trimestre 2017

Préparation

Par Sabine Ehrström

Préparation musculaire au trail, que dit la science ?

Sabine Ehrström
Doctorante à l'Université Côte d'Azur
(Laboratoire LAMHES)

La course sur route et le trail présentent bien des exigences différentes que nous soulignerons dans cet article, mais la performance dans toutes ces courses d'endurance implique de courir vite et longtemps. Les courses traditionnelles sur route allant du 10 km au marathon ont fait l'objet de nombreuses publications depuis les années 70 et trois facteurs physiologiques majeurs de la performance ont été identifiés, comme le montre ce modèle de la performance en course d'endurance (Bassett and Howley, 2000) :



VO_{2max} est la consommation maximale d'oxygène exprimée la plupart du temps en unité relative (e.g. en $ml \cdot min^{-1} \cdot kg^{-1}$). Ce facteur détermine la production maximale d'ATP via la phosphorylation oxydative, et donc le débit maximal d'énergie obtenu par voie aérobie. C'est un facteur majeur de la performance dans les sports d'endurance.

Plus la compétition est longue, plus FVO_{2max} devient un facteur prépondérant. Il s'agit de la fraction de VO_{2max} maintenue tout au long de l'épreuve, qui détermine donc la production d'énergie effective au cours de l'épreuve. Ce facteur est étroitement lié au seuil lactique de l'individu.

Enfin l'économie de course est la dépense énergétique par unité de poids corporel et par unité de distance parcourue. C'est un facteur déterminant qui conditionne la performance pouvant être produite pendant l'épreuve et qui permet de relier les deux facteurs cités précédemment. Par exemple, à partir d'équations métabo-

liques, la valeur d'économie de course de Dennis Kimetto, le détenteur du record du monde du marathon, serait de $4,39 J \cdot kg^{-1} \cdot m^{-1}$ en moyenne sur l'épreuve pour des valeurs de FVO_{2max} et de VO_{2max} de 85% et $86 ml \cdot kg^{-1} \cdot min^{-1}$, respectivement (Fletcher et MacIntosh, 2017). Ce facteur est un levier d'amélioration de la performance sur lequel l'entraînement musculaire sera bénéfique, à tous les niveaux de pratique (Beattie et al., 2016; Blagrove et al., 2017). Ainsi, la VO_{2max} de Paula Radcliffe a très peu évolué de 1982 à son record du monde sur marathon en 2003, alors que son économie de course s'est améliorée de 15 %!

Le trail et la course en montagne se distinguent de la course sur route classique par le terrain de jeu. Le sol accidenté entraîne des modifications de foulée, une exigence technique et une augmentation du coût énergétique ou une altération de l'économie de course. De plus, la succession de sections montantes et descendantes implique différentes modalités de contraction, et une sollicitation musculo-tendineuse qui s'éloigne du modèle "masse-ressort" utilisé pour la course à plat. Ainsi, la fatigue musculaire importante mesurée suite à des épreuves de trail de toutes distances (Fourchet et al., 2012; Millet et al., 2003, 2011) est une conséquence de cette sollicitation musculaire particulière.

Cette fatigue est à la fois d'origine centrale et périphérique.

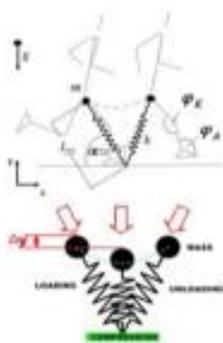


Fatigue centrale : commande du système nerveux central

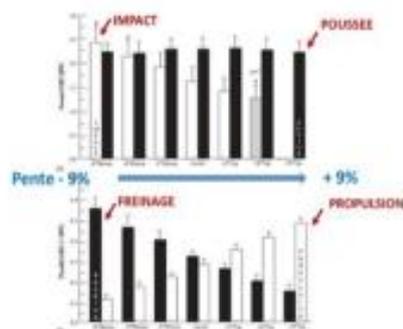


Fatigue pélochéenne synapses muscles

Lorsqu'on court à plat à vitesse constante, le centre de masse oscille au cours de la foulée grâce à la dynamique du système musculo-tendineux du membre inférieur lors de l'impact au sol et se comporte comme un ressort absorbant de l'énergie pendant la phase de travail négatif (excentrique, « loading ») et la restituant lors de la phase de travail positif (concentrique, « unloading »). En pente, travail positif et négatif ne sont plus égaux. Ainsi, plus la descente sera raide, plus les forces d'impact (axe vertical) et les forces de freinage (axe horizontal) seront importantes. À l'inverse, plus la montée sera raide, plus les forces de poussée (axe vertical) et de propulsion (axe horizontal) seront importantes.



Course à plat



Forces normales et parallèles lors de la course de -9 à +9%

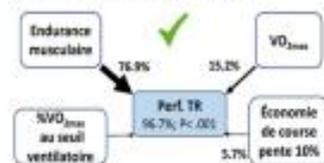
En montée, le mode de contraction prédominant est concentrique, c'est-à-dire que les points d'insertion du muscle se rapprochent, le muscle se raccourcit lorsqu'il se contracte. Ce mode de contraction entraîne peu de dommages mécaniques, et la fatigue musculaire est principalement d'origine métabolique, due à l'intensité de l'effort puisque le coût énergétique augmente avec la pente. Il est intéressant de noter que les coureurs les plus économiques à plat ne le sont pas forcément en montée, puisque la moindre utilisation de l'énergie élastique demandera au coureur des qualités de puissance (Balducci et al., 2016). L'entraînement spécifique en côte sera donc indispensable pour progresser dans ce domaine.

En descente au contraire, le mode principal de contraction est de type excentrique, les points d'insertion du muscle s'éloignent pendant l'étirement. Ce mode de contraction est moins sollicitant au niveau métabolique (le coût énergétique de la course en descente est faible, notamment pour les pentes modérées), mais engendre de fortes contraintes mécaniques sur les structures musculo-tendineuses, avec des dommages et désorganisations occasionnés au niveau des myofibrilles qui sont les plus petites unités contractiles du muscle. En résultent une perte de force et des phénomènes inflammatoires, caractérisés par des courbatures les jours suivants pour les sportifs peu préparés à ce type d'effort. Il est intéressant de noter que l'entraînement excentrique entraîne un mécanisme d'adaptation appelé « repeated bout effect » qui agit au niveau nerveux et sur l'organisation des fibres musculaires et tendineuses, ainsi les conséquences engendrées par la répétition d'un effort excentrique subséquent seront moindres (Nosaka and Aoki, 2011). Incline des répétitions de descentes à l'entraîne-

ment, y compris à allure soutenue, sera donc une première stratégie de préparation musculaire.

On note par ailleurs que l'économie de course se détériore avec la fatigue au cours d'un trail, en particulier chez les coureurs ayant une moindre puissance maximale (Lazzer et al., 2015). Un entraînement orienté sur la puissance maximale des membres inférieurs permettrait donc de maintenir une meilleure économie de course tout au long de l'épreuve, et donc d'améliorer la performance.

Une étude réalisée récemment sur des traileurs de très bon niveau de pratique a permis d'établir une modélisation de la performance en trail courte distance. L'endurance musculaire apparaissait comme le facteur le plus prédictif de la performance chez ces sujets ayant tous une $\dot{V}O_{2max}$ relativement élevée ($> 60 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) et une bonne technique de descente.



Une préparation musculaire appropriée en amont d'un trail ou d'une course en montagne permettra donc l'amélioration du coût énergétique de la course grâce à l'amélioration de la force maximale, notamment via des mécanismes d'adaptation neuro-musculaire, une meilleure restitution de l'énergie et une amélioration de la résistance musculaire à la fatigue. Le rapport poids/puissance sera amélioré, puisque le gain de force maximale sera principalement dû à des adaptations neuro-musculaire (recrutement des fibres, coordination, restitution de l'énergie élastique) et non à une hypertrophie, qui est annihilée par l'entraînement en endurance prolongé (Berryman et al., 2016). Cet entraînement n'aura pas non plus d'effet négatif sur les qualités aérobies.

En pratique, on conseille d'insérer deux à trois séances de force par semaine, suivant une progression planifiée tout au long de la saison, s'orientant vers du travail explosif, pliométrique et des charges lourdes à l'approche des compétitions. Néanmoins, une équipe de chercheurs italiens est parvenue à une amélioration significative de l'économie de course à différentes vitesses chez des coureurs d'ultra-endurance grâce à 12 semaines d'entraînement sans matériel suivant la progression suivante (Giovaneli et al., 2017) :

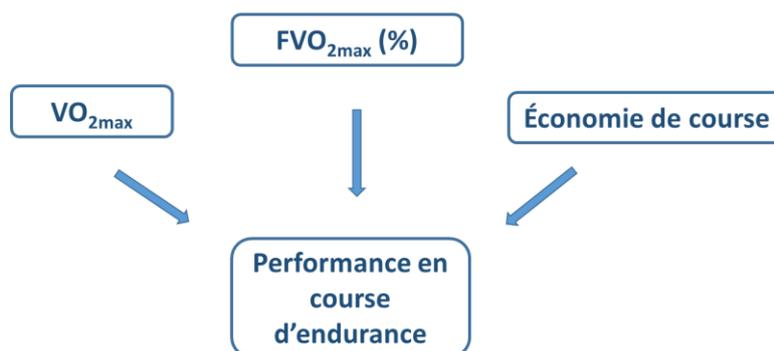
« Que nous apprend la recherche ? » Guide entraînement trail 2018 du magazine Trail Endurance Mag



Avec l'essor de la pratique du trail ces dernières décennies, les chercheurs intéressés par les sports d'endurance se sont aussi tournés vers cette discipline, devenant eux-mêmes parfois des pratiquants assidus, à l'instar des frères Millet, véritables pionniers dans ce domaine.

Si les recherches se sont d'abord concentrées sur l'ultra-trail, aujourd'hui le panel d'études est plus large et s'intéresse aux différents facteurs de performance intervenant dans ces efforts d'endurance en terrain varié pouvant durer de deux heures (trail courte distance) à plusieurs jours et nuits enchaînés (ultra-trail). Pour faire le tour d'horizon des connaissances actuelles, nous nous pencherons d'abord sur les études présentant les facteurs de performance trail ou en ultra-trail. A partir de ces modélisations, nous détaillerons ensuite les études nous éclairant sur ces différents facteurs. Enfin nous nous interrogerons sur les conséquences sur la santé d'épreuves d'une telle exigence.

Comme toutes les épreuves d'endurance, la performance en trail nécessite de rallier le départ et l'arrivée le plus rapidement possible. Les facteurs de performance en course sur route traditionnelles du 10km au marathon ont fait l'objet de nombreuses publications depuis les années 70, dégagant trois facteurs de performance physiologiques permettant de courir vite et longtemps :



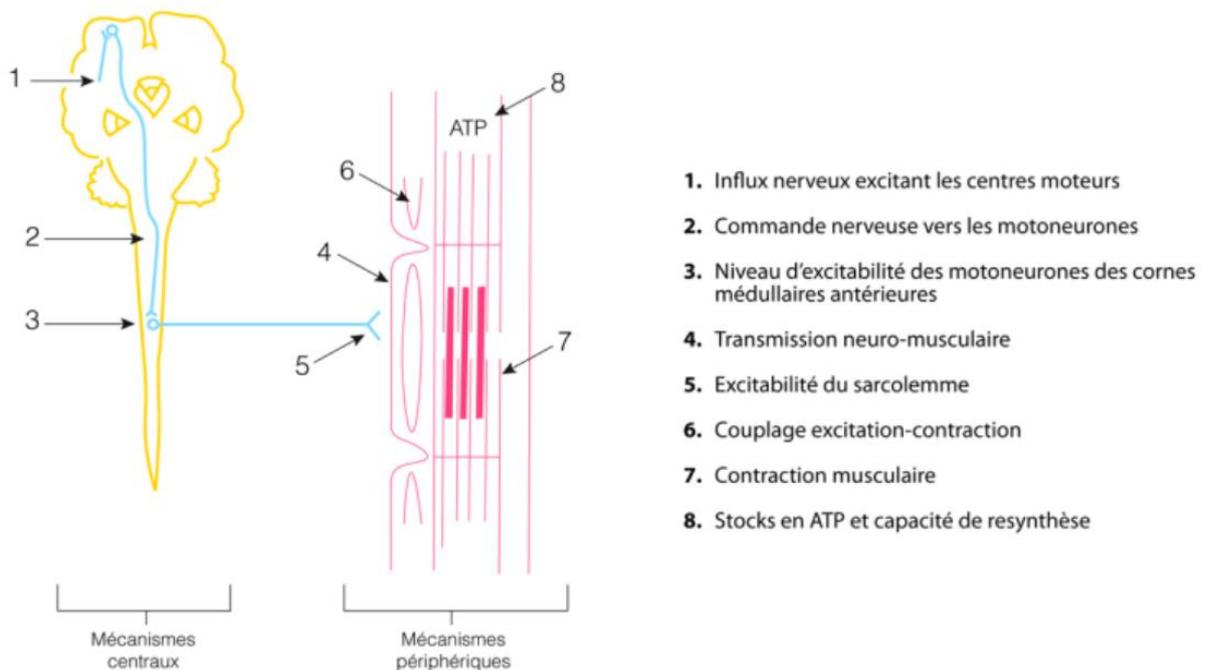
La consommation maximale d'oxygène (VO_{2max}) détermine la puissance maximale que l'individu pourra produire par voie aérobie (voie ultra-majoritaire lors des efforts d'endurance). Pour performer en endurance, il est nécessaire de maintenir une puissance élevée tout au long de la course, c'est pourquoi la fraction de VO_{2max} (FVO_{2max}) maintenue tout au long de la course est un facteur essentiel pour déterminer la quantité d'énergie disponible pour les muscles sur la durée. Enfin, la capacité de l'individu à convertir cette énergie en vitesse réelle et exprimée par l'économie de course. Ainsi un coureur plus économique pourra courir plus vite avec une même quantité d'oxygène consommée.

Le trail se distingue de la course sur route classique par le terrain de jeu. Le sol accidenté entraîne des modifications de foulée, une exigence technique et une augmentation du coût énergétique. De plus, la succession de sections montantes et descendantes implique différentes modalités de contraction, et une sollicitation musculo-tendineuse qui s'éloigne du modèle "masse-ressort" utilisé pour décrire

la course à plat. En descente, les forces d'impact et de freinage augmentent et les fibres musculaires s'allongent pendant leur contraction, on parle de contraction excentrique. En montée, plus la pente est raide et moins le coureur peut profiter du rebond élastique et plus il aura besoin de produire des forces de poussée et de propulsion, Les muscles fessiers, les quadriceps et les mollets sont sollicités selon le régime concentrique. Ainsi, on mesure une fatigue musculaire importante mesurée suite à des épreuves de trail de toutes distance (30km à ultra-trail), d'origine à la fois périphérique (contraction musculaire) et centrale (commande nerveuse). Jusqu'à des durées de course d'une trentaine d'heure, plus la durée de l'exercice est grande, plus la perte de force est importante. Pour des longueurs de course au-delà des 100 miles, le coureur adopte un rythme de course modéré dès le début de l'effort, ce qui, combiné avec un usage quasi-systématique des bâtons, préserve les structures musculo-tendineuses (Giandolini et al., 2016d).

Schéma : Sites potentiels de la fatigue détaillant les mécanismes centraux et périphériques selon Bigland-Ritchie (Bigland-Ritchie and Woods, 1984)

Source schéma : campusport.univ-lille2.fr



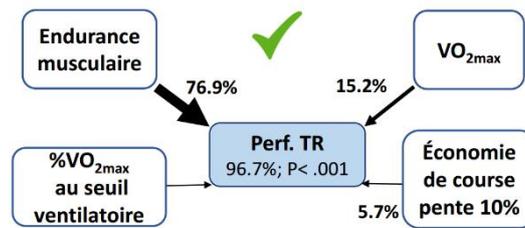
Sites potentiels de la fatigue selon Bigland-Ritchie, 1984

Les portions ascendantes entraînent peu de dommages mécaniques, et la fatigue musculaire est principalement d'origine métabolique, liée à l'intensité de l'effort puisque le coût énergétique

augmente avec la pente. Il est intéressant de noter que les coureurs les plus économiques à plat ne le sont pas forcément en montée, puisque la moindre utilisation de l'énergie élastique demandera au coureur des qualités de puissance (Balducci et al., 2016). La programmation d'entraînements spécifiques en côte, d'exercices de pliométrie ou de pédalage assis en puissance ou debout « en danseuse » sera donc indispensable pour progresser dans ce domaine.

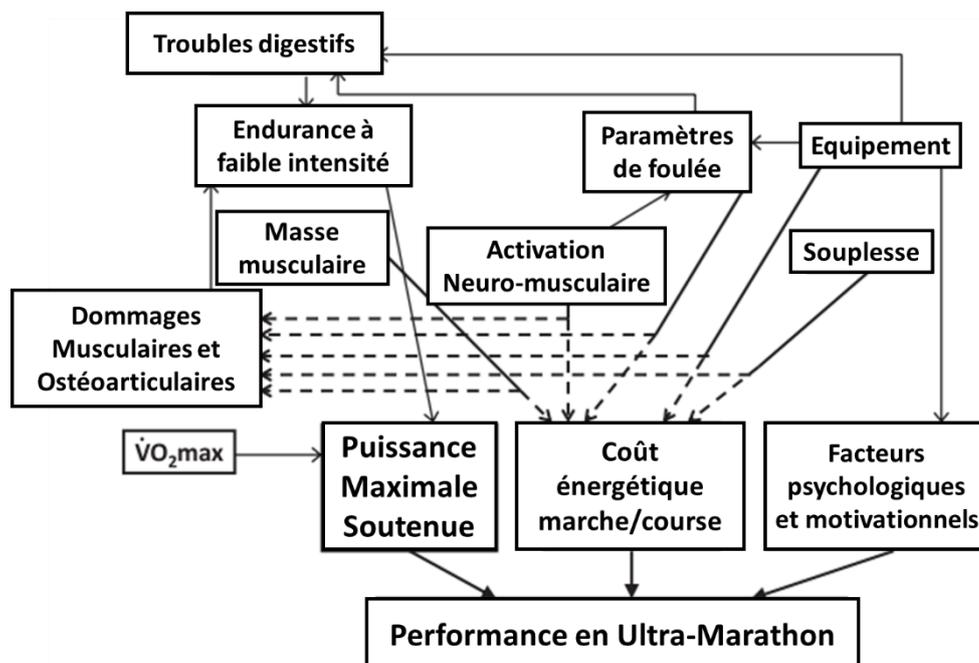
Les portions descendantes, au contraire, sont moins sollicitantes sur le plan métabolique (le coût énergétique de la course en descente est faible, notamment pour les pentes modérées), mais engendre de fortes contraintes mécaniques sur les structures musculo-tendineuses, avec des dommages et désorganisations occasionnés au niveau des myofibrilles qui sont les plus petites unités contractiles du muscle. En résultent une perte de force importante et des phénomènes inflammatoires, caractérisés par des courbatures les jours suivants pour les sportifs peu préparés à ce type d'effort. Une descente de 6.5 km et 1264 m de D- (descente de la dent du Chat, bien connue des Savoisiens) la plus rapide possible entraîne des altérations périphériques comparables à celles mesurées à l'issue d'un ultra-trail, cependant la fatigue centrale est beaucoup moins prononcée (environ un tiers) (Giandolini et al., 2016b). Il est intéressant de noter que l'entraînement excentrique entraîne un mécanisme d'adaptation appelé "repeated bout effect" qui agit au niveau nerveux et sur l'organisation des fibres musculaires et tendineuses, ainsi les conséquences engendrées par la répétition d'un effort excentrique subséquent seront moindres (Nosaka and Aoki, 2011). Inclure des répétitions de descentes à l'entraînement, y compris à allure soutenue, sera donc une première stratégie de préparation musculaire.

Une étude réalisée récemment sur des traileurs de très bon niveau de pratique a permis d'établir une modélisation de la performance en trail courte distance (27km, 1400m D+/-). L'endurance musculaire apparaissait comme le facteur le plus prédictif de la performance chez ces sujets ayant tous une VO_{2max} relativement élevée ($> 60 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$) et une bonne technique de descente (Ehrström et al., 2017). Les autres facteurs de performance classiquement décrits pour la performance en endurance venaient compléter le modèle. Il est intéressant de souligner que l'économie de course en montée (tapis incliné à 10% de pente) était plus prédictive de la performance que l'économie de course à plat, et l'on peut supposer que des mesures réalisées directement en terrain naturel s'avèreraient encore plus pertinentes pour estimer le niveau de performance du coureur.



L'étude de Pascal Balducci et son équipe sur l'Interlacs Trail (75 km, 3 930 m D+/-) vient conforter l'importance primordiale des aptitudes aérobies et musculaires pour la performance en trail (Balducci et al., 2017a). En effet, le temps de course était corrélé à la vitesse maximale aérobie, le pourcentage de cette vitesse maintenu durant l'épreuve, la force des extenseurs de genou, ainsi que la perte de force à l'issue de l'épreuve.

Cependant, quiconque a déjà pris part à un (ultra-)trail s'est bien aperçu que les facteurs à prendre en compte pour franchir la ligne d'arrivée, qui plus est le plus rapidement possible, sont multiples. Guillaume Millet les relie les uns aux autres dans un diagramme exhaustif faisant bien apparaître l'importance de facteurs d'ordre physiologique, musculaires, stratégiques et psychologiques. Il est important de souligner que la performance en ultra-marathon fait intervenir un compromis entre le coût énergétique de déplacement et les dommages musculo-tendineux (notamment par l'augmentation de la fréquence de foulée et l'usage des bâtons).

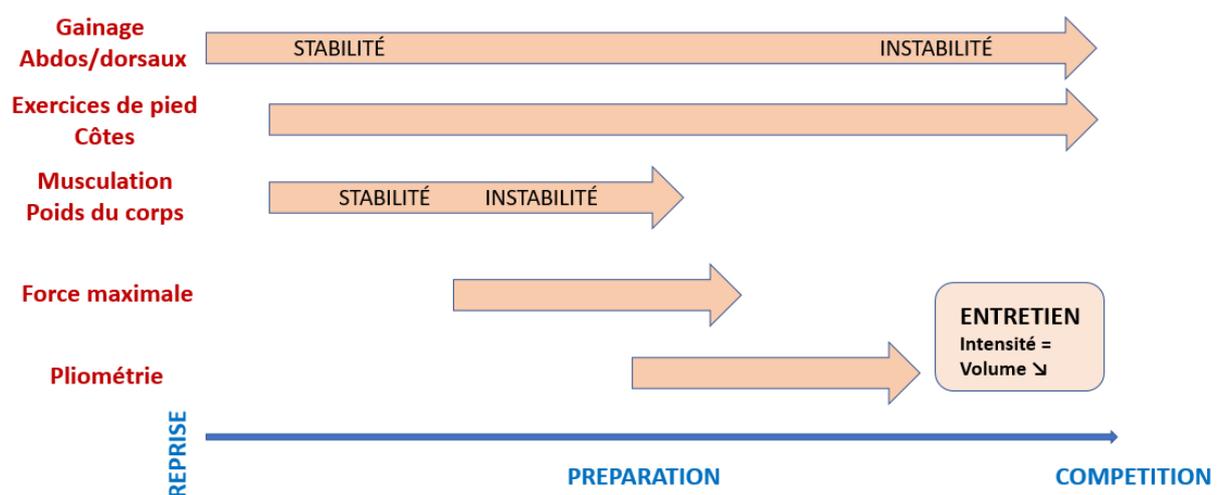


D'autres stratégies sont possibles pour minimiser les dommages musculaires pendant la course. Tout d'abord, Marlène Giandolini a montré qu'un certain Kilian Jornet utilise un pattern de foulée (avant-pied, médio-pied ou attaque-talon) varié tout au long de la course (Giandolini et al., 2015). Lors de son étude de la descente de la dent du Chat, elle et son équipe concluent grâce à l'analyse du pattern de foulée qu'une grande variabilité de celui-ci permettait de réduire la fatigue musculaire, immédiatement à l'arrivée ainsi que deux-jours après (Giandolini et al., 2017).

En amont de la course, une préparation musculaire appropriée en amont d'un trail permettra donc l'amélioration du coût énergétique de la course grâce à l'amélioration de la force maximale, notamment via des mécanismes d'adaptation neuro-musculaire, une meilleure restitution de l'énergie et une amélioration de la résistance musculaire à la fatigue. Le rapport poids/puissance sera amélioré, puisque le gain de force maximale sera principalement dû à des adaptations neuromusculaire (recrutement des fibres, coordination, restitution de l'énergie élastique) et non à une hypertrophie, qui est annihilée par l'entraînement en endurance prolongé (Berryman et al., 2016). Cet entraînement n'aura pas non plus d'effet négatif sur les qualités aérobies.

En pratique, on conseille d'insérer deux à trois séances de force par semaine, suivant une progression planifiée tout au long de la saison, incluant un travail de descentes répétées pour bénéficier du fameux « repeated bout effect », et s'orientant vers du travail explosif, pliométrique et des charges lourdes à l'approche des compétitions.

Voici un exemple de planification en vue d'une compétition :



Néanmoins, une équipe de chercheurs italiens est parvenue à une amélioration significative de l'économie de course à différentes vitesses chez des coureurs d'ultra-endurance grâce à 12 semaines d'entraînement sans matériel suivant une progression supervisée (Giovannelli et al., 2017) :

- ✓ 4 semaines de renforcement du tronc, gammes d'athlétisme, squats et fentes au poids du corps, squats une jambe
- ✓ 2*4 semaines d'exercices au poids du corps et de pliométrie

Si la course à pied en terrain naturel semble être l'activité pour laquelle l'humain a évolué pendant des milliers d'années, l'engouement croissant envers les épreuves d'ultra-trail est porteur d'interrogations concernant les effets immédiats et à long terme d'une telle pratique. Les connaissances actuelles de la recherche concernant les effets immédiats ont été récemment synthétisées par Grégoire Millet et Pascal Balducci (Millet and Balducci, 2017).

Tout d'abord, ils se sont intéressés aux phénomènes inflammatoires engendrés par la répétition de nombreuses portions de course en descente. Celles-ci soumettent le quadriceps et le triceps sural (mollet) à de nombreuses contractions excentriques répétées, engendrant des lésions structurelles importantes au niveau des sarcomères. Ainsi, les marqueurs de dommages musculaires ou d'inflammation sont très fortement augmentés au niveau plasmatique lors de n'importe quel ultra-trail, et même après une simple et unique descente chez des sujets non spécialistes. L'inflammation associée à la réalisation des épreuves d'ultra-endurance s'accompagne très souvent d'une augmentation importante des volumes hydriques et en particulier de l'eau extracellulaire, ce qui se traduit par des œdèmes observés au niveau de la face ou du membre inférieur. Il semble que les mécanismes œdémateux soient maximaux 2-3 jours après l'ultra-trail. En plus des œdèmes périphériques, on constate également une augmentation du volume plasmatique, c'est-à-dire du volume liquidien contenu dans le sang circulant hors cellules sanguines, qui subsiste pendant plusieurs jours et entraîne des conséquences aux niveaux cardiaque, musculaire et cérébral.

Au niveau cardiaque, on observe une augmentation des volumes cavitaires, accompagné d'une augmentation du volume d'éjection systolique et d'une baisse de la fréquence cardiaque. Ce phénomène permet de limiter la fatigue cardiaque sur la durée en comparaison à des épreuves d'endurance plus courtes telles que des marathons ou triathlon Ironman, car elle permet au muscle cardiaque de fonctionner à une fréquence de contraction plus basse que celle qui est attendue relativement à la vitesse de déplacement du coureur. Par ailleurs, les conséquences de l'œdème constaté au niveau cérébral ne sont pas encore établies, mais pourraient contribuer à expliquer, en parallèle du manque de sommeil, les hallucinations et l'augmentation du temps de réaction des coureurs. L'inflammation musculaire, quant à elle, contribue à la perte de force évoquée plus haut, mais paradoxalement les ultra-trails les plus extrêmes ne semblent pas être les plus traumatisants en comparaison avec des épreuves de durée avoisinant les 24h, probablement car le rythme de croisière

y est inévitablement plus faible. Sur le plan digestif enfin, la redistribution à l'exercice du flux sanguin provoque une ischémie splanchnique (système digestif sous-irrigué), amplifiée par la déshydratation. A cela s'ajoutent les contraintes imposées lors des contractions excentriques répétées. Ces modifications entraînent une inflammation générale, des dommages cellulaires intestinaux et une souffrance hépatique.

Les réactions physiologiques associées à la course d'ultra-endurance en montagne sont donc très spécifiques à ce type d'effort et sont différentes de celles observées lors des courses sur route sur les distances traditionnelles (par exemple, marathon). Paradoxalement, la basse intensité de course observée lors des très longues épreuves semble de nature à limiter certains dommages musculaires ou cardiaques. La nocivité potentielle des effets observés reste à déterminer, on pourra donc conseiller au pratiquant soucieux de préserver sa santé de respecter ces quelques principes :

- Gérer les charges de travail pour prévenir le surentraînement.
- Se préparer spécifiquement au travail en excentrique afin de limiter les phénomènes inflammatoires.
- Espacer les épreuves pour favoriser les phénomènes de récupération et de régénération tissulaire.
- Prévoir une coupure annuelle (sans course à pied) d'un mois minimum.

Une fois ces quelques mises en garde prises en compte, il ne reste plus qu'à améliorer sa santé physique et psychologique en arpentant les sentiers !

Références bibliographiques :

Balducci, P., Cléménçon, M., Morel, B., Quiniou, G., Saboul, D., and Hautier, C. A. (2016). Comparison of Level and Graded Treadmill Tests to Evaluate Endurance Mountain Runners. *J. Sports Sci. Med.* 15, 239–46. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27274660>.

Balducci, P., Cléménçon, M., Trama, R., Blache, Y., and Hautier, C. (2017). Performance Factors in a Mountain Ultramarathon. *Int. J. Sports Med.* 38, 819–826. doi:10.1055/s-0043-112342.

Balducci, P., and Millet, G. P. (2017). endurance : état des lieux et conséquences pour la santé Les effets immédiats des courses d' ultra-endurance : état des lieux et conséquences pour la santé. Available at: https://www.researchgate.net/publication/317400173_Les_effets_immediats_des_courses_d%27ultra-endurance_etat_des_lieux_et_consequences_pour_la_sante.

Berryman, Mujika, Arvisais, Roubeix, Binet, Bosquet, et al. (2016). Strength Training for Middle- and Long-Distance Performance: A Meta-Analysis. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 11, 86–95. doi:10.1123/ijsp.2015-0012.

Bigland-Ritchie, B. R., and Woods, J. J. (1984). Changes in muscle contractile properties and neural control during human muscular fatigue. *Muscle Nerve* 7, 691–699. doi:10.1002/mus.880070902.

Ehrström, S., Tartaruga, M. P., Easthope, C. S., Brisswalter, J., Morin, J.-B., and Vercruyssen, F. (2017). Short Trail Running Race : Beyond the classic model for endurance running performance. *Med. Sci. Sport. Exerc.*, 1. doi:10.1249/MSS.0000000000001467.

Giandolini, M., Horvais, N., Rossi, J., Millet, G. Y., Morin, J. B., and Samozino, P. (2016a). Acute and delayed peripheral and central neuromuscular alterations induced by a short and intense downhill trail run. *Scand. J. Med. Sci. Sport.* 26, 1321–1333. doi:10.1111/sms.12583.

Giandolini, M., Horvais, N., Rossi, J., Millet, G. Y., Morin, J. B., and Samozino, P. (2017). Effects of the foot strike pattern on muscle activity and neuromuscular fatigue in downhill trail running. *Scand. J. Med. Sci. Sport.* 27, 809–819. doi:10.1111/sms.12692.

Giandolini, M., Pavailler, S., Samozino, P., Morin, J., and Horvais, N. (2015). Foot strike pattern and impact continuous measurements during a trail running race: proof of concept in a world-class athlete. *Footwear Sci.* 7, 127–137. doi:10.1080/19424280.2015.1026944.

Giandolini, M., Vernillo, G., Samozino, P., Horvais, N., Edwards, W. B., Morin, J. B., et al. (2016b). Fatigue associated with prolonged graded running. *Eur. J. Appl. Physiol.* 116, 1859–1873. doi:10.1007/s00421-016-3437-4.

Giovanelli, N., Taboga, P., Rejc, E., and Lazzer, S. (2017). Effects of strength, explosive and plyometric training on energy cost of running in ultra-endurance athletes. *Eur. J. Sport Sci.* 17, 805–813. doi:10.1080/17461391.2017.1305454.

Nosaka, K., and Aoki, M. S. (2011). Repeated bout effect: research update and future perspective. *Brazilian J. Biomotricity* 5, 5–15.

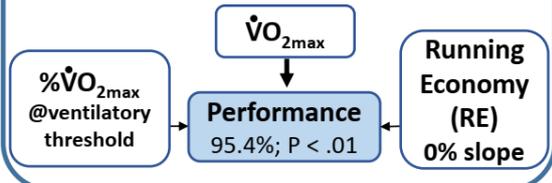
Poster ACAPS 2017 (Dijon), prix du jeune chercheur

SHORT TRAIL RUNNING RACE: BEYOND THE CLASSIC MODEL FOR ENDURANCE RUNNING PERFORMANCE

S Ehrström⁽¹⁾, MP Tartaruga⁽²⁾, CS Easthope⁽³⁾, J Brisswalter⁽¹⁾, J-B Morin⁽¹⁾, F Vercruyssen⁽¹⁾

⁽¹⁾LAMHES, Nice & Toulon, France ⁽²⁾LABIER, Midwest State Univ. of Paraná, Brazil ⁽³⁾Spinal Cord Injury Center, Zurich, Suisse

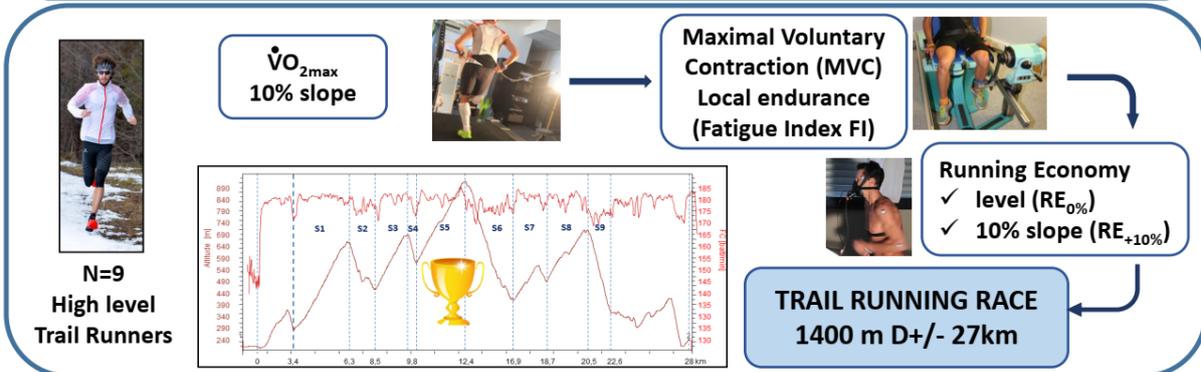
Endurance running performance:
The classical model (1)



Trail Running (TR) specificities

- ✓ Uphill/downhill
- ✓ Rough ground
- Concentric/eccentric repeated muscular modalities (2)
- Biomechanical/physiological consequences (3)

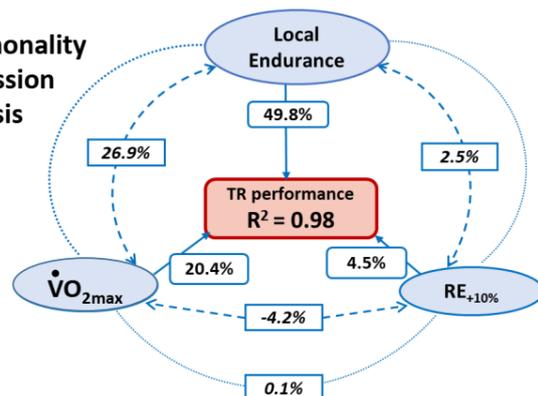
- 1/ Is this model adapted to TR performance?
2/ Could the introduction of a muscular parameter reach a specific TR performance model?



Simple Pearson correlations
with TR performance

	<i>r</i>	<i>P</i>
$\dot{V}O_{2max}$	-0.76	0.030
$v\dot{V}O_{2max}$	-0.75	0.032
% $\dot{V}O_{2max}$ at VT	0.11	0.804
RE _{0%}	0.25	0.554
RE _{+10%}	0.21	0.626
MVC _{Ecc}	0.10	0.807
MVC _{Con}	0.44	0.278
FI	0.91	0.002

Commonality
Regression
Analysis



- 1/ The classic model of endurance performance is not exhaustive for TR performance
2/ Local endurance is a key determinant for a specific physiological TR performance model

(1) McLaughlin JE, Howley ET, Bassett DR, Thompson DL, Fitzhugh EC. Med Sci Sports Exerc. 2010

(2) Giandolini M, Vernillo G, Samozino P, et al. Eur J Appl Physiol. 2016.

(3) Vernillo G, Giandolini M, Edwards WB, et al. Sport Med. 2016

Résumé

Ce projet de thèse se situe dans une perspective d'amélioration des connaissances scientifiques dans le domaine du trail court, une activité outdoor en plein essor. A l'intermédiaire entre les épreuves de course sur route "traditionnelles" et les épreuves d'ultra-trail, le trail courte distance a peu été abordé spécifiquement dans la littérature. Le premier objectif était de caractériser les déterminants physiologiques de la performance lors des épreuves de trail courte distance chez une population de coureurs très entraînés, à partir d'une interface d'évaluations entre des protocoles en laboratoire et une épreuve officielle. L'identification de l'importance de l'endurance musculaire dans la performance a conduit au second objectif d'étudier l'impact aigu et retardé du port de textile de compression lors d'un trail courte distance ou lors d'un exercice excentrique intense (i.e. course en descente prolongée) sur les paramètres neuromusculaires et énergétiques. L'atténuation des vibrations des tissus mous induit par le port de textile de compression peut contribuer, au moins en partie, à la réduction du déficit d'activation volontaire mesuré immédiatement après l'épreuve de trail ou la course en descente et à l'amélioration de la fonction neuromusculaire en phase de récupération. Nos résultats suggèrent que l'utilisation de textile à haute intensité de compression pendant l'effort exercerait un « effet protecteur mécanique », pouvant ainsi constituer une stratégie externe pour tolérer une charge d'entraînement élevée ou optimiser le processus de récupération dans les courses à plusieurs étapes.

Mots clés : performance, course, endurance, économie de course, fatigue musculaire, textile de compression

Abstract

This thesis project aimed at improving scientific knowledge in the field of short distance trail running, a "booming" activity. Situated between "traditional" road races and ultra-trail races, limited research has focused on the analysis of short distance trail running. The first objective was to characterize the physiological determinants of performance during short distance trail running races in a population of highly trained runners, using an experimental setting between laboratory protocols and an official event. The identification of muscular endurance as critical factor in the determination of performance leads to the second objective of the current thesis, based on the acute and delayed effects of wearing compression garments on neuromuscular function and energetic parameters during a short distance trail run or during intense eccentric exercise (i.e. prolonged downhill run). Wearing compression garments contributes to the attenuation of soft tissue vibrations which can reduce, at least in part, the deficit of voluntary activation level measured immediately after downhill running and improve the neuromuscular function during the recovery phase. Our results suggest that the use of garments with high compression intensity during exercise could exert a "mechanical protective effect", which could therefore constitute an external strategy to tolerate a high training load or optimize the recovery process in multi-stage races.

Key words: performance, running, endurance, running economy, muscle fatigue, compression garments