



HAL
open science

Effets de la cadence sur les réponses physiologiques et perceptives en pédalage excentrique

Adrien Mater

► **To cite this version:**

Adrien Mater. Effets de la cadence sur les réponses physiologiques et perceptives en pédalage excentrique. Education. Université Bourgogne Franche-Comté, 2023. Français. NNT : 2023UBFCK072 . tel-04552429

HAL Id: tel-04552429

<https://theses.hal.science/tel-04552429>

Submitted on 19 Apr 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université de Bourgogne Franche-Comté
Faculté des Sciences du Sport – Unité de formation et de Recherche en Sciences et
Techniques des Activités et Sportives
Laboratoire INSERM U1093 – Cognition, Action et Plasticité Sensorimotrice

THESE DE DOCTORAT

En vue de l'obtention du grade de docteur d'Université

Effets de la cadence sur les réponses physiologiques et perceptives en pédalage excentrique

Présentée et soutenue publiquement par

Adrien MATER

Le vendredi 8 décembre 2023

Devant le jury composé de :

Pr. Stéphane PERREY	Rapporteur	Université de Montpellier
Pr. Nicolas PLACE	Rapporteur	Université de Lausanne
Dr. Yoann GARNIER	Examineur	Université de Franche-Comté
Pr. Frédérique HINTZY	Présidente du jury	Université de Savoie Mont-Blanc
Pr. Alain MARTIN	Directeur de thèse	Université de Bourgogne
Pr. Romuald LEPERS	Co-irecteur de thèse	Université de Bourgogne

Avant-propos

Avant de me pencher sur ce qui vous intéresse a priori en commençant cette lecture, il me paraissait nécessaire de prendre le temps de placer l'observateur dans l'observation¹ en parlant de celui qui écrit ces lignes. Cet exercice ne s'intéresse donc pas à l'objectif de ma thèse, qui porte bien son regard sur l'outil si particulier qu'est le vélo excentrique, comme modèle pour étudier l'impact de la contraction excentrique sous-maximale sur la fonction neurophysiologique et les paramètres perceptifs chez l'humain. L'idée d'un avant-propos avait été émise en discutant avec un ami qui m'a largement facilité la voie, aussi bien dans mon travail réflexif en tant que scientifique, que sur ma curiosité citoyenne. Il viendrait poser sur le papier nos incessantes discussions rendues possibles par mon arrivée à Dijon il y a quatre ans. Ces nombreux partages font suite aux considérations introduites avant lui par les moments passés autour de tasses de verveine du jardin avec mon papa, à qui j'aimerais dédier cette réflexion.

J'ai 27 ans, je suis un homme, blanc, occidental, cisgenre, hétérosexuel. J'ai grandi dans une famille avec une mère enseignante et un père musicien, dans une petite ville jurassienne. J'ai bénéficié d'un confort exceptionnel, sans pour autant vivre dans l'opulence, et sans vraiment m'en rendre compte, d'ailleurs je n'ai jamais dû travailler pour financer mes études. La plus grande partie de mon temps libre pendant mes années de licence et master a été occupée par des heures à courir sur les chemins bisontins, jurassiens et alpins ou à entraîner des athlètes pour la performance à plus ou moins haut niveau. Jusqu'à mon arrivée à Dijon, je n'avais jamais manifesté activement car mes questionnements à propos des inégalités de classes ou de genres, des discriminations, du réchauffement climatique s'arrêtaient à la limite de mon confort personnel.

Habiter dans une petite ville à la campagne, avec la chance de pouvoir passer tout mon temps extra-scolaire dehors, m'a permis d'attiser ma sensibilité à l'égard de formes de relations que je ne pouvais pas trouver en ville. Parmi elles, celles que je chéris le plus étant d'essayer de ne pas trop déranger et de porter attention. Cette idée de vouloir minimiser mon

¹ Edgar Morin, La Méthode, Tome 2 – La vie de la vie.

impact sur le vivant a débuté par une intuition : j'ai toujours aimé me faire tout petit quand je longeais une lisière de forêt pour observer un renard ou un chamois, quand j'avais la chance d'en croiser.

A l'inverse, la lecture de rapports comme celui de l'IPBES ou de l'IPCC² a mis en exergue le décalage entre mes sensations dans les bois et l'impact de mon mode de vie occidental sur le reste des vivants et leurs milieux de vie. Ces altérités³ ont été mises à l'écart et considérées comme une ressource par notre société, qui s'en est approprié l'existence. Et même si je sais qu'évoquer la sensibilité pour d'autres formes du vivant que la nôtre n'est pas une évidence, je suis convaincu que ma sensibilité envers ces altérités, a joué un rôle majeur dans mes prises de positions actuelles. C'est pourquoi, j'invite les lecteur.rices de ces lignes à sortir à la tombée de la nuit, de préférence sous la pluie, pour observer les salamandres chasser, ou simplement à sortir se balader en forêt avec une paire de jumelles ou une loupe, ou encore à repérer les innombrables plantes, dites mauvaises herbes, qui prennent racine dans tous les petits recoins de nos rues pourtant si bien bétonnées. Entre autres observations, il m'est arrivé de trouver de la menthe entre un trottoir et une bouche de canalisation en plein centre-ville. Mieux prêter attention ouvrirait pourtant la voie à une axiologie plus sensible à nos rapports avec le vivant non-humain.

Outre ces considérations esthétiques et oniriques, il me paraît *a minima* nécessaire de commencer par apprécier les liens d'interdépendance des vivants entre eux. En effet, l'habitabilité du monde n'est pas rendue possible par notre main, cette dernière aménage seulement notre environnement « proche » pour le rendre plus confortable, c'est le reste de la biodiversité qui en est responsable. Cette recherche du confort⁴ aurait pu se limiter à un certain seuil,⁵ mais il s'est cependant étendu jusqu'à par exemple faire de la voiture – ou du

² Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services ; Intergovernmental panel on climate change.

³ Ou être-vivants. J'aime beaucoup ce terme parce qu'il renvoie à la notion de relation avec un être (vivant) différent de soi mais dont on aurait à apprendre en interagissant avec lui ou elle. *Manières d'être vivant*, Baptiste Morizot, 2020.

⁴ Rendu possible parce que l'idée s'est développée qu'il était acceptable de détruire notre environnement et exterminer tous ceux qui y vivaient pour puiser des ressources.

⁵ Limitant son développement pour maintenir l'outil à l'état de facilitateur sans en rendre contre-productif ou nocive pour l'environnement son utilisation. Par exemple, la voiture a dans un premier temps permis d'améliorer l'autonomie des individus mais sa trop forte concentration dans les centres urbains a finalement abouti à l'inverse, sans parler du pillage des ressources, l'artificialisation des sols et la dépendance aux énergies fossiles. *La Convivialité*, Ivan Illich, 1972.

SUV, marqueur ultime de domination sur la terre et sur le reste de l'humanité à laquelle il faudrait montrer son opulence et sa supposée supériorité – une pièce supplémentaire de la maison que l'on occupe seul.e pendant des heures au milieu des embouteillages.

J'aimerais m'étendre de manière plus approfondie sur cette question du temps. Bien que je sois occupé à rédiger mon cadre théorique, j'aimerais faire l'éloge de ce temps, libre, dont j'ai eu la chance de bénéficier grâce à mon cadre d'étudiant.e en doctorat. Dans mon cas, il a contribué à panser un peu la peine d'avoir perdu mon père. Aussi, ce temps m'a permis de me tourner vers des activités émancipatrices, dans le sens où elles me forment en tant qu'individu et citoyen de mieux en mieux éclairé⁶. Ici, je n'oppose pas le temps de réflexion porté à mon sujet de thèse avec celui lié aux enjeux sociaux et environnementaux. Malgré tout, je revendique le fait d'avoir occupé une partie importante de mon temps à m'intéresser et m'investir mentalement et physiquement pour ces intérêts communs. En effet, une des missions de l'Inserm est « d'agir pour et avec la société », et bien que je ne sois pas titulaire d'un poste de recherche, je considère qu'un.e chercheur.euse ne devrait pas s'arrêter à la soi-disant neutralité de son activité de recherche⁷, une fois celle-ci terminée.

Bien qu'une partie de ma réflexion exposée plus haut s'attèle à partager un peu de cette sensibilité pour encourager les lecteur.rices à observer, voire à s'émerveiller et à développer une nouvelle forme d'attention aux autres, je préférerais qu'iels ne s'en tiennent pas à ça. J'aimerais pouvoir inciter à s'engager politiquement et encore plus poétiquement. Par cette dernière proposition, je n'entends pas dénigrer l'activisme politique traditionnel mais j'encourage plutôt à l'élaboration d'îlots de résistance⁸ aussi hétérogènes soient-ils. Ils auraient vocation à « déconstruire ces idées qui sont tellement partagées qu'elles ne sont même plus énoncées »⁹, réveiller l'émerveillement pour ce qui nous entoure et proposer concrètement d'autres manières de faire société. Je terminerais cet avant-propos en prenant pour exemple deux de ces initiatives qui m'animent pour des raisons différentes.

La première renvoie aux mouvements de résistance civile non-violents et en particulier aux membres d'Extinction Rébellion que j'ai rencontré.es. Avoir intégré un de ces groupes

⁶ Ne voulant pas le paraphraser en prenant le risque de ne pas être aussi clair que lui, je vous invite ici à prendre quelques minutes pour aller parcourir l'avant-propos de thèse écrit par Pierre Clos.

⁷ Alexander Grothendieck: Allons-nous continuer la recherche scientifique? (CERN, 27/01/1972)

⁸ *Plutôt couler en beauté que flotter sans grâce*, Corinne Morel Darleux, 2019.

⁹ *Leverage Points: Places to Intervene in a System*, Donella Meadows, 1999. Qui fait référence en outre à la formule « there is no alternative » proposée par Margaret Thatcher pour imposer des réformes néolibérales.

locaux m'a permis d'explorer sous d'autres points de vue, ces attentions et rapports aux altérités, que j'avais presque perdus mais qui m'apparaissent à nouveau évidents.

La seconde initiative qu'il me paraît nécessaire de citer concerne la concrétisation du rêve de deux amis poètes, Paco et Jules qui, bien que largement ancrés dans des professions qui leur conféraient l'accès à un capital social et financier plus que confortables, ont préféré hisser les voiles. Littéralement. Ils ont choisi de partir en bateau à voile pour rencontrer des paysan.es et inventeur.rices pour trouver des manières plus respectueuses de cultiver la terre et de répondre aux besoins humains sans extraire plus de ressources que nécessaire. Et qui, par leur pas de côté et choix de vie, proposent une autre architecture symbolique et esthétique du monde qui pourra peut-être en inspirer d'autres.

Enfin, et malgré mon manque d'habitude et ma difficulté à mettre des mots sur mes sentiments, je remercie Romuald Lepers, qui m'a appelé il y a quatre ans pour me proposer un poste d'ingénieur d'étude alors que mes connaissances concernant la fonction neuromusculaire se résumait à très peu de choses. Merci pour cette humanité et ces moments de partage aussi bien scientifiques que sportifs ou personnels.

Alain Martin, qui a accepté d'être co-directeur de cette thèse et qui a largement contribué à mon passage par le concours de l'école doctorale. Merci pour les réunions plus éclairantes que plusieurs heures à lire des articles scientifiques. Même si j'appréhendais toujours ses retours sur les articles en cours d'écriture, j'ai retrouvé la minutie au travail que mon papa sollicitait quand j'allais jouer du piano.

Stephane Perrey et Nicolas Place, en qualité de rapporteurs ; Yoann Garnier et Frédérique Hintzy, en qualité d'examineur.ices, qui ont accepté d'expertiser ces trois années de thèse qui ont abouti sur ce document.

Sidney Grosprêtre et Nicola Maffiuletti, pour leurs coups d'œil avisés et l'idée d'ajouter un test de Thorstensson à une expérimentation déjà éprouvante pour les participant.es.

A celles et ceux, qui ont accepté d'endurer les stimulations électriques et les quelques jours de courbatures engendrées par les séances à « pédaler à l'envers ».

Adrien Boly, particulièrement. Sans qui cette thèse se serait sûrement arrêtée en chemin. Merci d'avoir été si curieux, engagé et humble.

Marine, pour la personne que tu es.

Pierre Clos, ma famille et les personnes rencontrées ces dernières années qui ont tant contribué à « mon équilibre de scientifique-individu-citoyen ».

Publications et communications scientifiques

Publications dans le cadre de la thèse

Articles originaux

Mater, A., Boly, A., Martin, A., Lepers, R. (2023). Cadence modulation during eccentric cycling affects perception of effort but not neuromuscular alterations. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, (En navette).

Mater, A., Boly, A., Assadi, H., Martin, A., & Lepers, R. (2023). Effect of Cadence on Physiological and Perceptual Responses during Eccentric Cycling at Different Power Outputs. *Medicine and science in sports and exercise*, 55(6), 1105–1113.

Mater, A., Clos, P., & Lepers, R. (2021). Effect of Cycling Cadence on Neuromuscular Function: A Systematic Review of Acute and Chronic Alterations. *International journal of environmental research and public health*, 18(15), 7912.

Autres publications

Descollonges, M., Marmier, P., **Mater, A.**, Di Marco, J., & Deley, G. (2023). FES-rowing: a well-tolerated and highly beneficial exercise for a patient with Brown-Sequard syndrome. *The journal of spinal cord medicine*, 1–5.

Clos, P., **Mater, A.**, Legrand, H., Poirier, G., Ballay, Y., Martin, A., & Lepers, R. (2022). Corticospinal Excitability Is Lower During Eccentric Than Concentric Cycling in Men. *Frontiers in physiology*, 13, 854824.

Clos, P., **Mater, A.**, Laroche, D., & Lepers, R. (2022). Concentric versus eccentric cycling at equal power output or effort perception: Neuromuscular alterations and muscle pain. *Scandinavian journal of medicine & science in sports*, 32(1), 45–59.

Vernillo, G., **Mater, A.**, Doucende, G., Cassirame, J., & Mourot, L. (2020). Effect of a Fatiguing Ultratrail on the Graded Energetically Optimal Stride Frequency. *International journal of sports physiology and performance*, 1–4.

Communications orales

Mater, A., Martin, A., Lepers, R. (2023), “Eccentric training at different pedaling cadences: effects on cardiovascular and neuromuscular functions” Congrès de l’ACAPS 2023, Reims, France.

Lepers, R., **Mater, A.**, Boly, A., Martin, A. (2023), “Eccentric cycling at different pedaling cadences leads to similar neuromuscular alterations but distinct perceived responses”. European Congress of Sports Science, Paris, France.

Mater, A., Boly, A., Assadi, H., Clos, P., Martin, A., Lepers, R. (2022) “Effect of pedalling cadence during eccentric cycling on muscular activation and perceived exertion”. European Congress of Sports Science, Seville, Espagne.

Mater, A., Clos, P., Lepers, R. (2021), “Neuromuscular alteration induced by concentric versus eccentric cycling at the same workrate or effort perception” Congrès de l’ACAPS 2021, Montpellier, France.

Table des figures

Figure 1 : Structure musculaire et muscles de la région fémorale antérieure.....	17
Figure 2 : Évaluation du moment maximal volontaire en concentrique et en excentrique	23
Figure 3 : Relation force-longueur du sarcomère.....	24
Figure 4 : Schéma illustrant les mécanismes d’hypertrophie distincts en réponse à un entraînement excentrique et concentrique sur le muscle vastus lateralis.....	32
Figure 5 : Montage expérimental du premier vélo excentrique réalisé par Abbott et al., (1952)	35
Figure 6 : Évolution de la puissance mécanique maximale et moment maximal excentrique et concentrique à des cadences comprises entre 20 et 120 rpm.....	37
Figure 7 : Évolution de la charge d’entraînement lors d’entraînements en pédalage excentrique et concentrique	46
Figure 8 : Évolution des réponses physiologiques et perceptives en fonction de la cadence de pédalage en mode concentrique.....	55
Figure 9 : Relation entre la cadence et l'EMG et la consommation d'oxygène à différentes puissance mécanique en mode concentrique.....	56
Figure 10 : Évolution du moment maximale volontaire concentrique ($30^{\circ}.s^{-1}$) après des exercices de pédalage excentrique maximaux réalisés à 5 et 35 rpm.....	60
Figure 11 : Objectifs et protocoles expérimentaux généraux du travail de thèse.....	69
Figure 12 : Organisation des différentes sessions réalisées lors des trois études.....	73
Figure 13 : Contraction maximale volontaire réalisée sur l'ergomètre isocinétique.....	74
Figure 14 : Test de détente verticale.....	75
Figure 15 : Tracés typiques du moment musculaire et de l’activité EMG mesurés lors d'un test neuromusculaire des extenseurs du genou.....	76
Figure 16 : Évaluation de l'architecture musculaire des muscles vastus lateralis et rectus femoris.....	78
Figure 17 : Évaluation de la consommation d'oxygène lors des exercices de pédalage.....	79
Figure 18 : Échelle CR100 de Borg.....	80
Figure 19 : Résultats principaux tirés de la contribution expérimentale de cette thèse.....	155
Figure 20 : Évolution des réponses physiologiques et perceptives à la cadence de pédalage excentrique.....	159
Tableau 1 : Évolution de la puissance mécanique et de la durée des séances lors de l'expérimentation entraînement	72

Table des matières

Publications et communications scientifiques	5
Table des figures.....	7
I Introduction générale	10
II Cadre théorique	14
II.1 Généralité sur la fonction neuromusculaire et sa plasticité à l'exercice.....	15
II.1.1 Le muscle strié squelettique – Focus sur les muscles extenseurs du genou.....	15
II.1.2 La fonction nerveuse	19
II.1.3 Emphase sur la contraction musculaire et les modulations neuromusculaires à l'exercice	21
II.2 Le pédalage excentrique	35
II.2.1 Histoire/description.....	35
II.2.2 Comparaison entre le pédalage excentrique et concentrique.....	37
II.2.3 Intérêt pour la prise en charge de patient·es.....	49
II.3 Effet de la cadence de pédalage.....	52
II.3.1 Préambule	52
II.3.2 Réponses aiguës	53
II.3.3 Adaptations chroniques	63
III Problématique	66
IV Méthodes.....	70
IV.1 Caractéristiques des exercices.....	71
IV.2 Organisations temporelles et familiarisations.....	72
IV.3 Évaluation de la fonction neuromusculaire.....	73
IV.3.1 Procédure générale	73
IV.3.2 Évaluation des mécanismes nerveux	75
IV.3.3 Évaluation contractile	77
V Contribution expérimentale.....	82
V.1 Étude 1.....	83
V.1.1 Résumé	84
V.1.2 Abstract	85
V.1.3 Article	86

V.2	Étude 2.....	105
V.2.1	Résumé.....	106
V.2.2	Abstract	107
V.2.3	Article	108
V.2.4	Synthèse des études 1 et 2.....	128
V.3	Étude 3.....	129
V.3.1	Note.....	130
V.3.2	Résumé.....	131
V.3.3	Abstract	132
V.3.4	Article	133
V.3.5	Appendix.....	151
VI	Discussion générale	154
VI.1	Effet de la cadence de pédalage sur les réponses aiguës pendant et après l'exercice	157
VI.1.1	Pendant l'exercice	157
VI.1.2	Après l'exercice.....	160
VI.2	<i>Adaptations fonctionnelles</i> après une période d'entraînement	163
VI.2.1	À une intensité sous-maximale	163
VI.2.2	Gain de moment maximale volontaire.....	165
VI.3	Conclusion & perspectives	166
VII	Bibliographie	169
Annexe 1 : Revue publié dans <i>International Journal of Environmental Research and Public Health</i> .		

Annexe 2 : Emprunte carbone des travaux de thèse.

I Introduction générale

Le mode de vie occidental a permis de développer le système de santé et de solidarité permettant à « presque » n'importe qui, de bénéficier d'une prise en charge de soins nécessaires. Cependant, en parallèle de cet appel au bien commun, l'état fait la promotion de la liberté et de la responsabilité individuelle dans le bien-être de chacun. Or, bien que le nombre de structures de « fitness » se soit multiplié ces dernières années (Ernst et Pigeassou, 2005), l'utilisation constante de la voiture en ville et l'apparition des trottinettes électriques dans nos rues contrastent avec les enjeux de santé et d'environnement. En effet, alors que les centres-villes sont toujours pollués par les gaz à effet de serre et les aérosols (les fameuses particules fines), la sédentarité touche environ 95% de la population française adulte (ANSES, 2016). L'exercice physique, reconnu pour ses effets bénéfiques sur la santé, pourrait permettre dans une certaine mesure, au travers des mobilités douces, de diminuer la sédentarité et désengorger les centres urbains (des voitures). Cependant, faute d'actions systémiques préventives (Illich, 1973) suffisantes pour pallier aux maladies chroniques associées à la sédentarité et à la pollution de l'environnement (Anderson et Durstine, 2019), la recherche en science du sport a sa place à part entière dans la réponse à ces enjeux de société.

Spécifiquement, la réadaptation physique et fonctionnelle a pour objectif général de maintenir, voire d'améliorer l'autonomie et la qualité de vie des personnes malades qui présentent déjà une difficulté à réaliser les tâches de la vie quotidienne. La santé cardiorespiratoire, définie par la consommation maximale d'oxygène qu'une personne peut atteindre lors d'un test incrémental jusqu'à épuisement, est un marqueur prédictif de l'état de santé (Blair et al., 1989). Cette capacité cardiorespiratoire peut être améliorée par l'exposition chronique, lors d'une période d'entraînement ou de réhabilitation, à une intensité d'exercice supérieure à celle rencontrée dans les activités de la vie de tous les jours. Le pédalage est probablement l'exercice d'endurance le plus prescrit dans les programmes de rééducation. Cependant, induire des adaptations cardiorespiratoires nécessite une activation du système cardiorespiratoire suffisante (Wenger et Bell, 1986).

Dans le cas de personnes atteintes, par exemples, de bronchopneumopathie chronique obstructive (BPCO) ou d'obésité (ces maladies chroniques affectant la fonction cardiorespiratoire), atteindre un niveau élevé de ventilation n'est pas toujours possible. En parallèle, ces maladies entraînent une perte de mobilité qui favorise les comportements sédentaires. Cette incapacité à s'engager dans un exercice physique représente un cercle

vicieux qui aggrave les conséquences de la maladie (Parada et al., 2011), comme par exemple une perte de masse musculaire et l'augmentation des symptômes de dyspnée. L'objectif de la réadaptation est alors d'inverser l'effet délétère de la perte de masse musculaire. Cependant, la pratique d'une activité physique, même à une intensité très faible reste souvent difficile physiquement et mentalement pour ces personnes.

Néanmoins, il est important de noter que tous les exercices physiques n'entraînent pas les mêmes réponses physiologiques, et chacun a ses propres bénéfices pour la santé. Les différents modes de contractions musculaires engendrent, par exemple, des réponses physiologiques aiguës et chroniques spécifiques (Douglas et al., 2017a, b). Prendre l'escalier pour monter et descendre des étages, est l'exercice physique le plus parlant pour illustrer l'effet du mode de contraction sur la fonction cardiorespiratoire (Chen et al., 2017). Monter des marches entraîne un raccourcissement des muscles extenseurs du genou, on parle de contraction concentrique ; les descendre entraîne un étirement de muscles extenseurs du genou alors qu'ils sont activés, on parle alors de contraction excentrique. Dans les deux cas, le poids du corps est la charge à déplacer, le travail mécanique est donc le même, pourtant, pour la plupart des gens, seule la montée entraîne un essoufflement et une augmentation perceptible de la fréquence cardiaque. La différence principale entre ces deux modes de contraction est qu'en excentrique, une partie de l'énergie utilisée pour réaliser la tâche provient de l'étirement des structures musculaires élastiques comme les tendons et les enveloppes musculaires, c'est donc de l'énergie « gratuite ».

En partant de cette observation, s'intéresser au mode de contraction excentrique paraît pertinent pour les personnes dont la capacité cardiorespiratoire est limitée. Alors que le pédalage conventionnel comporte seulement des contractions concentriques, des cycloergomètres excentriques ont été développés permettant de faire de l'exercice physique avec des contractions excentriques exclusivement (Abbott et al., 1952). Pour une même puissance mécanique dans les deux modes de pédalages, l'excentrique entraîne une consommation d'oxygène (Perrey et al., 2001) et une perception de l'effort (Peñailillo et al., 2018) plus faibles. De plus, la possibilité d'atteindre des niveaux de puissance mécanique plus importants en pédalage excentrique (Green et al, 2018, Lipski et al. 2018), pour une même fréquence cardiaque dans les deux modes de pédalage, permet de développer davantage la force maximale volontaire après un entraînement en pédalage excentrique (Lastayo et al.,

2000). Cependant, la capacité cardiorespiratoire ne semble être améliorée par un entraînement en pédalage excentrique, que chez des patient-es ayant une capacité cardiorespiratoire initiale faible (Julian et al., 2018).

En parallèle des études chez les patient-es, le pédalage excentrique fait aujourd'hui l'objet d'un nombre croissant de publications scientifiques (Barreto et al., 2021, 2023). Ces recherches ont permis de préciser l'impact des modalités d'exercice sur la fonction neuromusculaire et cardiorespiratoire, afin d'ajuster les protocoles de réadaptation et répondre aux besoins et fragilités des patient-es (Lastayo et al., 2014 ; Pageaux et al., 2020). En effet, même si la contraction excentrique peut induire des dommages musculaires, il a été montré qu'il est possible de réaliser des protocoles d'entraînement en pédalage excentrique sans induire de dommage musculaire ou une perception de l'effort élevée, qui pourrait réfréner les patient-es, peu habitués-es à réaliser des exercices physiques, et donc à s'investir dans une activité physique régulière (Ekkekakis et al., 2011). Cependant, les effets de la cadence de pédalage sur les réponses aiguës et chroniques, restent peu connus lors du pédalage excentrique, et il est difficile de tirer des conclusions de ces études. Pourtant, une large bibliographie couvre l'impact de la cadence en pédalage concentrique et montre que celle-ci engendre une modulation des réponses physiologiques et perceptives enregistrées pendant et après l'exercice.

Dans le but d'ajuster au mieux les protocoles de réadaptation, et bien que les expérimentations n'ont pas été menées chez des patient.es, les travaux menés dans le cadre cette thèse se sont intéressés aux effets de la cadence de pédalage sur les altérations aiguës induites par un exercice de pédalage excentrique, ainsi qu'aux adaptations fonctionnelles à la suite d'une période entraînement.

II Cadre théorique

II.1 Généralité sur la fonction neuromusculaire et sa plasticité à l'exercice

II.1.1 Le muscle strié squelettique – Focus sur les muscles extenseurs du genou

Le muscle est constitué d'un enchevêtrement de structures associées entre elles et regroupées par trois enveloppes principales (Figure 1). Au niveau microscopique, on retrouve le sarcomère, structuré de l'agencement en quinconce de molécules formant les filaments fins d'actine et épais de myosine, qui donne son apparence striée au muscle. Entourée du sarcolemme, l'addition en parallèle et en série de sarcomères constitue les myofibrilles. C'est leur agencement en parallèle qui forme les fibres musculaires. Ces fibres sont entourées par l'endomysium pour former des faisceaux, observables à l'échographie, eux-mêmes assemblés au sein du pérимыsium. Enfin le corps musculaire est maintenu par l'épимыsium. Aussi appelé aponévrose, cette enveloppe de tissu conjonctif est la continuité des tendons.

Le muscle se contracte à la suite d'une commande corticale qui se propage jusqu'aux motoneurones α puis le long des fibres musculaires par l'intermédiaire de la plaque motrice. L'enchaînement d'étapes qui commence par le passage d'un potentiel d'action le long du sarcolemme et se termine par le raccourcissement des sarcomères après le retour des ions calcium (Ca^{2+}) dans le réticulum sarcoplasmique est appelé coupage excitation-contraction (Allen et al., 2008).

Au niveau de la plaque motrice, le potentiel d'action venant du motoneurone entraîne la libération d'acétylcholine dans la fente synaptique. Ce neurotransmetteur se fixe sur les récepteurs nicotiques et active les pompes responsables des échanges ioniques de sodium (Na^+) et potassium (K^+) entre la fente synaptique et le sarcolemme. Lorsque les quantités de Na^+ entrant et de K^+ sortant sont suffisantes, un potentiel d'action membranaire se forme et se propage le long des tubules jusqu'au réticulum sarcoplasmique. Ces derniers libèrent des ions calcium qui se dirigent vers le complexe actine-myosine et plus particulièrement sur la troponine C qui libère la tropomyosine qui bloquait les sites d'accroche de la myosine sur l'actine. Les têtes de myosines peuvent donc s'accrocher et tracter les filaments d'actine grâce à l'hydrolyse d'une molécule d'adénosine triphosphate (ATP). Cette action a pour effet de raccourcir le sarcomère et de dissocier l'ATP pour donner un phosphate inorganique (Pi) et une molécule d'adénosine diphosphate (ADP) qui seront recyclés en ATP pour pouvoir répéter ce cycle avec l'arrivée de nouveaux potentiels d'actions. Le raccourcissement des sarcomères

induit par glissement de la myosine le long de l'actine est, *de facto* responsable de la contraction musculaire. Ce modèle est appelé « théorie des filaments glissants » (Huxley, 2000).

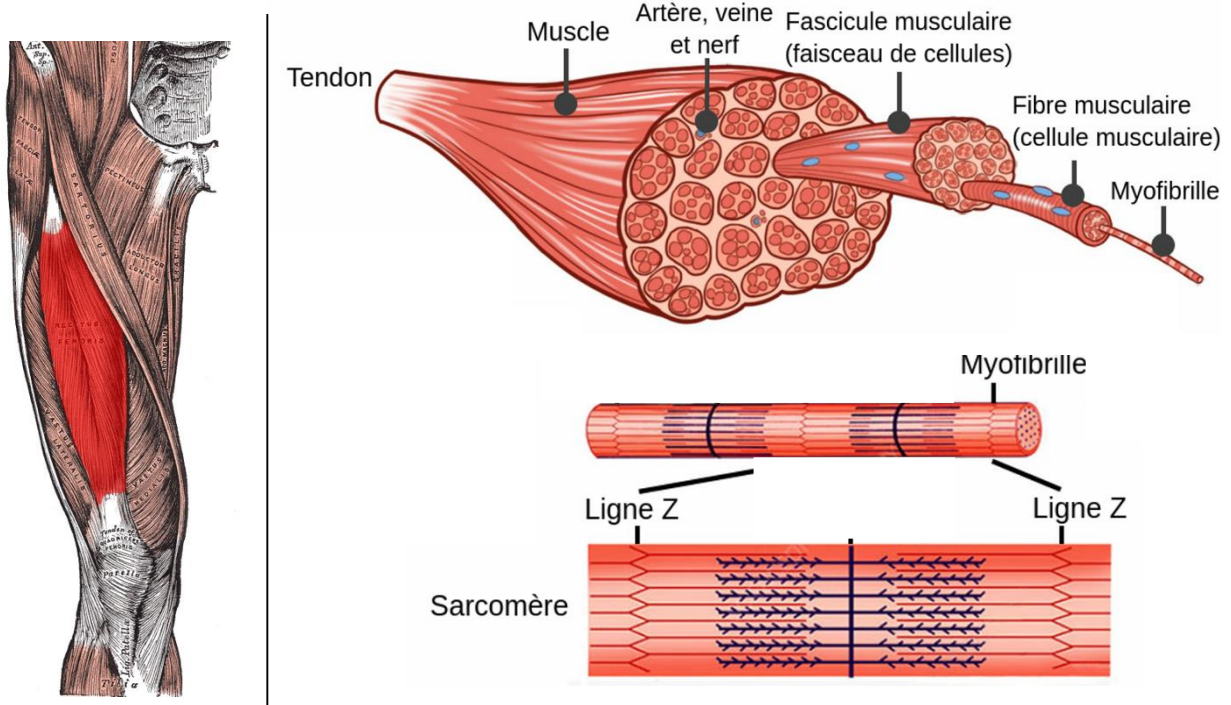


Figure 1 : Structure musculaire et muscles de la région fémorale antérieure. Les muscles extenseurs superficiels du genou (à gauche), le vastus lateralis, le vastus medialis et le rectus femoris (ici surligné en rouge), présentent des pennations. Les faisceaux de fibres se fixent de manière oblique à leur tendon. Dans le cas des vastus medialis et lateralis, on parle de fibres unipennées par rapport aux aponévroses qui couvrent les côtés du muscle et sont directement reliées aux tendons. Dans le cas du rectus femoris, on parle de fibres bipennées par rapport à un tendon central d'où partent les fibres pour rejoindre les aponévroses. La structure musculaire est présentée (à droite) depuis l'insertion au niveau du tendon jusqu'au sarcomère.

Dans cette thèse, je me focaliserai sur les principaux muscles impliqués dans la production de force lors de la tâche pédalage excentrique. Elmer et al., (2010) a utilisé un vélo semi allongé semblable à celui utilisé pendant nos expérimentations pour décrire l'action des différents muscles lors de cette tâche. Il met en avant que la force appliquée sur les pédales est principalement absorbée par les muscles extenseurs du genou. Les muscles extenseurs et fléchisseurs de la hanche joueraient aussi un rôle significatif alors que les muscles de la cheville agiraient dans une moindre mesure. Étant donné la facilité d'exploration de l'activité des

muscles extenseurs du genou, ainsi que leur part prépondérante dans la production du mouvement, la grande majorité des expérimentations de cette thèse se sont focalisées sur ce groupe musculaire. Il est principalement représenté par le quadriceps fémoral, composé de quatre chefs distincts qui possèdent un tendon d'insertion commun au niveau de la rotule qui se prolonge jusqu'à la tubérosité tibiale : le vastus lateralis, le vastus medialis, le vastus intermedius et le rectus femoris. Les trois vastes trouvent leurs origines sur le fémur et sont monoarticulaires alors que le rectus femoris, qui prend son origine sur l'épine iliaque antéro-inférieure est bi-articulaire. Les trois vastes servent principalement à produire la force d'extension de la jambe alors que le rectus femoris, de par son caractère bi-articulaire permet la flexion de la cuisse et oriente la force lors de l'extension du genoux (Watanabe et Akima, 2011). Le vastus intermedius est quant à lui difficile à étudier car il est situé en profondeur sous les autres chefs. Il est aussi à savoir que lors d'une extension du genou, seule l'activité du muscle vastus lateralis évolue de manière linéaire avec l'augmentation de la force (Alkner et al., 2000).

La capacité intrinsèque d'un muscle à produire de la force dépend d'un certain nombre de paramètres comme sa taille et son architecture. La structure musculaire peut être décrite au travers de ses paramètres architecturaux, à savoir l'épaisseur du muscle, la longueur et l'angle des fascicules, grâce à la technique d'échographie (Franchi et al., 2018 ; Lieber and Friden, 2000 ; Narici et al., 2016). Les muscles vastus lateralis et rectus femoris, comme la plupart des muscles chez l'humain, présentent une pennation par rapport au trajet global du corps musculaire entre les points d'origine et d'insertion au niveau tendineux (Aagaard et al., 2001 ; Lieber and Friden, 2000). On parle de l'angle de pennation pour désigner l'angle formé entre les fibres musculaires et les aponévroses. Dans cette configuration, les fibres musculaires ne transmettent pas directement la tension aux tendons, leur longueur ne représente pas non plus la longueur du muscle ; les fibres sont orientées en direction des aponévroses, c'est par leur intermédiaire que la tension est transmise au tendon.

D'un point de vue fonctionnel, il est largement accepté que la surface de section transversale musculaire (ou l'épaisseur musculaire) est directement associée à la production de force (Balshaw et al., 2021; Blazevich et al., 2007; Monte & Franchi, 2023). Définie par une section musculaire physiologique qui coupe les fibres perpendiculairement, elle reflèterait la quantité de sarcomères disposés en parallèle et donc la capacité de produire une tension

musculaire plus ou moins importante (Lieber et al., 2017). A l'inverse de la force qui dépend plus du nombre de fibres disposées en parallèle et donc de l'angle de pennation ; la vitesse de contraction à laquelle peut se contracter un muscle dépendrait de la longueur des fibres par l'agencement des sarcomères en série.

La relation entre l'épaisseur musculaire et la force maximale isométrique a encore été confirmée récemment (Werkhausen et al., 2022). Cependant, les autres caractéristiques architecturales musculaires sont historiquement reliées à des capacités fonctionnelles spécifiques (Lieber et Friden, 2000). En effet, de récentes études ont montré que ces relations ne sont pas si évidentes (Lieber, 2022 ; Werkhausen et al., 2023). Par exemple, des réserves ont été émises concernant l'impact de l'angle de pennation sur la production de force (Lieber, 2022). En effet, le lien entre le nombre de sarcomères disposés en parallèle et l'angle de pennation n'est pas vraiment documenté et la seule étude en date ne présente pas de lien évident entre la surface de section transversale et l'angle de pennation (Henriksson-Larsen et al., 1992). Plus précisément toutes les caractéristiques architecturales sont interconnectées, il s'avère donc compliqué de mettre en avant les liens entre elles et les capacités fonctionnelles musculaires au travers de corrélations simples ne prenant en compte qu'un paramètre à la fois (Trezise et al, 2016). Notamment, la technique d'échographie ne permet pas de mettre en évidence la typologie des fibres musculaires. Cependant les vitesses des cycles de formation des ponts liants diffèrent entre les fibres de type I et II (Bottinelli et al. 1999) ce qui impacte la vitesse de montée en force (Harridge et al. 1996). De plus, des changements importants de l'angle de pennation et de longueur des fibres sont observés entre des mesures faites au repos et lors de contractions (Ema et al., 2016). Il a aussi été mis en avant que les fibres musculaires, lors de leur raccourcissement, réalisaient un mouvement de rotation pour permettre de transmettre la force en direction des extrémités tendineuses (Fukunaga et al., 1997). Ce phénomène est difficilement mesurable au repos et sans une échographie enregistrant en trois dimensions. Ces difficultés à montrer des liens pourraient donc provenir des méthodes de mesure et configurations expérimentales utilisées.

Cependant, des études montrent, quand même, des corrélations entre la longueur des fibres et la capacité à produire de la force à certaines vitesses de contraction au niveau des muscles extenseurs du genou (Werkhausen et al., 2023), extenseurs plantaires du pied (Drazan et al., 2019). L'angle de pennation semble lui aussi associé à la production de force maximale

volontaire des muscles extenseurs du genou lorsque celui-ci est mesuré sur la partie distale des muscles vastus lateralis et rectus femoris (Ando et al., 2015 ; Trezise et al., 2016). Ces dernières études proposent d'inspecter les caractéristiques architecturales dans les conditions optimales de production de force et montrent que les liens apparaissent plus clairement lorsque des modèles combinant les variables sont utilisés. Ainsi, il semble que la surface de section transversale et l'angle de pennation agissent en synergie sur la production de force du muscle extenseur du genou, ce qui apporte un avantage supplémentaire par rapport à la seule mesure des deux paramètres séparément.

II.1.2 La fonction nerveuse

Dans cette partie je n'entends pas décrire de manière exhaustive le système nerveux central et son fonctionnement car celui-ci ne sera étudié que de manière globale au travers de deux indicateurs (i.e., le niveau d'activation volontaire et l'évaluation de la commande descendante). Je donnerai seulement les informations qui me permettront d'appréhender les différents mécanismes que je discuterai plus loin.

Le système nerveux central peut être dissocié en deux éléments en fonction de leur rôle : le système nerveux autonome qui gère les fonctions vitales comme la respiration et les battements cardiaques, et le système nerveux somatique aussi appelé volontaire car il est responsable des mouvements du corps. Dans le cas du système nerveux volontaire, celui-ci est composé de structures corticales et spinales qui impulsent la commande nerveuse et servent à acheminer et traiter les messages nerveux en direction (efférence) et en provenance (afférence) des muscles. Ces messages nerveux sont envoyés sous la forme d'impulsions nerveuses appelées potentiels d'action. Ces potentiels d'actions sont initiés dans le cortex moteur primaire et transmis d'un neurone à l'autre jusqu'au motoneurone α (Kandel et al., 1984).

Le motoneurone α est le dernier étage du système nerveux associé à la commande descendant avant la cellule musculaire. On appelle unité motrice l'association d'un motoneurone α et de plusieurs fibres musculaires qu'il innerve (Heckman et Enoka ; 2012). Entre chaque neurone et, au sein des unités motrices entre le motoneurone et la fibre musculaire le message nerveux est transmis à la cellule suivante selon la loi « du tout ou rien

« (Lucas, 1909 ; Adrian et Bronk, 1928). Chaque neurone et cellule possède un seuil de dépolarisation qui lui est propre. Si le potentiel de membrane généré ne dépasse pas ce seuil alors aucun potentiel d'action n'est généré. Lorsque le potentiel de membrane dépasse le seuil de dépolarisation, le neurone va, à son tour, être dépolarisé ce qui va engendrer un potentiel d'action qui va se propager vers la cellule suivante.

Dans le cas où un potentiel d'action suffisamment important arrive à une cellule musculaire pour l'exciter, celle-ci va se contracter. Les unités motrices sont recrutées selon leur taille de manière croissante avec l'augmentation de la force de contraction musculaire jusqu'à ce que toutes les fibres soient recrutées ; c'est la loi de Henneman (Henneman et al., 1965). Cette augmentation de la force est engendrée par une sommation spatiale et temporelle des unités motrices concomitantes, c'est-à-dire que parallèlement au nombre d'unité motrice, la fréquence de décharges des motoneurones augmente. Cette observation semble effective jusqu'à un certain niveau de force puisque le recrutement de nouvelles unités motrices atteint un plateau et c'est leur fréquence de décharge qui augmente ensuite pour répondre à la demande de force croissante (Lago & Jones, 1977 ; Milner-Brown et al., 1973). La fréquence de décharge des motoneurones est dépendante de mécanismes ionotropiques et neuromodulateurs qui vont, comme leur nom l'indique, moduler les propriétés membranaires, (c'est à dire le seuil d'excitabilité des motoneurones et la capacité à autogénérer des potentiels d'action à l'issue d'une excitation) (Merletti et Farina, 2016).

Il est possible de classer les unités motrices en fonction de leur seuil de dépolarisation et de leurs caractéristiques contractiles. Les premières unités motrices à être recrutées sont associées aux fibres de type I, aussi appelées fibres lentes. Elles développent une tension et vitesse de contraction maximale réduite mais possèdent un métabolisme aérobie important, qui leur confère une faible fatigabilité et une efficacité (c.-à-d., un besoin en ATP moindre pour une même force produite) plus importante que les fibres de type II. A l'inverse, les fibres de type II (a et x), dites fibres rapides sont très fatigables mais peuvent produire des tensions élevées à des vitesses importantes car elles possèdent une activité enzymatique de l'ATPase élevée. Bien qu'elles soient dissociées pour pouvoir les décrire plus facilement selon leur comportement, leurs propriétés biochimiques et contractiles tendent plus à s'inscrire dans un continuum qu'à réellement être opposées les unes aux autres (Kernell, 2006).

II.1.3 Emphase sur la contraction musculaire et les modulations neuromusculaires à l'exercice

La contraction musculaire est donc le fruit d'une cascade d'évènements qui mettent en jeu le système nerveux somatique et le complexe musculo-tendineux. Les contractions maximales volontaires sont utilisées par les chercheurs pour étudier de manière globale le caractère plastique du système neuromusculaire. En effet, elles permettent de rendre compte des modulations induites par différents types de sollicitation et reflète l'interdépendance entre les caractéristiques anatomiques et nerveuses du système neuromusculaire (Trezise et al., 2016). Ces adaptations de la fonction neuromusculaire peuvent avoir lieu de manière aigue et passagère, et permettent de distinguer par exemple les modes de contractions entre eux ou l'effet de l'intensité de l'exercice (Brownstein et al., 2021). Elles peuvent aussi mettre en avant la plasticité, plus durable (chronique), de la fonction neuromusculaire après une période d'entraînement (Duchateau et al., 2021 ; Schoenfeld, 2010).

II.1.3.A Spécificité du mode de contraction

Cette partie s'attarde sur les spécificités du mode de contraction lors d'une contraction mono-articulaire bien que le reste de cette thèse s'intéresse au mode de contraction excentrique lors de tâches de pédalage. Cependant, elle permettra de mieux comprendre les spécificités observées lors de cet exercice.

La relation moment-vitesse angulaire permet de caractériser les capacités contractiles en fonction des modalités de contraction (Westing et al., 1990). Au cours de la journée le muscle est soumis à un certain nombre de forces extérieures. Si le moment externe est égal à celui produit par le muscle, celui-ci se contracte mais reste à la même longueur, on parle de contraction isométrique. Lorsque le moment extérieur est plus faible que le moment produit par le muscle, ce dernier se raccourci, on parle de contraction concentrique. À l'inverse, lorsque le moment extérieur est supérieur à celui produit par le muscle, celui-ci s'étire et on observe une contraction excentrique (Lindstedt et al., 2001).

Il existe une dépendance à la vitesse angulaire importante observée pour la relation moment-vitesse angulaire en mode concentrique et pas en mode excentrique lors de contractions maximales volontaires (Figure 2). Lors de contractions en mode concentriques, le moment maximal volontaire diminue avec l'augmentation de la vitesse angulaire, alors qu'en mode

excentrique les moments sont similaires ou supérieurs à ceux mesuré lors de contractions maximales isométriques (Colliander and Tesch 1989, Westing et al., 1990, Amiridis et al., 1996, Babault et al., 2001). Cet écart augmente lorsque la vitesse de contraction augmente (Amiridis et al., 1996) puisque l'augmentation de la vitesse angulaire lors de contractions concentriques induit une diminution du moment musculaire. Par exemple, pour des contractions évoquées par stimulations électriques, lorsque le muscle se raccourcit à raison de 1% de sa vitesse maximale, la tension produite se rapproche de 5% de celle obtenue en isométrique. A l'inverse, pour une même vitesse lors d'un étirement (ou d'une contraction excentrique évoquée par stimulation), la tension correspond à 125% de celle obtenue en mode isométrique (Lieber, 2018).

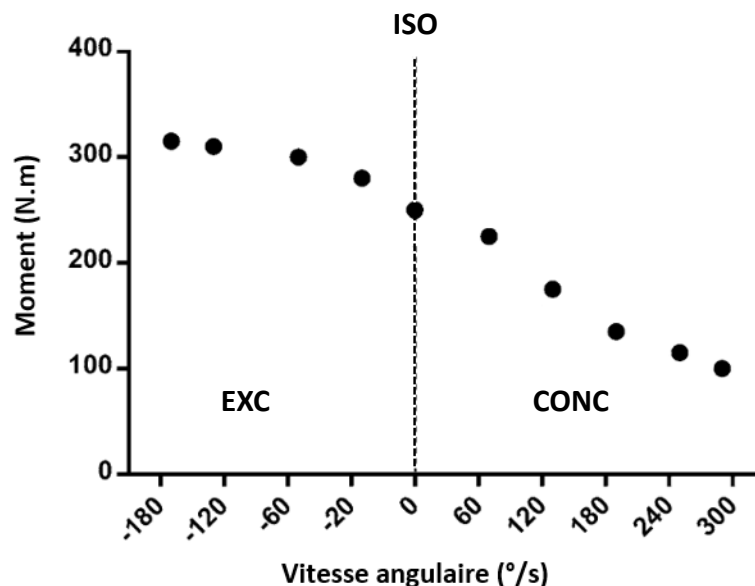


Figure 2: Évaluation du moment maximal volontaire en mode concentrique (vitesses positives) et en mode excentrique (vitesses négatives). Les données ont été recueillies par Amiridis et al. (1996) lors de mouvements d'extension de la jambe de participants non-entraînés. Adaptée de Douglas et al. (2017b).

Ce phénomène s'explique par une diminution du temps d'exposition des sites d'accroche des têtes de myosine sur l'actine lors du glissement des filaments entre eux avec l'augmentation de la vitesse de contraction. Cependant, la théorie des filaments glissants seule ne permet pas d'expliquer ce surplus de force lors de contractions excentriques (Harry et al., 1990). Le modèle de Hill permet d'expliquer cet excédent de force par la contribution des structures non-contractiles en série et en parallèle, c'est-à-dire respectivement grâce aux tendons et

enveloppes musculaires. Parmi les structures passives, on peut aussi distinguer l'action d'une protéine structurale appelée titine (Herzog, 2014 ; Maruyama, 1976). Cette protéine est située en parallèle des fibres d'actines et de myosines, et constitue une structure qui produit une tension permanente entre ces dernières. De plus, cette molécule répondrait comme un ressort et se rigidifierait de manière active avec l'étirement grâce à la captation de Ca^{2+} lors de contraction excentrique (Herzog, 2018). Dans ce contexte, la composante contractile peut développer moins de tension, ce qui explique une moindre utilisation d'ATP pour un même niveau de force et donc une demande énergétique plus faible qu'en concentrique (Abbott et al., 1952, Ryschon et al., 1997). Il a aussi été proposé qu'une deuxième tête de myosine viendrait renforcer les ponts d'attache entre l'actine et la myosine, mais que le détachement de ces derniers serait forcé par l'étirement. Le détachement des ponts actine-myosine se ferait donc par arrachement sans suivre le cycle d'attachement-détachement observé dans les autres modes de contraction (Huxley, 1998, Linari et al., 2000, Linari et al., 2004).

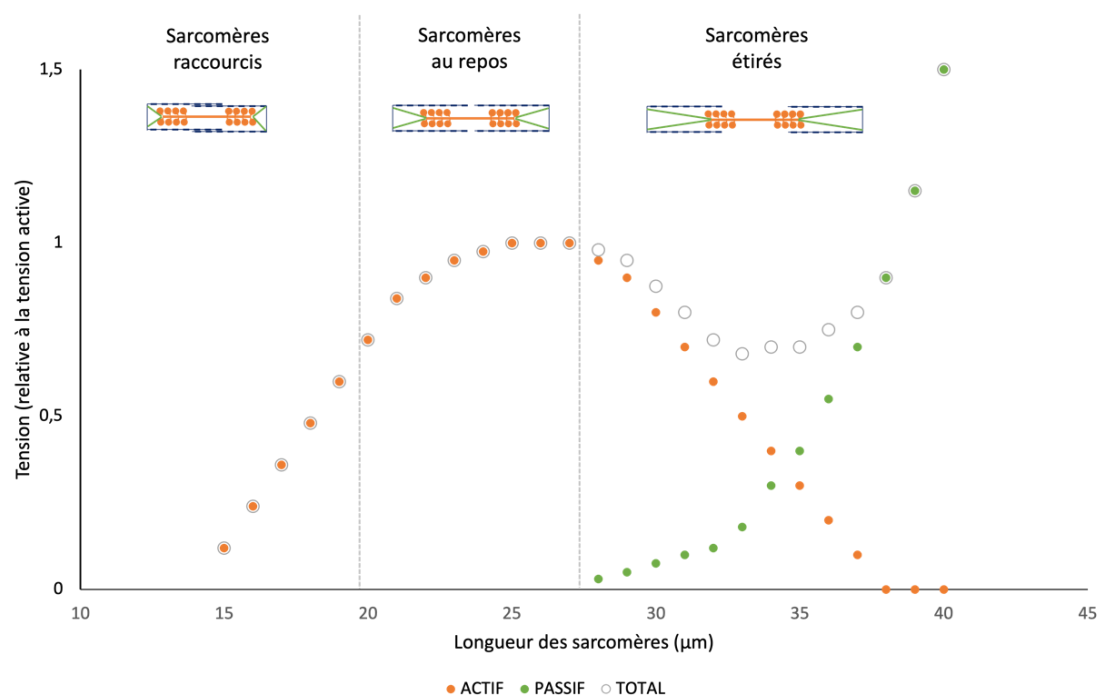


Figure 3 : Relation force-longueur du sarcomère. Le graphique décrit les origines de la force musculaire lors d'une contraction excentrique : la force produite par la composante contractile (traction de la myosine sur l'actine) est en orange, celle développée par les structures passives du muscle (tendon, enveloppes musculaires et titine) est en vert, et la somme des forces passives et actives est représentée par les cercles gris. Les valeurs sont une approximation basée sur les études de Proske et Morgan (2001) et Herzog (2018). La longueur des sarcomères est schématisée tout au long de l'étirement et permet de montrer le chevauchement entre l'actine (orange) et la myosine (bleu) ainsi que l'étirement de la titine (vert).

L'implication des structures musculaires passives apparaît fondamentale dans la compréhension des différences de relations longueur-moment observées lors de contractions concentriques et excentriques. Lors de contractions concentriques durant lesquelles l'implication de la composante passive est non significative, il existe une longueur musculaire qui maximise la force. Cette observation peut être réalisée en isolant une fibre musculaire et en la stimulant à différentes longueurs (Gordon et al., 1966). En effet, en mode concentrique la tension serait maximisée à une longueur intermédiaire car la force de la contraction dépend du nombre de ponts d'union entre l'actine et la myosine dont le nombre est tributaire de l'étirement des fibres musculaires. Lorsque le muscle est trop court, les myofilaments d'actine sont comprimés et se gênent entre eux pour former les ponts d'accroche. À l'inverse, si la fibre est trop étirée, les filaments ne se chevauchent pas du tout et les ponts actine-myosine ne peuvent *de facto* pas se former (Gordon et al., 1966). Cette relation longueur(musculaire)-force ou angle(articulaire)-moment dépend aussi du muscle considéré puisque chaque muscle possède un bras de levier et un angle de pennation qui lui est propre (Kaufman et al., 1989). En mode excentrique, on retrouve ces mécanismes structurels impliqués dans la production de force mais cette fois-ci l'angle articulaire optimal est plus fermé car la tension provenant des structures passives (tendons, aponévroses, titine) entre en jeu (Figure 3). Ces dernières compenseraient la perte de force lorsque l'étirement musculaire devient trop important jusqu'à atteindre un plateau (Proske et Morgan, 2001). De plus, les sarcomères ne présentent pas une uniformité structurelle ce qui permettrait aux fibres les plus étirées de bénéficier de la tension passive et aux moins étirées de produire de la force de manière active (Julian & Morgan, 1979).

En 1996, Amiridis et al. ont mis en avant l'effet du niveau d'entraînement sur le surplus de force observée ou non lors de contractions excentriques associées à une stimulation électrique. Cette différence entre les personnes non-entraînées et entraînées permet de rappeler la contribution de la fonction nerveuse lors de la contraction musculaire. Dans cette étude, la capacité à recruter la totalité des unités motrices est évaluée par la différence des moments obtenus lors d'une contraction volontaire seule et associée à une stimulation électrique. Lors des contractions concentriques réalisées à différentes vitesses chez les participants non-entraînés, les moments obtenus lors des contractions maximales volontaires seules étaient similaires à ceux obtenus lorsqu'une stimulation électrique est surimposée à la

contraction. En revanche, les moments obtenus lors des contractions isométriques et excentriques sont plus élevés lorsqu'une stimulation est surimposée à la contraction volontaire (Westing et al., 1990). Ce résultat a permis de mettre en avant l'existence d'un contrôle nerveux spécifique aux contractions excentriques (Enoka, 1996) et particulièrement un déficit d'activation volontaire au niveau des muscles extenseurs du genou chez des participants non-entraînés lors de contractions excentriques (Amiridis et al., 1996, Kent-Braun & Le Blanc, 1996, Babault, 2001, Behm et al., 2002). Ce résultat est appuyé par l'écart de force excentrique-isométrique plus faible mesuré in vivo par rapport à une fibre musculaire isolée mettant en évidence un déficit d'activation d'origine volontaire lors de la contraction excentrique. Cette spécificité du contrôle nerveux en excentrique a aussi été mis en avant lors de contractions sous-maximales durant lesquelles, pour un même niveau de force, l'activation musculaire mise en avant par la technique d'électromyographie de surface (EMG) était plus faible qu'en concentrique (Bigland et Lippold, 1954). Cependant, comme évoqué auparavant, l'EMG reflète l'activation musculaire lors de la décharge des motoneurones. Il représente donc, au niveau musculaire, l'addition de tous les mécanismes excitateurs et inhibiteurs situés en amont de la plaque motrice. Ainsi, lors de contractions excentriques, la commande corticale serait plus importante (Fang et al, 2004, Gruber et al., 2009, Howaston et al., 2011, Borot et al., 2018) mais inhibée à l'étage spinal (Duclay et al., 2014; Duclay & Martin, 2005; Vagg et al., 1998) ce qui engendrerait le recrutement de moins d'unités motrices, observé au travers d'un signal EMG plus faible.

II.1.3.B Modulation à l'exercice

Dès le début d'un exercice, des mécanismes adaptatifs sont mis en jeu pour répondre à la demande fonctionnelle de l'exercice. Certains processus physiologiques sont donc modulés du fait d'une exposition prolongée aux contraintes d'une séance ou de la répétition de celle-ci. Les termes utilisés dans cette thèse pour chacun des contextes seront donc différents. Je parlerai de modulation ou d'altérations lorsque les modifications de la fonction neuromusculaire seront induites par un exercice aigu (par ex., une séance censée être fatigante), et d'adaptations lorsque des modulations de la fonction neuromusculaire ou cardiorespiratoires seront engendrées par une période d'entraînement.

Dans le cas d'une séance d'exercice, la fatigue renvoie à une altération réversible des fonctions psychophysiologiques (Enoka et Stuart, 1992). Bien que la fatigue ait été définie différemment dans le temps et entre les disciplines de recherche, différentes composantes lui sont généralement associées. Une des dernières taxonomie pour définir la fatigue et les phénomènes qui lui sont associés a été proposée par Enoka & Duchateau, (2016). Elle distingue deux attributs qui sont ; (i) la fatigabilité fonctionnelle, mise en avant par une diminution de la force maximale volontaire et, (ii) la fatigabilité perceptive associée par exemple à une augmentation de la perception de l'effort lors d'une tâche réalisée à intensité constante. La proposition de Behrens et al., (2022) suggère d'autres termes qui sont, à mon sens, plus difficile à traduire simplement en français mais qui renvoient aussi à l'état des ressources motrices et cognitives modifiées par la réalisation d'une tâche. La différence entre les deux taxonomies se retrouve dans la possibilité d'observer (ou non) une dissociation entre les paramètres objectifs et subjectifs. Par exemple, Behrens et al., (2022) propose qu'il est possible d'observer une baisse de moment maximal volontaire sans que soit reportée d'augmentation de la perception de l'effort lors de la tâche alors que des mécanismes d'origine centrale sont vraisemblablement mis en jeu (Pageaux, 2016). De plus, ils proposent de privilégier le terme « fatigue » (fonctionnelle ou perceptive) plutôt que « fatigabilité » qui pourrait être associé à un trait de fatigabilité supérieur induit par une pathologie. D'après leur proposition, la fatigue objective fonctionnelle renverra à la mesure de la force maximale volontaire dont la baisse peut provenir d'altérations aux niveaux central et périphérique. Par ailleurs, la fatigue subjective pourra être mise en avant par une augmentation de la perception de l'effort au cours d'un exercice prolongé.

Dans le cas d'adaptations chroniques liées à une période d'entraînement, cette thèse s'est principalement intéressée à la fonction neuromusculaire. Par exemple lors d'une baisse de la capacité fonctionnelle après un exercice fatigant pour laquelle la baisse de force maximale volontaire est associée à des altérations d'origine centrale et périphérique, qui reflètent respectivement des altérations au sein du système nerveux et du muscle ; ou après une période d'entraînement, censée induire une augmentation de la force musculaire (Duchateau et Baudry, 2010) la nature de l'amélioration de la capacité fonctionnelle peut donc provenir d'adaptations du système nerveux et du muscle.

Dans les parties qui vont suivre, je m'attèlerai à décrire les altérations et les adaptations qui peuvent survenir respectivement à la suite d'une session d'exercice censée induire de la fatigue et d'une période d'entraînement. Sauf pour certains cas particuliers, ces modulations seront présentées sans distinctions entre les modes de contractions. En effet, Les méthodes d'évaluation permettent de rendre compte « hors contexte » de l'état physiologique dans lequel la fonction neuromusculaire se trouve au moment de l'évaluation. En effet, le système neuromusculaire s'adapte aux modes de contraction musculaire. Principalement évaluées lors de contractions maximales volontaires isométriques réalisées après l'exercice et souvent associées à des techniques de stimulations électriques percutanées, ces modulations de la fonction neuromusculaire ne reflètent pas pour autant les modulations enregistrées de manière aigue durant l'exercice. Cependant, il est possible de rendre compte de la capacité fonctionnelle de production de la force au travers des contractions maximales volontaires dynamiques (i.e. concentriques et excentriques). Il a récemment été proposé qu'évaluer les moments maximaux volontaires dans les différents modes de contractions permettait de rendre un peu mieux compte des altérations spécifiques liées aux caractéristiques de l'exercice réalisé en amont (Clos et al., 2020, Garnier et al., 2018, Koral et al., 2022). De plus, il est possible d'étudier la fonction neuromusculaire au travers d'un certain nombre d'évaluations fonctionnelles reflétant mieux les gestes sportifs et les mouvements de la vie courante. Ces tests permettent d'évaluer les capacités fonctionnelles en se rapprochant des contraintes de l'environnement proche des personnes testées. Néanmoins, pour comparer des exercices réalisés dans des modes de contraction différents, la contraction maximale volontaire isométrique offre l'avantage de ne pas être plus spécifique à un mode de contraction plutôt qu'un autre. De plus, ce type de contractions permet d'évaluer le niveau d'activation maximal volontaire facilement et de manière fiable (Behrens et al., 2017) , et de mettre en évidence des modulations de la fonction contractile.

II.1.3.B.a Composante périphérique neuromusculaire

Une des techniques existante et utilisée dans cette thèse pour évaluer la composante contractile est la technique de stimulation électrique percutanée. Lors de l'application d'une stimulation réalisée au niveau du nerf moteur, l'intensité est choisie de manière à recruter toutes les unités motrices. À partir de cette stimulation simple, il est possible de déterminer des propriétés électrophysiologiques au travers de la force évoquée et de la réponse

électromyographique maximale de manière indépendante du contrôle et de l'activation du système nerveux central.

La réponse électromyographique peut se mesurer au travers du potentiel musculaire évoqué par la stimulation, appelée onde-M (l'appellation M_{MAX} est utilisée pour parler de l'amplitude maximale de l'onde-M). Cette stimulation est réalisée au niveau du nerf moteur, donc en amont de la jonction neuromusculaire. Il est pourtant admis que l'onde-M met en avant l'excitabilité sarcolemmale seulement. En effet, les modulations de l'onde-M ne seraient ni marquées par des altérations au niveau de la propagation du potentiel d'action au niveau axonal, ni au niveau de la jonction neuromusculaire car la stimulation est réalisée à une intensité supra maximale qui permet de faire abstraction des modulations d'excitabilité axonale (Rodriguez-Falces et Place, 2018). Dans un contexte d'exercice fatigant, bien qu'il soit possible qu'une baisse de la libération de calcium par le réticulum sarcoplasmique ou qu'une diminution de l'affinité entre le calcium et la troponine C surviennent (Jones, 1996 ; Warren et al., 2001) ; un échec de la transmission électrique à travers la jonction neuromusculaire semble plus lié à la fréquence de décharge du motoneurone α (Thesleff, 1959). Il est historiquement considéré qu'une baisse d'excitabilité des sarcolemmes est mise en avant par une réduction de M_{MAX} . Cependant, cette interprétation a été remise en cause par Rodriguez-Falces et Place (2018) qui proposent qu'une diminution de l'amplitude de l'onde-M indiquerait une augmentation d'excitabilité des sarcolemmes. Ces chercheurs proposent donc d'évaluer seulement la première phase de l'onde-M lors d'une contraction isométrique. Dans le cadre de notre évaluation de la fonction neuromusculaire, l'aire, la durée et l'amplitude de toute l'onde-M, plus représentative de la quantité totale des potentiels membranaire (Bigland-Richie, 1981) seront évaluées, par souci de standardisation car les ondes-M observées sur les muscles vastus lateralis, et de manière plus fréquente celle rectus femoris, ne montrent pas systématiquement deux phases (une positive et une négative).

La force évoquée par cette stimulation au repos, ou par un doublet (double stimulation à une fréquence définie) permet aussi de mettre en avant la présence d'altérations ou d'adaptations musculaires. La force évoquée renvoie à la capacité intrinsèque du muscle à produire un niveau de tension maximal en réponse à une activation (volontaire ou évoquée). Dans le cas de stimulations appliquées après un exercice fatigant, le ratio entre la force évoquée par un doublet à 10Hz et 100Hz (ratio $Dt_{10/100}$) permet de mettre en avant une

altération à certaines étapes du couplage excitation-contraction à basse fréquence de stimulation. Une altération plus importante de la force évoquée par une stimulation à basse fréquence serait associée à une moindre activation des récepteurs de la ryanodine, une libération moins importante de Ca^{2+} par le réticulum sarcoplasmique, et une diminution de la sensibilité des myofibrilles à ces ions calcium (Allen, 2001). Ce phénomène semble être associé à la présence de dommages musculaires mise en évidence par une désorganisation des sarcomères (c.-à-d., des lésions du sarcolemme, une dilatation des tubules transversaux, une fragmentation du réticulum sarcoplasmique)(Lieber et al., 2002) objectivés directement par biopsie musculaire ou indirectement par la présence de marqueurs inflammatoires comme un œdème musculaire, une augmentation du taux de créatine kinase dans le sang dans les jours qui suivent l'exercice et la présence de douleur musculaire dans les jours qui suivent l'exercice (Chalchat et al., 2022). Dans le cas d'adaptation chronique, la force évoquée est censée mettre en avant la capacité intrinsèque de production de tension par les ponts entre l'actine et la myosine dont le nombre est censé augmenté par un ajout de matériel contractile (Cureton et al., 1988 ; Frontera et al., 1988). Cependant, il semblerait qu'une seule stimulation ne permette pas de libérer assez de Ca^{2+} intracellulaire pour activer maximalelement les protéines contractiles (Allen et al., 1989). En effet, bien que cette technique ne soit pas utilisée dans cette thèse, l'application d'octet (c. à d. d'un train de 8 stimulations) semble mettre en avant une amélioration de la capacité fonctionnelle contractile après un entraînement en force de 12 semaines (Balshaw et al., 2016), alors que la force évoquée par une stimulation simple n'est pas modifiée (Balshaw et al., 2016 ; Maeo et al., 2018). Une autre étude a cependant mis en évidence une augmentation de la force évoquée par une stimulation simple, mais cela chez des personnes entraînées en force depuis plus de 3 ans (Balshaw et al., 2022).

La vitesse de montée en force (rate of force development, RFD, vitesse de contraction) renvoie à la vitesse à laquelle la force musculaire est produite. Cette caractéristique contractile est calculée par le rapport entre la tension musculaire et le temps de contraction. Comme le RFD est calculée sur une contraction évoquée par stimulation, elle renvoie aux mécanismes du couplage excitation-contraction, mais aussi aux caractéristiques fonctionnelles du muscle et du tendon (Rodriguez-Rosell et al., 2017) et s'affranchit des paramètres centraux qui auraient dû être pris en compte si le RFD avait été mesuré lors d'une contraction volontaire (Maffiuletti et al., 2016). Ce paramètre semble plus sensible pour détecter des modulations aiguës et

chroniques de la fonction musculaire. Cette caractéristique contractile est donc pertinente pour analyser les altérations induites par une séance (Penailillo et al., 2015, D'Emmanuele et al., 2021) et les adaptations à la suite d'une période d'entraînement (Dideriksen et al., 2020). D'un point de vue mécanistique, une vitesse de montée en force plus rapide pourrait être associée à une hypertrophie musculaire (Folland et al., 2014) et un meilleur transfert de la force par un tendon plus raide (Kubo et al., 2001 ; Bojsen-Møller et al., 2005 ; Fath et al., 2013). Cependant, une étude récente a montré que certaines caractéristiques musculaires architecturales prises séparément (c.-à-d., l'angle de pennation et la longueur des fibres) ne seraient pas déterminantes de la vitesse de montée en force (Maden-Wilkinson et al., 2021).

La vitesse de demi-relaxation mesurée lors de la baisse de moment évoqué par une stimulation, permet de mettre en avant des mécanismes musculaires sans prendre en compte le couplage excitation-contraction. Dans un contexte d'exercice aigu, une baisse de la fréquence de décharge des unités motrices observée après un exercice fatigant serait compensée par un ralentissement de la vitesse de relaxation. Ce phénomène, appelé sagesse musculaire (ou muscle wisdom) permettrait au muscle de maintenir un niveau de tension générale malgré une altération d'origine centrale (i.e. une baisse de la fréquence de décharge des unités motrices) censée réduire cette tension, pour économiser l'énergie après une sollicitation importante (Enoka et Stuart, 1992).

Ces adaptations fonctionnelles de la composante contractile peuvent être associées à des modulations de l'architecture musculaire qui ne s'observent qu'à la suite d'un entraînement prolongé. Au niveau macroscopique, l'hypertrophie musculaire est la plus facile à observer. Ce terme renvoie à l'augmentation du volume musculaire induit par l'augmentation du volume des éléments contractiles au sein de la matrice extracellulaire qui s'étend pour soutenir cette croissance. Ce phénomène d'hypertrophie est corrélé à l'augmentation de la capacité de production de force avec l'entraînement. Cependant, ces modulations ne surviennent qu'à partir de 3 à 4 semaines d'entraînement au plus tôt (Young et al., 1983 ; Tesch, 1988, Hughes et al., 2018). Cette augmentation du volume musculaire peut être mise en évidence par une mesure de la circonférence d'un segment (Merrifield et Caliel, 1970). Cependant, cette technique ne permet pas de distinguer l'ampleur de l'hypertrophie de chaque muscle indépendamment. La méthode d'imagerie par résonance magnétique permet d'analyser le muscle dans sa totalité et offre la possibilité d'étudier le muscle au travers de

marqueurs comme la surface de section transversale ou le volume de toutes les portions du muscle qui ne grossissent pas de manière homogène à l'entraînement (Narici et al. 1989, Blazevich et al. 2007, O'Brien et al., 2010). Enfin, la technique d'imagerie par échographie, qui sera utilisée dans cette thèse, permet d'observer les caractéristiques musculaires telles que son épaisseur, la longueur des fibres et l'angle qu'elles présentent avec les aponévroses. L'hypertrophie musculaire peut se produire par l'ajout de sarcomère en série ou en parallèle (Lieber et Friden, 2000, figure 4).

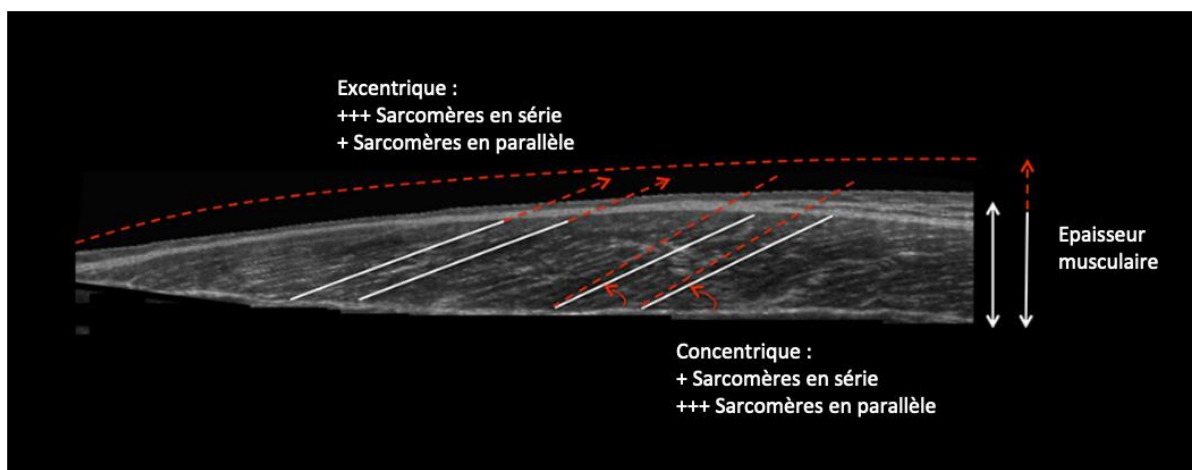


Figure 4 : Schéma illustrant les mécanismes d'hypertrophie distincts en réponse à un entraînement excentrique (en haut) et concentrique (en bas) sur le muscle vastus lateralis. Une augmentation similaire de l'épaisseur musculaire peut en effet être atteinte par ; (i) un ajout préférentiel de sarcomères en parallèle (se produisant généralement après un entraînement en mode concentrique) avec une augmentation de l'angle de pennation ; (ii) un ajout préférentiel de sarcomères en série (se produisant généralement après un entraînement en excentrique) représenté par une augmentation de la longueur des fibres (Franchi et al, 2014, 2015). + + + indique un ajout préférentiel de sarcomères en série ou en parallèle (en fonction du mode de contraction utilisé) par rapport à + qui indique un mécanisme susceptible de se produire en tant que réponse marginale. Les lignes blanches mettent en évidence le scénario initial avant l'entraînement, tandis que les lignes pointillées rouges représentent les mécanismes hypertrophiques après l'entraînement. Adaptée de Franchi et al. (2017).

II.1.3.B.b Composante centrale neuromusculaire

Le niveau d'activation volontaire correspond à la capacité maximale d'une personne à activer volontairement ses muscles. Il peut être évalué à l'aide de la force évoquée par une stimulation percutanée supra-maximale délivrée au niveau du nerf mixte pendant et après une contraction maximale volontaire (Lepers et al., 2000). Ces stimulations sont appelées respectivement ; stimulation surimposée et potentialisée. Le niveau d'activation volontaire est

déterminé en comparant la force évoquée par la stimulation surimposée à celle potentialisée (Strojnik et Komi, 1998).

L'évaluation de l'activité musculaire peut aussi être réalisée au travers de l'électromyographie (EMG) de surface enregistrée pendant la contraction maximale volontaire. Elle permet de dissocier l'état d'activité de l'ensemble des muscles qui croisent l'articulation considérée (agonistes et antagonistes). En raison des faibles modulations de la capacité de transmission synaptique au niveau de la jonction neuromusculaire, les potentiels d'action déchargés par les motoneurones se propagent invariablement le long des fibres musculaires si ceux-ci dépassent le seuil de dépolarisation (Ermilov et al., 2007). Ce signal correspond à la somme des potentiels d'actions des unités motrices recrutées se situant dans le volume de détection des électrodes. Cette activité est considérée comme représentative de l'activité électrique globale du muscle. Elle dépend donc des propriétés de la membrane musculaire et de la synchronisation des potentiels d'actions au sein des unités motrices (Farina et al., 2004). Cependant, un phénomène d'annulation du signal EMG est observé lorsque phases positive et négative des potentiels membranaires se recouvrent. Ce phénomène, qui a pour effet d'induire une sous-estimation de l'activité EMG, peut-être en partie éludé en utilisant la moyenne quadratique (root mean square, RMS) de l'EMG (Keenan et al., 2005). Dans le cas de la quantification de la commande descendante au travers de l'EMG des différents muscles étudiés, le ratio entre l'EMG global et celui de l'onde-M (Besomi et al., 2020) permet de s'affranchir des modifications éventuelles propriétés de la membrane sarcolemmale. Dans le contexte d'un exercice fatigant, les altérations nerveuses, qu'elles soient estimées avec la technique de stimulation surimposée ou au travers de l'activité EMG enregistrée pendant une contraction maximale volontaire, peut mettre en avant un déficit de commande induit par des altérations au niveau nerveux. A l'inverse, une période d'entraînement semble induire une augmentation de la commande descendante comme le montre la réduction de l'écart entre une contraction maximale volontaire seule et accompagnée d'une stimulation chez des athlètes comparés à une population sédentaire (Westing et al., 1990, Babault et al., 2001).

Il est aussi possible d'estimer le pourcentage d'activation musculaire lors d'un exercice sous maximal. Dans ce cas, l'amplitude de l'EMG enregistrée pendant la tâche est rapportée par rapport à l'activité EMG maximale. Il existe plusieurs manières de normaliser cette

activation (Besomi et al., 2020). Dans le cas d'une tâche de pédalage, il est proposé d'enregistrer l'EMG pendant une tâche similaire. Normaliser le niveau d'activation pendant la même tâche permet de prendre en considération les patterns d'activations (période d'activation et d'inactivation) de tous les muscles. Elle est aussi plus simple à réaliser que si une contraction maximale volontaire devait être réalisée pour chaque groupe musculaire impliqué dans la tâche de pédalage (muscles extenseurs et fléchisseur de la hanche, du genou et du pied). Cette technique permet en quelque sorte de quantifier l'efficacité de la commande volontaire durant une tâche locomotrice. Lors d'un exercice d'intensité fixe, une augmentation de l'activité EMG avec passage du temps réfèrerait un recrutement progressif d'unités motrices pour compenser la perte de force des fibres musculaires recrutées au début de l'exercice et maintenir la force nécessaire à la réalisation de l'exercice. Avec l'entraînement, et pour un exercice de même intensité, une adaptation du système nerveux central pourrait être mis en avant par une diminution de l'EMG.

Dans toutes ces circonstances, le niveau d'activation volontaire ne reflète, que de manière générale, l'état du système nerveux central et ne permet pas de comprendre les mécanismes excitateurs et inhibiteurs présent au sein des différents étages traversés par le message envoyé au niveau cortical. Cette mesure ne permet pas non plus d'étudier les mécanismes associés aux afférences musculaires en direction du système nerveux qui peuvent avoir un impact sur la commande descendante au niveau cortical ou sur son trajet (Sidhu et al., 2018, Smith et al., 2014).

RÉSUMÉ de la partie II.1., « Généralité sur la fonction neuromusculaire et sa plasticité à l'exercice ».

Le système neuromusculaire est constitué des composantes nerveuse (centrale) et musculaire (périphérique) qui vont permettre le mouvement. L'activité de ces différentes composantes sont modulées en fonction des caractéristiques de l'exercice physique pour répondre aux contraintes appliquées sur le système neuromusculaire. Parmi ces caractéristiques, les modes de contraction musculaire concentrique (i.e. raccourcissement du muscle) et excentrique (i.e. allongement du muscle activé) ont leurs propres spécificités. Comparé au mode de contraction concentrique, l'excentrique permet de produire un niveau de force supérieur grâce à la mise en jeu de structure passive (tendons, aponévroses, titine) mais montre une activation plus faible. Il est possible d'étudier les composantes centrales et périphériques au travers de différentes méthodes pour mettre en avant les adaptations aiguës et chroniques à l'exercice. Parmi elles, j'ai retenu la technique de la stimulation électrique percutanée couplée à l'évaluation du moment maximale isométrique, l'électromyographie de surface ainsi que l'échographie musculaire.

II.2 Le pédalage excentrique

II.2.1 Histoire/description

Le premier modèle de « vélo excentrique » a été développé en 1952 par une équipe de chercheur·euses à Londres (Abbott et al., 1952) (figure 5). Deux vélos étaient placés dos à dos et reliés par une chaîne commune. Une première personne devait produire le mouvement dans le sens classique (pédalage concentrique) quand la seconde devait retenir le mouvement des pédales. La seconde personne ne produit pas un mouvement dans le sens inverse, ce n'est pas du pédalage à l'envers. Le moment appliqué sur les pédales par la personne sur le second vélo est bien dirigé dans la même direction que pendant du pédalage classique, et sert à freiner le mouvement produit par la première personne donc on parle de pédalage excentrique car les muscles s'étirent alors qu'ils sont actifs.

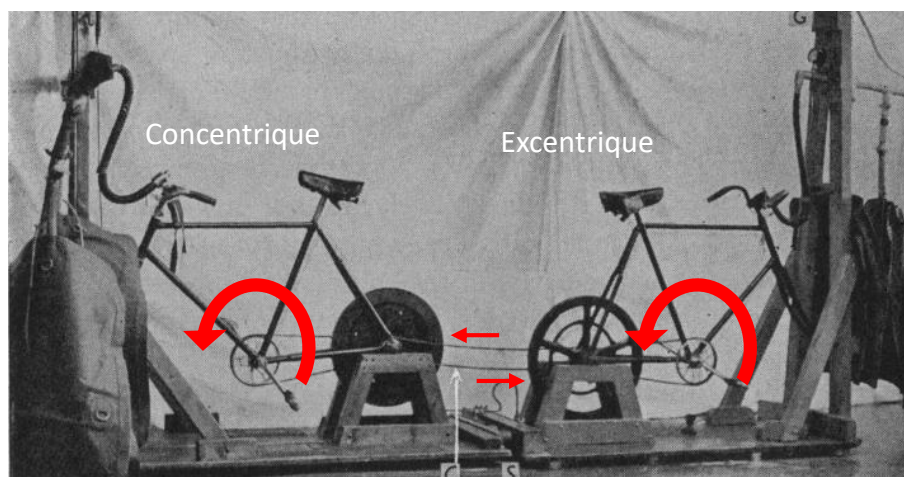


Figure 5: Montage expérimental du premier vélo excentrique réalisé par Abbott et ses collègues en 1952. Les flèches arrondies indiquent le sens de rotation des pédales et les petites flèches indiquent le trajet de la chaîne qui lie les deux vélos.

Très rapidement, le premier vélo fut remplacé par un moteur et permis de ne plus être limité par la personne pédalant en concentrique (Abbott et Bigland, 1953). En effet, comme l'ont démontré les auteur·rices eux-mêmes, « Brenda Bigland, une jeune femme menue a pu résister et épuiser Joseph Murdoch Ritchie, un homme grand et puissant » (Elmer et Lastayo, 2014). Plus tard, des ergocycles semi-allongés ont été développés pour pouvoir augmenter la puissance mécanique pendant le pédalage excentrique. En effet, avec l'augmentation de l'intensité de l'exercice, il devenait compliqué de maintenir une position assise sur la selle lorsque la pédale remontait sans se crispier, et une partie de la puissance n'était pas absorbée

par les participant·es. De plus, grâce aux ergocycles actuels comme la marque « Cyclus », il est possible de proposer deux modes de pédalage : (i) le mode isocinétique permettant de définir une cadence qui reste fixe, c'est la personne placée sur le vélo qui retient plus ou moins les pédales pour faire varier la puissance ; (ii) le mode isopower (= même puissance) permettant de définir une puissance fixe et c'est la personne qui retient les pédales qui définit elle-même la cadence (Clos et al., 2020).

Récemment, Elmer et al., (2012) ont évalué dans quelle proportion les articulations de la cheville, du genou et de la hanche absorbent la puissance lors du pédalage excentrique réalisé sur ces vélos semi-allongés. Les participants étaient familiarisés à l'exercice réalisé à une intensité sous-maximale et une cadence de 60 rotations par minutes (rpm). Les muscles extenseurs du genou et de la hanche absorberaient la majorité de la puissance lors du retour des pédales, c'est-à-dire lorsqu'elles se rapprocheraient du buste. Une moindre proportion de la puissance serait absorbée par la hanche lors de la phase d'extension de la jambe et par l'articulation de la cheville mais dans une plus petite proportion.

Ces résultats paraissent intéressants dans un objectif de réhabilitation car cet exercice permet de mobiliser des groupes musculaires importants qui permettent de maintenir la mobilité, la qualité de vie et les muscles impliqués dans l'équilibre. Dès lors, la plupart des études visant à évaluer l'impact du pédalage excentrique étaient réalisées sur ces vélos semi-allongés et les réponses observées étaient comparées à celles obtenues sur ergomètre concentrique reprenant une position similaire. Les études qui comparent l'entraînement en pédalage excentrique et concentrique se basent sur une intensité d'exercice déterminée au travers de la puissance mécanique, la consommation d'oxygène ou la perception de l'effort. Cependant, ces différentes manières de définir l'intensité n'induisent pas des réponses physiologiques et perceptives similaires. Il apparaît donc nécessaire de décrire ces réponses pour pouvoir prescrire les exercices en toute sécurité pour des patient·es souvent fragiles.

II.2.2 Comparaison entre le pédalage excentrique et concentrique

II.2.2.A Réponses aiguës

II.2.2.A.a Pendant l'exercice

Lors du pédalage, qu'il soit concentrique ou excentrique, l'intensité objective la plus couramment utilisée est définie par la puissance mécanique. Elle est obtenue par le produit du moment appliqué sur les pédales par la vitesse de rotation de celles-ci. Elle peut être définie en Watts absolus ou en pourcentage de puissance maximale atteinte lors d'un test incrémental concentrique réalisé jusqu'à épuisement (puissance maximale aérobie, PMA). L'intensité relative est déterminée par rapport à un test incrémental concentrique car, lorsque le test incrémental est réalisé en excentrique jusqu'à épuisement, il ne permet pas d'atteindre la consommation d'oxygène maximale (Lipski et al., 2018). De plus, il n'est pas souhaitable de le réaliser chez des patient-es car il pourrait entraîner trop de dommages musculaires.

En pédalage excentrique, les spécificités de cet exercice sont directement associées aux capacités intrinsèques musculaires que lui confèrent les caractéristiques nerveuses et musculaires du mode de contraction excentrique. Comme il a été présenté précédemment, la contraction excentrique permet de produire un moment absolu supérieur au mode concentrique. La capacité de production maximale de puissance en pédalage excentrique ne diffère pas de ce point de vue. En effet, Green et al., (2018) ont montré que lors d'un effort maximal de 7 secondes réalisé en mode isocadence (c.-à-d., lorsque la cadence est fixée et que la personne sur l'ergomètre gère la résistance, donc le moment appliqué sur les pédales et la puissance mécanique), les puissances atteintes en pédalage excentrique sont 1,4 à 2,1 fois supérieures à celles obtenues en mode concentrique en fonction de la cadence utilisée. Cependant, lorsque l'on se focalise sur le moment appliqué sur les pédales, celui-ci diminue linéairement avec la cadence comme c'est le cas pendant le mode de pédalage concentrique (Figure 6).

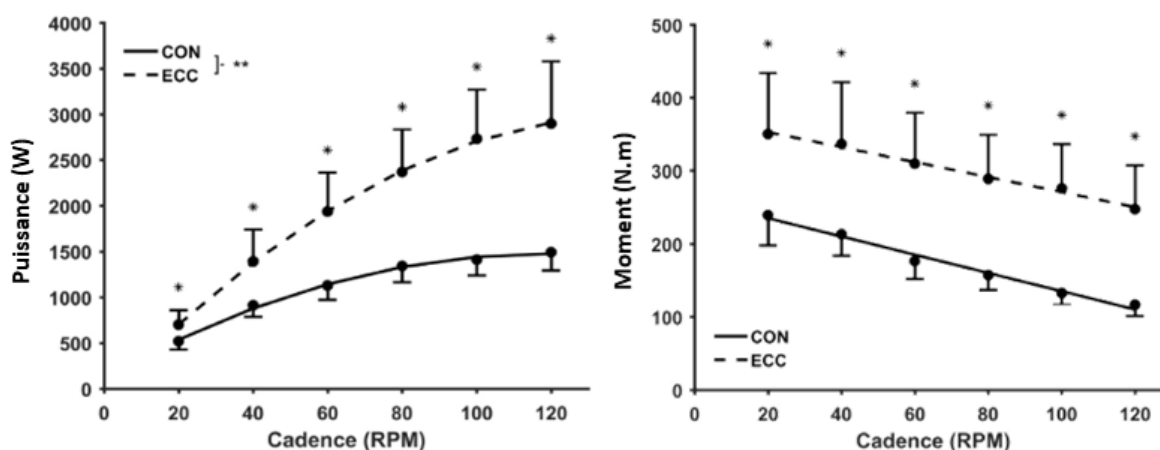


Figure 6 : Évolution de la puissance mécanique maximale (à gauche) et moment maximal (à droite) excentrique et concentrique à des cadences comprises entre 20 et 120 rpm. *Indique une différence significative à $p < 0,05$, ** indique une interaction significative entre la cadence et le type de contraction à $p < 0,05$. (Tirée de Green et al., 2018).

Cette observation ne reflète donc pas les résultats classiques mis en avant par les études *in-vitro* et *in-vivo* mono-articulaires sur la relation moment-vitesse du mode de contraction excentrique (Westing et al., 1988 ; Ghena et al., 1991 ; Chapman et al., 2006 ; Carney et al., 2012). Cependant, elle suggère que cette relation est dépendante de la technique et du caractère poly-articulaire du mouvement de pédalage (Green et al., 2018).

L'étude de Lipski et al. (2018) a comparé deux exercices incrémentaux réalisés en mode concentrique et excentrique. Les participant-es devaient réaliser deux tests incrémentaux commençant à 75 W et augmentant la puissance mécanique de $25 \text{ W}\cdot\text{s}^{-1}$ jusqu'à épuisement. Au moment de l'échec, la puissance obtenue était près de deux fois plus importante en excentrique alors que la consommation d'oxygène était 43% plus faible. De façon surprenante, les fréquences cardiaques maximales atteintes lors de ces deux tests incrémentaux étaient similaires. Ce phénomène serait dû à un découplage entre la consommation d'oxygène et la fréquence cardiaque lors du pédalage excentrique. En effet, en pédalage excentrique, le volume d'éjection systolique était plus faible alors que le débit cardiaque était similaire au mode concentrique (Rakobowchuk et al. 2018 ; Ritter et al. 2019). Dans ces conditions, une augmentation de la fréquence cardiaque associée à une activation sympathique accrue est nécessaire pour compenser cette baisse du volume d'éjection systolique. De plus, la consommation d'oxygène plus faible atteinte lors d'un test incrémental excentrique

s'expliquerait par une moindre utilisation de l'oxygène par les muscles. En effet, une diminution du recrutement des fibres musculaires en mode excentrique et un cycle attachement-détachement sans besoin d'ATP, entraînant donc une diminution du besoin de renouveler l'ATP, expliquerait la diminution de la différence artério-veineuse en oxygène observée en pédalage excentrique (Dufour et al. 2004, Eiken et al., 2021).

Hormis les exercices réalisés à des intensités maximales, l'étude du pédalage excentrique est intéressante pour son usage sous-maximal. Comme exposé précédemment, il est possible de comparer les réponses physiologiques des modes de pédalage excentrique et concentrique en définissant l'intensité de l'exercice excentrique au travers de la puissance mécanique, la consommation d'oxygène, la fréquence cardiaque. Aussi, parce que l'utilisation de la perception de l'effort (Borg, 1962) est largement répandue dans les centres de réhabilitation, un certain nombre d'études ont comparé les réponses physiologiques induites par des exercices réalisés à même perception de l'effort.

Dès la première étude réalisée sur le sujet, Abbott et al., (1952) montraient que le pédalage excentrique induit une consommation d'oxygène 3,7 fois moins importante que lors du pédalage concentrique réalisé à même puissance mécanique. Cette différence entre les modes excentrique et concentrique réalisés à même puissance mécanique a été retrouvée par toutes les études réalisées sur le sujet depuis cette date. En moyenne, le pédalage excentrique induit une demande en oxygène inférieure de 46% par rapport à du pédalage concentrique réalisé à même puissance mécanique (Barreto et al., 2023). La même revue de littérature réalisée par Barreto et al., (2023) met en avant un débit ventilatoire, une fréquence respiratoire et une fréquence cardiaque inférieures en pédalage excentrique comparé au mode de pédalage concentrique réalisé à même puissance. Cette demande cardiorespiratoire réduite est largement expliquée par la contribution des structures non-contractiles dans la production de force musculaire induisant une demande en ATP réduite. De plus, le phénomène de détachement des ponts liants actine-myosine se fait sans hydrolyse de l'ATP, mais est entraîné par un arrachement mécanique des têtes de myosine dû à l'étirement des sarcomères, ce qui participe à cette demande en oxygène réduite. Il a aussi été montré que la demande métabolique était différente entre les modes de contraction. Peñailillo et al., (2014) ont montré que la contribution des glucides dans la production énergétique était inférieure en mode excentrique mais qu'à l'inverse, l'utilisation des lipides était accrue comparée au

concentrique. Cette différence s'expliquerait par l'intensité cardiorespiratoire relative inférieure en pédalage excentrique comparé au mode concentrique réalisé à même puissance mécanique (Isacco et al., 2016). En effet, la dominance d'oxydation des lipides pour la production d'énergie est reportée à des intensités relatives inférieures à 60% de VO_2 max alors que l'utilisation des glucides devient dominante au-dessus de 65% de VO_2 max (Achten et al., 2003, Jeukendrup and Wallis, 2005). Parallèlement, lorsque les exercices de pédalage sont réalisés à une même puissance mécanique, l'activité EMG est inférieure en mode excentrique (Bigland-Ritchie and Woods, 1976, Lechauve et al., 2014, Peñailillo et al., 2017, Clos et al., 2019). Cette différence peut s'expliquer par les propriétés intrinsèques musculaires de la contraction excentrique dont l'intensité relative atteinte lors de deux exercices comparés au travers de la puissance mécanique est largement inférieure comparée à celle qu'il est possible d'atteindre en concentrique (Green et al., 2018), ainsi que par la spécificité du contrôle nerveux lors de la contraction excentrique. Il a aussi été montré que la perception de l'effort est inférieure en pédalage excentrique (Clos et al., 2021). La perception de l'effort, dont on pense qu'elle résulte d'une copie de l'efférence (c.-à-d. d'une commande motrice corticale volontaire) vers les muscles actifs (Pageaux, 2016) atteint les centres respiratoires au niveau de la médulla (Paterson, 2014) et serait corrélée à la fréquence respiratoire pendant le pédalage conventionnel (Nicoló et al., 2016). Cette réponse perceptive moindre en pédalage excentrique pourrait donc s'expliquer par une fréquence respiratoire moindre associée à une demande cardiorespiratoire globalement plus faible.

Lorsque la consommation d'oxygène est utilisée pour déterminer l'intensité et comparer les modes de pédalage, la puissance mécanique et la fréquence cardiaque sont supérieures en excentrique (LaStayo et al. 1999 ; Dufour et al. 2004, 2007) alors que l'activité musculaire (Lechauve et al., 2014 ; Perrey et al., 2001), la demande énergétique, l'oxydation des lipides et glucides, mises en avant par le quotient respiratoire (Isacco et al., 2016), ainsi que la concentration de lactate sanguin (Rakobowchuk et al. 2017) semblent être similaires. Ce découplage entre la consommation d'oxygène et la fréquence cardiaque, déjà observé lors d'un test incrémental en pédalage excentrique (Lipski et al. 2018), s'expliquerait aussi par une augmentation de la température corporelle plus importante en pédalage excentrique (Eiken et al., 2021). En effet, l'absorption d'une force plus importante à chaque coup de pédale ainsi que l'augmentation associée à l'activité du système sympathique augmenteraient la libération

de chaleur en excentrique. D'un point de vue respiratoire, bien que le débit ventilatoire apparaisse lui aussi similaire entre les modes de pédalage, l'excentrique entraîne un volume courant plus faible et une fréquence respiratoire plus importante comparé au concentrique (Lechauve et al., 2014 ; Ritter et al., 2019). Ce phénomène s'expliquerait par une réduction de l'amplitude respiratoire induit par la nécessité de fixer le tronc au siège lorsque la puissance mécanique augmente. Cette fixation, mise en avant par une crispation du haut du corps, serait associée à une augmentation de l'activité musculaire du biceps brachial avec la puissance mécanique (Lechauve et al., 2014). Dans ce contexte, la perception de l'effort est supérieure (ou égale) en excentrique (Perrey et al. 2001 ; Julian et al. 2019). Ce résultat s'explique par des pourcentages de puissance mécanique, métabolique et de fréquence cardiaque maximale (évalués lors d'un test incrémental en excentrique) plus importants en pédalage excentrique que pour le mode concentrique (Lipski et al., 2018).

Comparer le pédalage excentrique avec le pédalage concentrique au travers d'une fréquence cardiaque absolue induit une perception de l'effort et une concentration de lactate sanguin similaire entre les deux modes de pédalages. Ces résultats pourraient s'expliquer par la puissance mécanique nettement supérieure pour la condition excentrique dès lors que les participant.es sont familiarisé.es à la tâche (Lastayo et al., 1999, 2000) ce qui permet aux deux modes de pédalage, d'être réalisés à une même intensité relative aux tests incrémentaux. Dans ce contexte, la consommation d'oxygène absolue est inférieure alors que la puissance mécanique est plus importante. En outre, utiliser des puissances mécaniques induisant une fréquence cardiaque similaire en mode excentrique et concentrique engendrerait un débit cardiaque, une différence artério-veineuse en oxygène et une pression systolique similaires (Rakobowchuk et al. 2018)

Quelques études ont aussi comparé les modes de pédalage concentrique et excentrique en définissant l'intensité de l'exercice grâce à la perception de l'effort. Pédaler à une même perception de l'effort dans les deux modes de pédalage entraînerait une production de puissance plus importante en excentrique mais des réponses physiologiques plus faibles. Clos et al., (2021) ont par exemple fait pédaler des participant.es pendant 30 min en concentrique à une intensité de 60% de puissance maximale atteinte lors d'un test incrémental en concentrique. Ils ont mesuré la perception de l'effort toutes les 3 minutes pour définir l'intensité lors du pédalage excentrique par la suite. La puissance développée lors de la

condition excentrique était en moyenne de 89% de la puissance mécanique maximale atteinte lors du test incrémental, mais elle entraînait une fréquence cardiaque, une fréquence respiratoire et une activité EMG du muscle vastus lateralis plus faibles qu'en concentrique. Deux études ont aussi utilisé la perception de l'effort pour définir l'intensité des séances durant un entraînement. Paulsen et al., (2019) n'ont pas reporté la puissance mécanique réalisée pendant les séances par le groupe concentrique. Cependant, une étude réalisée en mode concentrique à une cadence de 40 rpm (Kristofersen et al., 2014) rendait compte qu'il était très compliqué pour les participants de maintenir une puissance importante à de telles cadences de pédalage car les niveaux de force étaient trop importants (Hansen et Ronnestad, 2017). Ces résultats laissent supposer d'une puissance mécanique plus élevée en excentrique dans l'étude de Paulsen et al., (2019), alors qu'encore une fois, la fréquence cardiaque était moins élevée en excentrique pour toute la durée de l'entraînement. Des études ont aussi été menées chez des personnes atteintes de pathologie cardiorespiratoire, en utilisant la perception de l'effort pour déterminer l'intensité de l'entraînement. Inostroza et al. (2022) ont proposé à des patient·es atteint·es de bronchopneumopathie chronique obstructive (BPCO) de réaliser un entraînement de 12 semaines. Ils montrent que la puissance est largement supérieure ($\approx 180\%$) en excentrique à partir de la quatrième semaine comparée au mode de pédalage concentrique conventionnel. Malgré cette puissance mécanique supérieure en excentrique, la fréquence cardiaque restait plus faible qu'en concentrique durant toutes les séances. Prises ensemble, ces études confirment que malgré la puissance mécanique supérieure en excentrique, les réponses physiologiques sont plus faibles en excentrique chez des personnes familiarisées lorsque l'intensité de l'exercice est basée sur la perception de l'effort.

II.2.2.A.b Altérations neuromusculaires

Les premières altérations neuromusculaires induites sont observables au bout de quelques minutes après le début de l'exercice. Comme il a été présenté précédemment, l'augmentation de l'EMG reflèterait le recrutement de nouvelles unités motrices pour compenser la moindre force produite par celles recrutées en début d'exercice. Perrey et al., (2001) ont mis en évidence que l'amplitude de l'EMG des muscles vastus lateralis et rectus femoris augmentaient en mode concentrique et pas en excentrique pendant un effort de

pédalage de 6 minutes. Peñailillo et al. (2013) ont répliqué ce résultat pour un exercice de 30 minutes, réalisé en pédalage concentrique et excentrique à une intensité de 60% de PMA. Ils ont montré que l'amplitude et la fréquence moyenne de l'EMG du muscle vastus lateralis n'était pas modifiées durant le pédalage excentrique alors qu'il augmentait en concentrique. A l'inverse, Clos et al., (2021) ont montré que pour un exercice réalisé dans les mêmes conditions que l'étude de Peñailillo et al., (2013), l'EMG du muscle rectus femoris restait stable dans le temps pour les deux modes de pédalage alors que celui du muscle vastus lateralis n'augmentait que dans la condition excentrique. Une différence non négligeable existe pourtant entre ces études. En effet, la familiarisation était deux fois plus longue dans l'étude de Peñailillo et al., (2013) et a pu induire un « effet répété » plus important engendré par la quantité de travail plus élevé dans cette étude (Mavropalias et al., 2020). De plus, dans les deux premières études citées dans ce paragraphe (Perrey et al., 2001, Peñailillo et al. 2013), aucune normalisation du signal EMG n'a été réalisée, ce qui rend la comparaison difficile entre les modes de pédalage réalisés dans des sessions distinctes (Besomi et al., 2020).

Ces altérations neuromusculaires observées (ou leur absence) lors de l'exercice ne reflètent pas nécessairement les changements fonctionnels observés après l'exercice. En effet, lorsque l'intensité de l'exercice est déterminée au travers de la puissance mécanique et que les participant·es sont familiarisé·es au pédalage excentrique, le moment musculaire, mesuré lors d'une contraction maximale volontaire isométrique, diminue de la même amplitude après les deux modes de pédalage (Peñailillo et al. 2013, 2015 ; Clos et al., 2021). De plus, il a été mis en évidence que la diminution de la hauteur de sauts et de la vitesse de montée en force lors de contractions maximales volontaires isométriques étaient similaires après l'exercice dans les deux modes de contraction (Peñailillo et al., 2013, 2015). Cette fatigue objective fonctionnelle est accompagnée d'altérations nerveuses et périphériques sans distinction entre les modes de pédalage. En effet, les auteurs ont relevé une diminution du niveau d'activation volontaire mesuré par la méthode de la stimulation surimposée sans baisse de commande volontaire (RMS/M) lors des deux modes de pédalage. Parallèlement, des altérations neuromusculaires périphériques ont été observées comme une diminution de la force évoquée ainsi qu'une baisse de l'amplitude et la durée de l'onde M au niveau du muscle rectus femoris après les exercices de pédalage sans différence entre les modes concentrique et

excentrique. Cependant, le ratio $Dt_{10}/100$ n'était altéré qu'après la condition en pédalage excentrique.

Après des exercices maximaux intermittents réalisés en concentrique et excentrique sur cycloergomètre en position classique (c. à d. assise) la baisse de moment maximale volontaire ne semble être observée que pour le mode concentrique (Rappelt et al., 2012, Boullosa et al., 2021). Ces auteurs expliquent l'absence de fatigue fonctionnelle observée en excentrique par un phénomène de potentialisation connue pour améliorer la performance après des contractions excentriques à haute intensité (Zimmermann et al., 2020). Cependant, la puissance développée est nettement moindre en excentrique comparé au concentrique, ce qui ne correspond pas aux résultats exposés par Green et al. (2018). Il est possible que les participants aient été moins bien familiarisés avec la procédure d'exercice maximal en pédalage excentrique et que leur technique de pédalage ainsi que la position classique, et non semi-allongée, ne permettaient pas d'absorber plus de force. La puissance mécanique développée lors de cette dernière est *de facto* relativement moins importante comparée au maximum théoriquement atteignable dans ce mode de contraction, ce qui pourrait expliquer cette absence de perte de force maximale volontaire après l'exercice en pédalage excentrique.

Lorsque l'intensité en pédalage excentrique était fixée à la même perception de l'effort que celle récoltés lors d'un exercice concentrique à intensité fixe (60% de puissance maximale atteinte lors d'un test incrémental concentrique), la perte de moment maximal volontaire engendrée était supérieure en excentrique étant donné la puissance mécanique plus importante absorbée lors de la condition excentrique (Clos et al., 2021). Dans cette condition, et comme lorsque le pédalage excentrique était réalisé à même puissance mécanique, le ratio $Dt_{10}/100$ était altéré seulement dans la condition excentrique. Il semblerait donc que le pédalage excentrique, au même titre que d'autres exercices excentriques locomoteurs (Giandolini et al., 2013, Garnier et al., 2018), induise une altération du couplage excitation-contraction associée à des dommages musculaires dûs aux contractions excentriques (Allen et al., 2001).

Ces dommages musculaires sont inhérents à la contraction excentrique. Cependant, dès la seconde exposition à des contractions musculaires excentriques, un phénomène appelé « effet répété » ou « protecteur » est observé. A la suite de ce deuxième exercice excentrique, comme il est dit précédemment, la baisse de force maximale volontaire et de hauteur de sauts,

et l'apparition de douleurs musculaires sont limitées et n'apparaissent plus différentes du mode de pédalage concentrique (Peñailillo et al., 2013). Un entraînement en excentrique est donc possible sans qu'il induise des courbatures durant plusieurs jours à chaque séance, à condition d'augmenter la charge d'entraînement progressivement. Cet effet protecteur s'expliquerait par des adaptations nerveuses, mécaniques et cellulaires conjointes ou indépendantes (Hyldahl et al., 2017). En règle générale, les adaptations nerveuses comprennent une modification d'activation des unités motrices pour une force musculaire donnée induisant une augmentation de l'activation des fibres à contraction de type I et une diminution de la sollicitation des fibres de type II. Les adaptations mécaniques peuvent concerner des modifications de la raideur du tendon et du tissu conjonctif musculaire et une amélioration de l'efficacité de la transmission de la force muscle-tendon lors de la deuxième exposition à la contraction excentrique. Enfin, les adaptations cellulaires peuvent s'expliquer par une réduction de la réponse inflammatoire ainsi que par un remodelage des fibres musculaires et de la matrice extracellulaire (McHugh 2003, Hyldahl et al., 2017).

II.2.2.A.c Réponses à l'exposition chronique

Il est largement établi que le haut niveau de tension musculaire produit lors des contractions excentriques constitue un stimulus optimal pour développer la force musculaire. Cependant, lorsque le niveau de travail est le même entre les modes concentrique et excentrique, les gains de force maximale volontaire semblent similaires (Roig et al., 2009, Franchi et al., 2017). Cette observation semble aussi vraie pour le pédalage car le gain de force maximale volontaire isométrique mesuré après l'entraînement est équivalent entre les deux modes de pédalage, dès lors que la puissance mécanique était similaire (Lewis et al., 2018). Cependant il est possible d'observer des adaptations d'un autre ordre dans le cas d'un entraînement réalisé à même puissance mécanique. Dans le cas de l'étude de Lewis et al. (2018), l'évolution de la perception de l'effort et de la fréquence cardiaque n'étaient pas mise en avant même si celles-ci étaient inférieures en excentrique durant toute la période d'entraînement. Ici une exigence cognitive moindre et une sollicitation physiologique plus faible renvoient respectivement à des charges de travail subjectives ou objectives internes plus faibles (Lewis et al., 2018, Impellizzeri et al., 2019). Parallèlement, lorsque l'intensité est déterminée autrement qu'avec la puissance mécanique, il est possible d'observer une

augmentation de la charge de travail objective externe (Impellizzeri et al., 2019). Dans le cas de l'étude menée par Lastayo et al. (2000), la puissance mécanique augmentait plus vite en excentrique et atteignait près de quatre fois la puissance mécanique développée en pédalage concentrique à la 8^{ème} semaine d'entraînement pour une fréquence cardiaque similaire entre les modes de contraction, fixée entre 54 et 65% de fréquence cardiaque maximale (Figure 7, à gauche). De même, lorsque l'intensité était déterminée au travers de la perception de l'effort (11-12 sur l'échelle 6-20 de Borg), alors qu'aucune différence de travail mécanique n'était observée pendant les trois premières semaines d'entraînement, celui-ci était trois fois et demie plus grand en excentrique comparé au concentrique à la 12^{ème} semaines d'entraînement (Figure 7, à droite). Enfin, Meyer et al., (2003) rapportent des résultats similaires lorsque l'intensité de l'exercice est définie au travers de la consommation maximale d'oxygène.

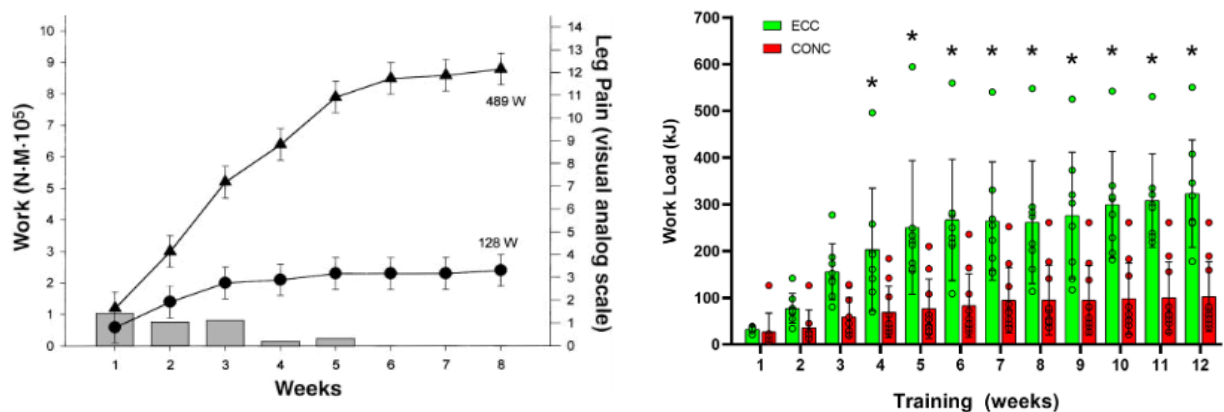


Figure 7 : Evolution de la charge d'entraînement lors d'entraînements en pédalage excentrique et concentrique. Pour une intensité d'exercice définie par la fréquence cardiaque (à gauche), on observe la puissance moyenne développée chaque semaine en pédalage concentrique (cercle) et excentrique (triangle). Pour une intensité d'exercice définie au travers de la perception de l'effort (à droite), le travail moyen chaque semaine en pédalage concentrique (rouge) et excentrique (vert). Tirées respectivement de Lastayo et al., (2000) et Inostroza et al., (2021).

Dans les cas où l'intensité de pédalage est déterminée par la perception de l'effort ou la fréquence cardiaque, l'entraînement est réalisé à une puissance mécanique supérieure en excentrique comparé au concentrique. *De facto*, les gains de force maximale volontaire sont supérieurs en excentrique comparé au concentrique (Bourbeau et al., 2020, Casillas et al., 2016, Gremeaux et al., 2010, Julian et al., 2018, Lastayo et al., 1999, 2000, MacMillan et al., 2017, Paulsen et al., 2019, Steiner et al., 2004). Dans ces études, les gains de force au niveau des muscles extenseurs du genou ont été enregistrés pour des contractions maximales

volontaires isométriques, concentriques et excentriques. Ces résultats viennent à l'encontre des données indiquant une spécificité des gains en fonction du mode de contraction et de la vitesse des mouvements réalisés (Roig et al., 2009, Rocha et al., 2011). A l'inverse et de façon surprenante, Inostroza et al., (2021) ne montraient aucune augmentation de la force maximale volontaire isométrique que ce soit après une période de pédalage excentrique ou concentrique et ce malgré une augmentation de la charge de travail durant toute la durée de l'entraînement (Figure 7, à droite). Cependant, seul le groupe ayant pédalé en excentrique montrait une augmentation de la vitesse de montée en force après l'entraînement, mettant en avant des adaptations de la fonction neuromusculaire pour le groupe excentrique seulement. Ces résultats peuvent s'expliquer par les consignes données aux participant·es concernant la réalisation des contractions maximales volontaires. En effet, les auteur·ices ont demandé aux personnes recrutées de réaliser une contraction « aussi vite et aussi fort que possible ». Cependant, il a été montré que les instructions ont un impact sur l'importance de ces deux paramètres (Bemben et al., 1990). Il est préférable de dissocier ces mesures en réalisant une contraction visant à évaluer la force maximale d'un côté et une visant à mesurer la vitesse de montée en force de l'autre (Maffiuletti et al., 2016).

Ces gains de force sont associés à une hypertrophie musculaire dès lors que l'entraînement dure plus de quatre semaines mettant en avant des adaptations d'origine structurelle (Young et al., 1983, Tesch, 1988). L'hypertrophie musculaire générale est induite par une hypertrophie des fibres. Cette dernière a été observée au travers d'analyses de biopsies prélevées sur le muscle vastus lateralis pour les participants entraînés en pédalage excentrique et pas pour ceux entraînés pendant 8 semaines en mode concentrique (Lastayo et al., 2000 ; Steiner et al., 2004). Aussi, Paulsen et al. (2019) ont mis en évidence, grâce à la technique d'échographie, une augmentation de l'épaisseur des muscles vastus lateralis et rectus femoris de faible magnitude mais qui semblerait plus élevée en excentrique après 10 semaines d'entraînement. MacMillan et al. (2017) n'ont pas montré d'augmentation moyenne de la surface des fibres que ce soit en concentrique ou en excentrique. Dans cette étude, seules les fibres de type I montraient une hypertrophie après le pédalage en condition concentrique. De plus, les personnes recrutées montraient des réponses à l'entraînement très variables, du fait des différents stades d'avancement de leur maladie (BPCO). De la même manière, les différences d'hypertrophie entre les études peuvent s'expliquer par la différence de statut des

participant-es comprenant des personnes atteintes d'une maladie cardiorespiratoire à un stade avancé mais aussi des cyclistes s'entraînant à un niveau amateur pour un volume d'entraînement moyen d'environ dix heures par semaine. De plus, la diversité des techniques utilisées ne nous permet pas de comparer les études directement entre elles. Il apparaît donc difficile de tirer des conclusions à partir des différentes études à notre disposition, malgré les niveaux de tensions supérieurs développés lors des entraînements en pédalage excentrique, laissant présager d'une potentielle hypertrophie plus importante qu'après un entraînement en concentrique. De plus, les techniques utilisées dans ces études ne permettent pas de mettre en évidence des adaptations spécifiques de l'architecture musculaire à la suite d'entraînement en pédalage concentrique et excentrique. Cependant, une revue de littérature a mis en évidence la spécificité des adaptations architecturales entre les modes de contraction concentrique et excentrique pour des entraînements en force traditionnels (Franchi et al., 2017). Les auteurs résumant, que chez l'humain, à par une étude ne montrant aucune différence d'adaptation entre les modes de contraction (Blazevich et al., 2007), quatre autres indiquent que l'augmentation de l'angle de pennation serait supérieure après un entraînement en concentrique, alors que l'augmentation de la longueur des fibres musculaires serait plus grande après un entraînement en excentrique (Reeves et al., 2009, Franchi et al., 2014, 2015, Timmins et al., 2016). Une seule étude s'est intéressée à l'impact du pédalage excentrique sur l'architecture musculaire. Bien que la comparaison avec le pédalage concentrique n'ait pas été réalisée, les auteurs ont montré une augmentation de l'angle de pennation et de l'épaisseur des muscles vastus lateralis et rectus femoris (Leong et al., 2013). Dans cette étude, la longueur des fibres n'a pas été estimée bien que l'évaluation par échographie aurait pu le permettre.

A l'inverse des adaptations neuromusculaires, la capacité cardiorespiratoire maximale semble ne pas être impactée par l'entraînement en pédalage excentrique. En effet, quand il est réalisé à même puissance mécanique, la faible demande cardiorespiratoire provoquée par le pédalage excentrique ne semble pas suffisante pour induire une augmentation de la consommation maximale d'oxygène chez des personnes dites saines, comparées à un entraînement en pédalage concentrique (Huang et al., 2021). En effet, seules les études mises en place chez des personnes atteintes de maladies cardiopulmonaires (Inostroza et al., 2022) et vasculaires (Meyer et al., 2003, Gremeaux et al., 2010) ou des jeunes obèses (Julian et al.,

2018) ont montré une augmentation de la consommation maximale d'oxygène supérieure après un entraînement en excentrique comparé à un entraînement en concentrique. De manière similaire, le gain de puissance maximale aérobie, évaluée avec un test incrémental concentrique, serait supérieur après un entraînement concentrique comparé à un entraînement excentrique (Barreto et al., 2023), celle-ci étant directement associée à la capacité d'utilisation de l'oxygène.

II.2.3 Intérêt pour la prise en charge de patient-es

Bien que cette thèse ait débuté avec pour objectif de décrire les adaptations de la fonction neuromusculaire associée au pédalage excentrique. La lecture des premiers articles visant à étudier l'effet de la cadence en pédalage classique et la finalité sous-jacente d'application de ce modèle pour la rééducation de patient-es m'a poussé à prendre en compte la consommation d'oxygène et des paramètres subjectifs tel que la perception de l'effort ou la douleur musculaire. En effet, l'intérêt du pédalage excentrique, pour des personnes atteintes de maladies cardiorespiratoires ou âgées souffrant de déconditionnement physique, est la faible sollicitation cardiorespiratoire pour un niveau de puissance produit lors de cet exercice (Nickel et al., 2020). L'objectif pour ces personnes est bien souvent de maintenir ou retrouver une capacité fonctionnelle suffisante pour améliorer l'autonomie dans les activités journalières ou de diminuer le risque de chute (Lastayo et al., 2003, Guadagnin et al., 2022). De plus, malgré les dommages musculaires induits par les contractions excentriques, il est possible d'utiliser le pédalage excentrique en limitant les courbatures (Lastayo et al., 2014), en prenant en compte la perception de la douleur des participant-es et en augmentant progressivement l'intensité au début de l'entraînement. Il est, par exemple, possible de réaliser la première séance autour du premier seuil ventilatoire et d'augmenter la puissance jusqu'à 120% de PMA à la quatrième séance en limitant l'apparition de douleur musculaire au niveau des membres inférieurs et le taux de créatine-phosphokinase dans le sang chez des patient-es atteint-es d'insuffisance coronarienne (Pageaux et al., 2020). De plus, il a récemment été montré qu'il était possible de réaliser cet exercice dans un lit en position allongé (Palvin et al., 2022) ce qui permettrait de minimiser les effets d'un alitement prolongé (Convertino et al., 1997).

Lastayo et al. (2003) ont montré qu'un entraînement de onze semaines en pédalage excentrique chez des personnes âgées, augmentait la force des muscles extenseurs du genou,

améliorait les capacités d'équilibre lors de la descente de marche d'escalier et réduisait le risque de chute (Shumway-Cook et al., 2000), et ce, de manière plus importante qu'un programme de réhabilitation classique. Cette augmentation plus élevée de la force des extenseurs de genou après un entraînement en pédalage excentrique comparé à une période de réhabilitation classique, a aussi été mise en évidence chez des patient·es ayant subi une opération du ligament croisé antérieur (Gerber et al., 2009). Comparé à un entraînement en pédalage concentrique, l'entraînement en pédalage excentrique permettrait d'augmenter la distance couverte lors d'un test de marche de six minutes (Gremeaux et al., 2010, Besson et al., 2013, Casillas et al., 2016, Bourbeau et al., 2020 Inostroza et al., 2021). Cette distance reflète la capacité fonctionnelle, et est associée à la qualité de vie et à la longévité chez les personnes âgées et les patient·es atteint·es de maladies chroniques (Rasekaba et al., 2009). Même si la différence d'effet entre les modes de pédalage est faible (Barreto et al., 2023), le pédalage excentrique induirait une demande cardiorespiratoire et une sensation de dyspnée moindre, comparé au pédalage concentrique (Bourbeau et al, 2020, Inostroza et al., 2021), ce qui en fait un intérêt pour ces populations. De plus, Rappel et al., (2021) ont montré qu'une session d'exercice maximal intermittent en pédalage excentrique n'induisait pas de troubles posturaux alors que l'équilibre était perturbé après le même exercice réalisé en concentrique. Enfin, il a été montré que le pédalage excentrique était plus efficace que le pédalage concentrique réalisé à même consommation d'oxygène pour réduire la masse graisseuse chez des jeunes obèses (Julian et al., 2018). Ce résultat s'expliquerait par une consommation d'énergie plus importante pendant les périodes de repos lors d'un entraînement en excentrique comparé au concentrique (Paschalis et al., 2011).

RÉSUMÉ de la partie II.2., « Comparaison entre le pédalage excentrique et concentrique »

Développé dans les 1950, le pédalage excentrique a permis d'évaluer l'effet d'un exercice locomoteur essentiellement excentrique mettant en jeu les muscles du membre inférieur sur les réponses physiologiques et perceptives. Les réponses physiologiques et perceptives engendrées par le pédalage excentrique ont été comparées à celle induites par du pédalage concentrique. Lorsque l'intensité des exercices est définie au travers de la perception de l'effort et de la consommation d'oxygène, la puissance mécanique absorbée est, entre deux et six fois plus importante, comparée à celle produite en concentrique. Quand la comparaison entre le pédalage excentrique et concentrique est réalisée à même puissance mécanique alors, la réponse cardiorespiratoire, l'activité EMG, ainsi que la perception de l'effort sont nettement inférieures en pédalage excentrique. De même, pour une même puissance, la baisse de capacité fonctionnelle (c.-à-d., la baisse de moment maximal volontaire) n'est pas différente entre les modes de pédalage. De plus, les origines de cette baisse de force semblent indépendantes du mode de contraction, excepté une altération du couplage excitation-contraction (baisse plus importante du ratio dt_{10}/dt_{100}) observée à la suite du pédalage excentrique seulement. Par ailleurs, le pédalage excentrique constitue un stimulus intéressant pour développer la capacité fonctionnelle musculaire étant donné la spécificité de celui-ci permettant de produire une puissance mécanique supérieure au mode concentrique pour une demande cardiorespiratoire moindre. Cependant, le pédalage excentrique ne permettrait pas d'améliorer la capacité cardiorespiratoire maximale chez des personnes saines mais permettrait à des patient-es atteint-es de maladies cardiorespiratoires de réaliser un exercice physique sans induire de dyspnée, ce type d'exercice induirait des adaptations neuromusculaires et cardiorespiratoires et permettrait d'améliorer l'autonomie des patient-es. Il faut souligner qu'il est possible de limiter les courbatures associées à la contraction excentrique en augmentant la charge d'entraînement progressivement.

II.3 Effet de la cadence de pédalage

II.3.1 Préambule

Comme il a été évoqué précédemment, la puissance mécanique est le produit de la vitesse angulaire – qui renvoie directement à la cadence de pédalage – et du moment appliqué au niveau du pédalier. *De facto*, ces deux paramètres réagissent de manière opposée. Pour une puissance donnée, quand la cadence augmente, le moment diminue, et inversement. D'un point de vue biomécanique, la contraction musculaire va donc être modulée par la cadence. En effet, réduire la cadence entraîne une augmentation du temps sous tension des muscles à chaque coup de pédale, ainsi qu'une vitesse de contraction musculaire plus lente. De plus, pour une durée de pédalage donnée, réduire la cadence va induire un nombre de contractions musculaires plus faible. Cette partie va donc s'atteler à décrire les modulations physiologiques et perceptives induites par l'utilisation de différentes cadences pour une puissance mécanique fixe. Dans les chapitres qui vont suivre, le pédalage excentrique ne sera pas le seul modèle utilisé pour étudier l'effet de la cadence. En effet, l'étude de la cadence en pédalage excentrique reste à ce jour sommaire, et la compréhension de l'effet de la cadence sera d'abord présenté au travers du mode de pédalage concentrique.

L'intérêt pour l'étude de la cadence en pédalage classique vient d'abord d'une démarche de recherche de performance. La littérature a révélé l'existence de cadences dites « préférentielles ». La marque du pluriel n'est ici pas une erreur, puisque la cadence librement choisie est modulée par le contexte dans lequel celle-ci est relevée. En effet, la pente (Lucia et al., 2001), la fatigue (Lepers et al., 2000), le niveau d'entraînement (MacIntosh et al., 2000), la force musculaire des extenseurs du genou (Hansen et al., 2007) et la puissance mécanique (Ansley et Cangle, 2009) impactent le choix de la cadence. Cependant, alors que les coureur-euses choisissent naturellement une fréquence de foulée qui minimise la dépense énergétique (Snyder et Farley, 2011), excepté dans des cas de fatigue avancée et des conditions particulières (Vernillo et al., 2020), les cyclistes choisiraient naturellement des cadences plus élevées que la cadence optimale d'un point de vue énergétique (Brisswalter et al., 2000, Sarre et al., 2003). A partir de cette observation, un grand nombre d'études ont été menées pour essayer de comprendre comment et pourquoi la cadence préférentielle était choisie en fonction du contexte. Toutes ces études ont permis de décrire l'effet de la cadence de pédalage sur les modulations physiologiques et perceptives. Dans le cas du pédalage concentrique, et

particulièrement lorsqu'il sera question des altérations induites par une séance ou des adaptations à une exposition chronique, les termes « hautes » et « basses » cadences seront utilisés pour définir les cadences par rapport à la cadence préférentielle. En effet, la comparaison avec celle-ci est souvent prise par rapport à la cadence la plus utilisée par les cyclistes.

Pour le cas du pédalage excentrique, très peu d'études se sont intéressées à l'impact de la cadence. Cependant, les cadences utilisées dans les différentes études s'étendent généralement de 15 à 70 rpm (voir de 5 à 120 rpm, dans certains cas). Pour la plupart des études, le choix d'une cadence n'est pas justifié et semble arbitraire.

II.3.2 Réponses aiguës

II.3.2.A Pendant l'exercice

Le pédalage concentrique est médié par l'action d'une grande partie des muscles du membre inférieur (Ericson et al., 1985) et la majorité de la puissance est produite par les muscles extenseurs du genou et de la hanche. Le recrutement et les caractéristiques des fibres musculaires impliquées dans l'exercice vont donc impacter l'amplitude de la réponse physiologique. Ensuite, les réponses physiologiques et perceptives vont suivre de manière plus ou moins proche l'activité de ces muscles. En pédalage concentrique, la plupart des études rapportent une relation curvilinéaire entre la cadence et les paramètres physiologiques. Cette relation ressemblerait à un « U » ou un « J » mettant en évidence l'existence d'une cadence minimisant la réponse du paramètre étudié. Autrement dit, pour une même puissance mécanique (et ce sera toujours le cas pour le reste de la thèse), augmenter ou diminuer la cadence depuis l'optimale entraîne une augmentation des réponses physiologiques.

Cette relation curvilinéaire a été mise en évidence entre la cadence et l'EMG pour les muscles vastus lateralis, gluteus maximus, rectus femoris mais aussi pour le regroupement de l'activité d'un certain nombre de muscles (MacIntosh et al., 2000, Neptune et al., 1997, Marsh et Martin, 1993, 1995). Cette augmentation de l'EMG lorsque la cadence augmente ou diminue pourrait s'expliquer par deux mécanismes respectifs différents. Dans le cas d'une diminution de cadence, le moment appliqué sur les pédales augmente et de nouvelles unités motrices sont donc progressivement recrutées pour répondre au besoin de force. Ce phénomène suit donc la loi de Henneman. A l'inverse, dans le cas d'une augmentation de la

cadence, le moment appliqué sur les pédales diminue. Cependant, les fibres musculaires doivent s'activer et se désactiver plus rapidement pour répondre à une fréquence de pédalage accrue et éviter la co-contraction agoniste-antagoniste qui produirait un travail négatif. En fin de compte, plus d'unités motrices à gros diamètre et réponse rapide (Canepari et al., 2010) sont recrutées malgré une force nécessaire moins importante (Sargeant et al., 1994).

Parallèlement, la plupart des études retrouvent cette relation curvilinéaire entre la cadence et la consommation d'oxygène (Foss et Hallen, 2004, Brisswalter et al., 2000, MacIntosh et al., 2000, Lollgen et al., 1980, Shastri et al., 2019). Dans le cas des études ne mettant pas en évidence cette relation il apparaît que la fourchette des cadences testées en fonction des puissances mécaniques développées n'est pas assez étendue pour pouvoir observer complètement cette relation. Au final, l'existence de cette relation entre la cadence et les réponses physiologiques se révèle évidente (Ansley et Cangle, 2009).

Les différences de cadences « optimales » mises en évidence par la littérature, qu'elles minimisent la consommation d'oxygène ou l'activité musculaire s'expliquent par le contexte et les paramètres de chaque étude. Par exemple, Marsh et Martin (1993) montrent que la cadence optimale, d'un point de vue de la consommation d'oxygène, est plus basse d'environ 10 rpm pour des participants de niveau plus élevé lorsque l'exercice est réalisé à une même puissance absolue entre les deux groupes. De plus, l'impossibilité de mettre en évidence l'activation de tous les muscles dans leur globalité explique la différence de cadence optimale avec la consommation d'oxygène pour une puissance similaire.

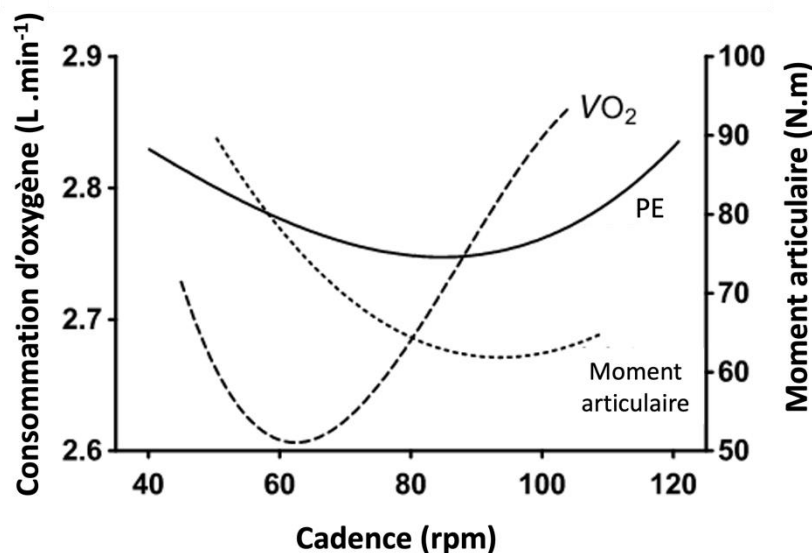


Figure 8 : Évolution des réponses physiologiques et perceptives en fonction de la cadence de pédalage en mode concentrique. Le graphique provient d'un assemblage de données récoltées dans différentes études à des puissances mécaniques similaires. Ici le moment articulaire reporté est similaire à l'activité EMG des muscles extenseurs du genou. Les données de perception de l'effort sont à la bonne échelle mais pas par rapport aux axes des ordonnées présentés de part et d'autre. Adaptée de Ansley et Cangley, (2009) dont les données ont été récoltées dans les études de Takaishi et al. (1998), Marsh et al. (2000) et Coast et al. (1986).

Ansley et Cangley (2009) ont tenté de regrouper les relations entre la cadence et certains fonctions physiologiques. Ils ont mis en évidence et proposé que la relation concernant la perception de l'effort représenterait un compromis entre les niveaux de tension articulaire (associés à l'activité EMG) et la consommation d'oxygène (Figure 8). En mettant en parallèle les études aux conditions expérimentales similaires, le croisement de ces courbes se ferait proche d'une cadence qui minimiserait la perception de l'effort et qui correspondrait à la cadence préférentielle. Comme la perception de l'effort résulte d'une copie d'efférence de la commande nerveuse volontaire vers les muscles actifs (Pageaux, 2016), il apparaît cohérent que la réponse perceptive suive une relation proche de celle observée pour l'EMG (Chen et al., 2004, Jameson et Ring, 2010, Marsh et Martin, 1998, Lollgen et al., 1980). Cependant, puisque la perception de l'effort représente la difficulté à entraîner le mouvement des pédales et à respirer (Marcora et al., 2010), il est possible que l'augmentation de la réponse perceptive puisse s'expliquer de manière différente pour les cadences haute et basse. Il est suggéré qu'à basse cadence le niveau de tension musculaire élevé, soit à l'origine de l'augmentation de la perception de l'effort alors qu'à haute cadence de pédalage, elle serait d'avantage expliquée

par une augmentation du stress respiratoire causé par l'augmentation de la fréquence des mouvements.

Comme la cadence préférentielle, ces cadences optimales augmentent avec la puissance mécanique (Ansley et Cangle, 2009) (figure 9). Augmenter la puissance mécanique induit une augmentation du nombre d'unités motrices recrutées ou de la fréquence de décharge de celles-ci et donc de l'EMG (Hug et al., 2004). Le recrutement supplémentaire d'unités motrices pour faire face à l'augmentation de la puissance suit la loi de Henneman. Parallèlement, des études réalisées *in vitro* ont montré que, bien que la consommation d'énergie augmentait avec la vitesse de contraction (Woledge 1998, Bottinelli et al., 1999), l'efficacité des fibres (c. à d. le niveau de travail par rapport à l'énergie dépensée) atteignaient un maximum à des vitesses différentes (He et al., 2000). Les fibres de type II posséderaient une efficacité optimale à des vitesses plus élevées que les fibres de type I (Canepari et al., 2010). Pris ensemble, ces éléments pourraient expliquer le décalage de cadence optimale vers des cadences plus élevées avec l'augmentation de la puissance.

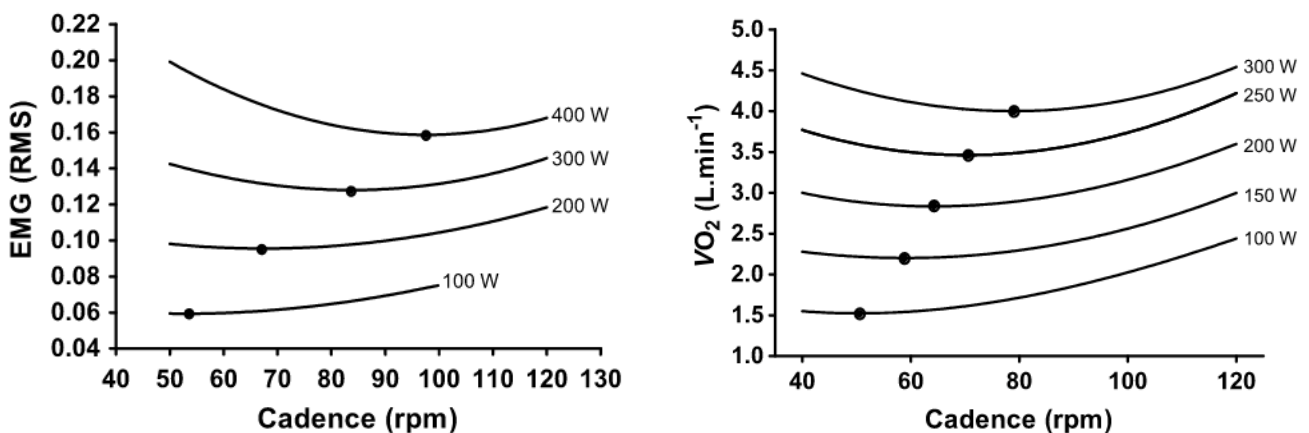


Figure 9 : Relation entre la cadence et l'EMG (à gauche) et la consommation d'oxygène (à droite) à différentes puissance mécanique en mode concentrique. On peut observer le décalage vers la droite des points représentant la cadence optimal avec l'augmentation de la puissance mécanique. Tirées respectivement de MacIntosh et al., (2000) et Coast and Welch, (1985)

En pédalage excentrique, l'impact de la cadence a peu été étudié. Pourtant la première étude réalisée sur le sujet laissait déjà présager d'un impact de celle-ci sur la fonction cardiorespiratoire. En effet, même si seulement deux participant-es ont pris part à l'expérimentation, les différentes cadences utilisées (25, 35 et 52 rpm) induisaient des

variations de consommation d'oxygène chez les deux participant·es. De plus, les variations de puissance induites par le montage des deux vélos dos à dos étaient inévitables. Les auteur·ices invitaient donc à approfondir les recherches concernant la cadence de pédalage (Abbott et al., 1952). Ces variations de consommation d'oxygène ont été mises à nouveau en avant pour plusieurs niveaux de puissance mécanique par Knuttgen et al. (1971a, b). Ces auteurs ont montré que la fréquence respiratoire et la fréquence cardiaque étaient aussi modulées avec la cadence (20, 60 et 100 rpm) chez deux participants. Un peu plus tard, avec l'étude de Wells et al., (1986), il semble se dégager le fait que résister à une cadence de 30 rpm entraînerait une consommation d'oxygène et une fréquence cardiaque plus importantes qu'à 60 et 90 rpm. Bien que cette différence ait été mise en avant pour des puissances mécaniques comprises entre 60 W et 180 W, cette étude n'a été réalisée que chez trois participants. Considérant le très faible nombre de participant·es, et même s'il semblerait que la cadence ait aussi un impact sur le système cardiorespiratoire en pédalage excentrique, il apparaît imprudent de tirer des conclusions de ces études. De plus, il est aussi impossible de mettre en évidence le phénomène de décalage de la cadence optimale vers des cadences plus élevées, observées en concentrique avec l'augmentation de la puissance. Cependant ces résultats ont été renforcés quelques années plus tard par une étude qui mettait pour la première fois en évidence un effet significatif de la cadence sur la consommation d'oxygène chez un nombre de participants plus important (Chung et al., 1999). Ce groupe de chercheur·euses a montré que la consommation d'oxygène et la fréquence cardiaque étaient plus élevées à 75 rpm comparé à une cadence de 55 rpm mais pas à une cadence de 35 rpm pour une puissance mécanique de 60 W.

II.3.2.B Altérations neuromusculaires

Lorsque l'exercice se prolonge, un certain nombre de mécanismes physiologiques se mettent en place pour répondre au maintien de la tâche, avec pour effet potentiel d'altérer la fonction neuromusculaire, évaluée après l'exercice. Comme les réponses physiologiques sont modulées par la cadence de pédalage, il a été supposé que la fonction neuromusculaire pourrait donc être impactée différemment en fonction de la cadence.

En concentrique, six études se sont intéressées à la variation de l'EMG lors d'exercices de pédalage prolongés. La plupart d'entre-elles ont pris comme marqueur la pente de l'EMG durant l'exercice pour pouvoir comparer l'effet des cadences sur l'augmentation de l'EMG (Takaishi et al., 1994, 1996 ; Bessot et al., 2006, 2008). Seules deux études ont comparé

directement l'évolution de l'EMG pendant les tâches de pédalage aux différentes cadences (Sarre et Lepers, 2005 ; Vercruyssen et al., 2009). Ces deux dernières études montraient une augmentation de l'EMG des muscles vastus lateralis, vastus medialis et rectus femoris pour les cadences les plus élevées (100 et 110 rpm) seulement, comparées aux cadences basses. Parallèlement, les études ayant choisi de comparer l'augmentation de l'EMG à différentes cadences montraient que celle-ci était plus importante lors des exercices réalisés à des cadences supérieures (Takaishi et al., 1996, Bessot et al., 2008) et inférieures (Takaishi et al., 1994, 1996 Bessot et al., 2008) à la cadence préférentielle, ou qu'elle ne différait pas entre les cadences (Bessot et al., 2006). Par exemple, deux études de Takaishi et al., (1994, 1996) ont montré que l'augmentation de l'EMG (l'inclinaison de la pente d'EMG) du muscle vastus lateralis était moins importante à des cadences de 70 et 80 rpm respectivement, par rapport à une fourchette de cadences allant de 40 à 100 rpm. Cette augmentation de cadence optimale, d'un point de vue de la minimisation de l'augmentation de l'EMG, entre ces deux études, s'expliquerait par le niveau d'entraînement des participants et les puissances plus élevées choisies pour la seconde étude. De plus, une activité accrue ou réduite des muscles antagonistes aux extenseurs du genou (biceps femoris) est mise en évidence pour des cadences supérieures (Bessot et al., 2006) et inférieures (Sarre et Lepers, 2005) comparées à la cadence préférentielle. L'augmentation de l'EMG des muscles antagonistes avec la cadence chez des participants entraînés en cyclisme pourrait s'expliquer par le besoin de maintenir l'inertie des pédales en réduisant les temps morts moteurs. A l'inverse, la diminution de l'EMG du biceps femoris à faible cadence pourrait s'expliquer par une réduction de la co-activation des muscles antagonistes pour réduire le travail négatif et maximiser le travail produit par les extenseurs du genou. Ces résultats semblent en cohérence avec les valeurs mesurées à un instant donné mettant en avant une contrainte plus importante sur la fonction neuromusculaire pour des cadences « hautes » et « basses » comparées à des cadences proches de la cadence préférentielle.

Concernant les marqueurs de fatigue évalués après l'exercice, toutes les études ne semblent pas refléter les différences de recrutement observées pendant l'exercice. Millet et Lepers, (2004) supposaient qu'utiliser une cadence différente de la cadence préférentielle, pourrait entraîner des altérations neuromusculaires spécifiques mises en avant par une diminution plus importante de la force maximale volontaire à ces cadences. Cette hypothèse

a été émise après qu'une étude ait montré qu'un exercice de pédalage à une cadence faible (50 rpm) induisait une plus grande déplétion en glycogène des fibres de type II comparé à une cadence élevée (100 rpm) (Ahlquist et al., 1992). Cependant, la baisse de moment mesuré avec une contraction maximale volontaire isométrique après l'exercice ne semble pas être impactée par la cadence de pédalage (Sarre et al., 2005 ; Lepers et al., 2001). De plus, ces études échouent à montrer des différences d'altérations nerveuses et périphériques entre les cadences utilisées. Les auteurs ont suggéré que des cyclistes entraînés pouvaient ajuster leur cadence dans une fourchette proche de celles habituellement utilisées pendant l'entraînement sans montrer une perte de force musculaire plus importante. De plus, ces deux études ont cherché à mettre en avant les altérations fonctionnelles au travers de contractions isométriques ce qui pourrait masquer d'éventuelles altérations à d'autres angles du genou ou pendant des contractions dynamiques. En effet, Clos et al. (2020) ont montré qu'une évaluation fonctionnelle au travers d'une contraction isométrique ne permettait pas de mettre en avant les différences de perte de force dynamique induites par des tâches concentriques et excentriques. Pour éviter cette limite, trois études ont réalisé des évaluations fonctionnelles dynamiques. Beelen et Sargeant, (1993) ainsi que de Araujo Ruas et al., (2011) ont respectivement réalisé des sprints sur cycloergomètre et des répétitions à la presse à quadriceps. Ces deux équipes ont montré une diminution des performances plus importante sur ces tests après un exercice de pédalage à des cadences élevées (100-120 rpm) comparées à des cadences basses (50-60 rpm). A l'inverse, une autre étude a montré une diminution de la hauteur de saut directement après l'exercice à basse cadence seulement (Marquez et al., 2009). Cependant, cette diminution de la hauteur de saut n'est plus observée lorsque l'équipe réalise une seconde mesure une minute après l'exercice. De plus, l'exercice proposé dans cette étude s'apparente plus à un échauffement (15 min à 35% de PMA) qu'à un réel exercice censé induire de la fatigue fonctionnelle. Il semblerait donc que lorsque l'intensité de l'exercice est suffisante, seuls les exercices réalisés à des cadences élevées induiraient des altérations plus importantes des performances musculaires dynamiques (Mater et al., 2021). Cependant, la plupart des études étudiant l'effet de la cadence en pédalage concentrique se sont portées sur des participants pratiquant le cyclisme. Il est donc possible qu'ils aient été confrontés pendant leur entraînement, à une grande palette de cadences, minimisant ainsi l'impact physiologique d'un changement par rapport à leur cadence préférentielle. De plus, il est important de prendre en compte l'écart avec la cadence préférentielle quand elle est intégrée aux

comparaisons avec d'autres cadences. En effet, certaines études définissent les cadences testées de manière arbitraire quand d'autres les fixent en pourcentages de la cadence préférentielle engendrant ainsi des écarts différents avec cette dernière. Hansen et Ronnestad, (2017) mettent en garde sur la terminologie utilisée par rapport à la puissance définie dans les études. En effet, une cadence de 80 rpm est définie comme préférentielle pour une puissance modérée mais apparaît comme basse lorsque la puissance est plus élevée (Ansley et Cangle, 2009). Par conséquent, le choix de la cadence est dépendant de la puissance mécanique.

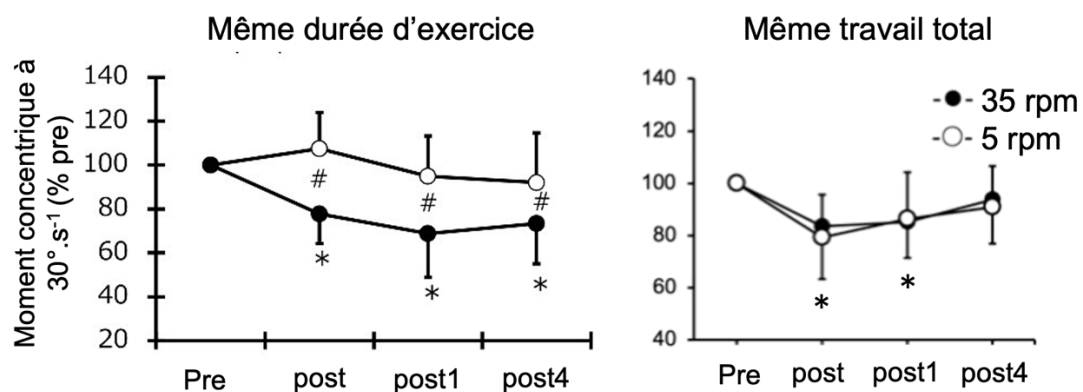


Figure 10 : Évolution du moment maximal volontaire concentrique (30°.s-1) après des exercices de pédalage excentrique maximaux réalisés à 5 et 35 rpm. La baisse de moment maximal concentrique était supérieure après l'exercice à 35 rpm pour une même durée d'exercice mais un travail total plus important (à gauche, Ueda et al. (2020)), et similaire entre les conditions pour un même niveau de travail total mais une durée d'exercice plus longue à 5 rpm (à droite, Ueda et al. (2023))

En pédalage excentrique, seulement deux études de la même équipe de chercheurs se sont intéressées aux potentielles différences d'altérations fonctionnelles induites par la cadence. La première étude comportait des efforts maximaux à des cadences de 5 et 35 rpm pendant cinq minutes. Dans ce contexte, l'exercice réalisé à une cadence de 35 rpm engendrait une puissance mécanique cinq fois supérieure (365 W vs 63 W) à celle de l'exercice réalisé à 5 rpm. En outre, seul l'exercice réalisé à 35 rpm induisait une diminution du moment mesuré lors de contractions maximales volontaires concentriques à 30 et 210 °.s⁻¹. Parallèlement, des douleurs musculaires reportées dans les jours suivant l'exercice n'étaient observées que dans la condition à 35 rpm (Ueda et al., 2020) (figure 10, à gauche). La seconde étude reprenait une partie du design expérimental de l'étude précédente en gardant la condition avec l'effort maximale de 5 minutes réalisée à 35 rpm. Les participants devaient ensuite réaliser un effort

maximal à une cadence de 5 rpm jusqu'à ce qu'ils aient atteint le même niveau de travail effectué lors de la condition à 35 rpm. Dans ce contexte, la durée de pédalage à 5 rpm était environ cinq fois plus longue. Cette fois, ni la diminution du moment mesuré lors de contractions maximales volontaires concentriques (à 30 et 210°.s⁻¹) et isométrique, ni les douleurs musculaires reportées n'étaient différentes entre les conditions (Ueda et al., 2023) (figure 10, à droite). Cependant, ces études ne nous permettent pas de savoir si le fait de moduler la cadence pour une même puissance mécanique sous-maximale, comme pour les séances proposées chez des patient·es, induirait des altérations neuromusculaires différentes.

II.3.2.C Emphase sur la contraction excentrique du muscle et de la fibre isolée à différentes vitesses.

Étudier l'effet de la cadence revient en quelque sorte à étudier l'effet de la vitesse de contraction musculaire. Les études sur chez l'humain ont utilisé le modèle de contractions monoarticulaires maximales. Cependant, le moment développé lors de contractions musculaires excentrique est généralement augmenté avec la vitesse de contraction lorsque les participant·es étaient familiarisé·es à la contraction excentrique (Chapman et al., 2006, 2008). Cela engendre donc par exemple, un travail total des fléchisseurs du coude plus important lors des exercices réalisés à haute vitesse de contractions. Dans ce contexte, il a été montré que les moments maximaux volontaires isométrique, concentrique et excentrique étaient diminués davantage après un exercice réalisé à 210 comparé à 30°.s⁻¹ (Chapman et al., 2006). Cependant, lorsque les participant·es n'étaient pas suffisamment familiarisé·es, ou que le nombre de contractions n'est pas assez important pour engendrer un niveau de travail total différent entre les conditions, la baisse de moment maximal volontaire était similaire (Paddons-Jones et al., 2005) ou supérieure (Barroso et al., 2010), lorsque l'exercice était réalisé à la vitesse de contraction la plus faible.

Cependant, Nogueira et al. (2012) rappellent qu'il est compliqué d'isoler un seul paramètre par session. En effet, les auteurs des études citées précédemment suggèrent que la vitesse de contraction, comme la durée totale sous tension (nombre de contractions multiplié par la durée de contraction), le travail total ou encore le nombre de contractions pouvaient avoir un impact sur la capacité de production de force. Bien que la comparaison avec des études sur la fibre ou le muscle isolé doit être faite avec prudence, elle pourrait permettre d'ajouter quelques informations aux études comparant les vitesses de contraction

lors d'exercices monoarticulaires. De plus, ces études peuvent isoler les caractéristiques d'exercices du fait de l'organisation expérimentale de leur protocole.

Brièvement, il est possible d'étirer un muscle ou une fibre musculaire alors qu'elle est contractée par un train de stimulation électrique (répétition de stimulations à une fréquence élevée). Ces études permettent d'étirer la fibre de manière contrôlée par rapport à leur longueur de repos (L_f , longueur de la fibre) à des vitesses déterminées en longueur de fibre par seconde ($L_f \cdot s^{-1}$). Une étude a montré qu'après 5 et 15 minutes d'étirement du muscle extensor digitorum longus de souris (EDL, contracté artificiellement) le moment maximal évoqué directement après l'exercice n'était pas différent entre les vitesses d'étirement (de 0,2 à 1 $L_f \cdot s^{-1}$) (McCully and Faulkner, 1986). Ce résultat a été répliqué pour des fibres de type II du muscle EDL de rats pour des vitesses allant de 0,5 à 4 $L_f \cdot s^{-1}$ après un seul étirement (Lynch and Faulkner 1998), pour le muscle sartorius de grenouilles après 60 étirements à des vitesses allant de 3 à 4 $L_f \cdot s^{-1}$ (Talbot and Morgan, 1998), et sur le muscle plantar flexor *in situ* de rats après 30 étirement à des vitesses angulaires de 50 et 600°. s^{-1} (Willems and Stauber, 2000). Toutes ces études ont contrôlé ces étirements pour engendrer une seule tension musculaire, qui différait entre les études. Une étude s'est intéressée à l'interaction entre la contrainte produit par l'étirement (entre 30 et 50% de contrainte maximale) et la vitesse de l'étirement (de 1 à 16 $L_f \cdot s^{-1}$) (Brooks and Faulkner, 2001). Cette étude a montré que le moment d'EDL de souris évoqué après l'exercice dépendait du niveau de contrainte appliqué au muscle. La baisse de moment évoqué augmentait avec le niveau de contrainte. En parallèle, les auteurs ont mis en évidence que cette baisse de moment était différente entre les vitesses de contraction mais seulement quand la vitesse dépassait 8 $L_f \cdot s^{-1}$ comparé au vitesse plus lente. Ces résultats suggèrent que la vitesse de contraction en mode excentrique, aurait un impact sur la perte de force musculaire dès lors que l'intensité (i.e. la contrainte) est élevée.

Cependant, l'objectif initial de ces études était d'analyser les dommages musculaires induis par différentes vitesses d'étirement. Cependant, la plupart des études citées précédemment ne mettent pas en évidence un effet de la vitesse de contraction pour les marqueurs de dommages musculaires tel que la baisse de force ou le taux de créatine kinase dans les jours suivant l'expérimentation. Toutes ces études reportent un nombre de fibres endommagées, voir ayant rompu avant la fin du protocole, plus important lors des conditions aux vitesses les plus élevées (Brooks and Faulkner, 2001).

II.3.3 Adaptations chroniques

Parce que les modes de pédalage concentrique et excentrique engendrent des réponses physiologiques et perceptives aigües différentes qui influencent directement les adaptations à la suite d'une période d'entraînement, il est possible que, maintenir une cadence donnée pendant une période d'entraînement, induise des adaptations physiologiques spécifiques. Historiquement et empiriquement, les entraîneurs en cyclisme proposent des séances spécifiques d'entraînement durant lesquelles l'objectif est de maintenir une cadence plus basse que la cadence préférentielle à une puissance mécanique modérée à haute sur des périodes allant de 5 à 20 minutes (Hansen et Ronnestad, 2017). Le peu d'études ayant évalué les adaptations physiologiques à la suite d'entraînements à différentes cadences de pédalage montrent des résultats très hétérogènes.

Concernant les adaptations de la fonction neuromusculaire, seulement deux études ont comparé directement plusieurs cadences (Kristoffersen et al., 2014, Gergley et al., 2011). Il semblerait que, bien que pédaler à 40 rpm pendant 12 semaines soit considéré comme un entraînement à basse cadence, aucun gain en force n'ait été constaté sur les performances de force évaluées au travers de mouvements de musculation analytique (leg press et leg extension)(Kristoffersen et al., 2014). Hansen et Ronnestad, (2017) ont suggéré que le faible impact d'un entraînement à basse cadence sur les gains de force serait dû aux niveaux de force relativement faibles développés par rapport à la capacité maximale de production de force du membre inférieur. En effet, les exercices à basses cadences proposés dans ces études ont été réalisés lors de sessions allant de 20 min à 5x6 min. Par conséquent, les séances seraient plus proches d'un exercice d'endurance que d'un entraînement visant à améliorer la force maximale. En effet, réaliser des exercices de plus courte durée à des puissances mécaniques plus importantes s'apparenterait plus à un entraînement en force. Dans ce contexte, Koninckx et al., (2010) ont comparé 12 semaines de d'entraînement en sprint à basse cadence (80 rpm pour environ 825 W sur 12 tours de pédales) avec un entraînement conventionnel en force des extenseurs du genou. Bien que les auteurs n'aient pas constaté d'amélioration de la force évaluée au travers d'une contraction maximale isométrique, la puissance maximale pendant un sprint de 5 secondes avait augmentée après les périodes d'entraînement à basse cadence sans différence avec l'entraînement en force. Cependant, malgré le fait qu'une force élevée ait été appliquée sur les pédales, l'entraînement en sprint à faible cadence n'a pas amélioré la

contraction maximale volontaire isométrique. Ce résultat renforce l'idée que, dans la mesure du possible, les évaluations de la performance neuromusculaire doivent être réalisées par le biais de tests fonctionnels (par ex., sprint sur vélo, saut vertical) et ce, à des vitesses et modes de contraction similaires (Roig et al., 2009, Clos et al., 2020). Enfin, sur le modèle des exercices d'endurance, Gergley et al., (2011) ont comparé l'effet de différentes cadences associées à un entraînement combiné en force. Ils ont montré que la force du membre inférieur était améliorée seulement pour le groupe ayant pédalé à basse cadence.

Comme le pédalage concentrique, même réalisé à cadence basse, ressemble plus à un entraînement en endurance qu'un entraînement en force, il est possible que des adaptations de nature cardiorespiratoire diffèrent entre les cadences proposées. Il s'avère cependant que les résultats sont tout autant hétérogènes que pour les adaptations neuromusculaires. En effet, en comparant des entraînements réalisés à plus ou moins 20% de la cadence préférentielle (sans comparaison avec celle-ci), Whitty et al., (2016) ont montré des augmentations de puissance maximale aérobie et de consommation maximale d'oxygène similaires entre les cadences. Bien que ces résultats aient été confirmés par Ludyga et al., (2016) et Tomabechi et al., (2018), ils contrastent avec l'étude de Paton et al., (2009) qui montrait une augmentation de puissance maximale aérobie plus importante pour le groupe entraîné à basse cadence. Qui plus est, Kristoffersen et al., (2014) n'ont montré d'augmentation de la consommation maximale d'oxygène que pour un groupe entraîné à cadence préférentielle et pas à basse cadence. De la même manière, d'autres tests associés à la performance en endurance montrent des résultats contradictoires entre les études (Hirano et al., 2015, Nimmerichter et al., 2012). Encore une fois, il est nécessaire de rappeler que la puissance mécanique utilisée définit si la cadence peut être considérée comme basse ou haute. En effet, les durées et intensités d'exercice, ainsi que les cadences de pédalage et les durées d'interventions sont très variables entre les études. De plus, les sessions de pédalage à des cadences spécifiques différentes de la cadence préférentielle remplacent ou s'additionnent à l'entraînement de participants déjà tous cyclistes. Il n'apparaît donc pas clairement d'évidence quant à l'effet de la cadence sur les adaptations chroniques en pédalage concentrique.

Comme le pédalage excentrique permet de produire plus de puissance mécanique que le mode concentrique, il s'apparente plus à un entraînement en force (Peñailillo et al., 2022).

Il est possible de réduire la cadence jusqu'à 15, voir 5 rpm en excentrique. Pris ensemble, ces observations supposent qu'un entraînement en excentrique à basse cadence permettrait de réaliser des entraînements à des niveaux de force beaucoup plus importants que ce qu'il est possible de faire en pédalage concentrique. Cependant, aucune étude ne s'est intéressée à l'impact d'une exposition prolongée à différentes cadences en pédalage excentrique.

RÉSUMÉ de la partie II.3., « Effet de la cadence de pédalage »

L'effet de la cadence de pédalage sur les réponses physiologiques a été largement étudiée en mode concentrique. Pour une puissance donnée, ralentir la cadence engendre une augmentation du moment appliqué sur les pédales, et vice-versa. Ces changements ont pour conséquence de moduler les réponses physiologiques et perceptives. Il existe une cadence de pédalage optimale spécifique qui minimise chaque réponse, dans un contexte donné. Ainsi, ralentir ou accélérer la cadence de pédalage, entraîne une augmentation des réponses physiologiques et perceptives. En pédalage concentrique, à une puissance donnée, la cadence qui minimise la perception de l'effort se rapproche de la cadence préférentielle, c'est-à-dire celle qui est choisie de manière spontanée. Ce choix se ferait par un compromis entre la cadence qui minimise la consommation d'oxygène et celle qui minimise l'activité EMG des muscles du membre inférieur. Bien que la cadence module les réponses lors de l'exercice concentrique, les résultats divergent quant à l'impact de la cadence sur la baisse ou l'augmentation de la capacité fonctionnelle respectivement après un exercice aigu ou une période d'entraînement, respectivement.

Concernant le pédalage excentrique, très peu d'études se sont intéressées à l'effet de la cadence alors que la première étude en pédalage excentrique (Abbott et al., 1952) a montré que celle-ci pouvait moduler la consommation d'oxygène. Par conséquent, il est difficile de mettre en avant des relations entre la cadence et les réponses physiologiques comme c'est le cas en pédalage concentrique. De plus, alors que seulement deux études ont évalué l'effet de la cadence sur la fatigue fonctionnelle, celles-ci ont utilisé un exercice pédalage excentrique à intensité maximale. Enfin, aucune étude sur l'entraînement n'a encore été menée pour comparer l'impact de différentes cadences sur la fonction neuromusculaire.

III Problématique

Par les réponses physiologiques spécifiques qu'engendre le pédalage excentrique, ce mode d'exercice locomoteur est particulièrement intéressant pour la réhabilitation de patient-es atteint-es de pathologies cardiorespiratoires. Des études récentes ont permis de comparer les réponses physiologiques avec un exercice de pédalage concentrique, lorsque l'intensité de l'exercice est définie au travers de la puissance mécanique, la consommation d'oxygène ou encore la perception de l'effort. Cependant, alors qu'il a été montré que la cadence avait un effet sur les réponses physiologiques en pédalage concentrique, très peu d'études se sont intéressées à cette caractéristique d'exercice en pédalage excentrique. De plus, la fourchette étroite de cadences testées ainsi que le faible nombre de participant-es recruté-es dans beaucoup d'entre elles, rendent les résultats difficiles à interpréter. Ainsi, la première étude de cette thèse avait pour objectif de décrire les relations entre la cadence de pédalage en excentrique et différents paramètres physiologiques. Dans cette étude, la fonction cardiorespiratoire, l'activité EMG ainsi que la perception de l'effort, ont été évaluées pour les cadences de 30, 45, 60, 75 et 90 rpm, à deux puissances mécaniques de 40 et 60% de PMA. Nous avons émis l'hypothèse que des relations semblables (courbes en U) au pédalage concentrique existaient, avec le mode de pédalage excentrique. Nous supposons que nous trouverions autant de cadences optimales que de paramètres étudiés, et que celles-ci augmenteraient avec la puissance mécanique.

Comme il a été exposé par Lastayo et al., (2014), l'entraînement en pédalage excentrique peut-être réalisé en limitant les dommages musculaires et la fatigue fonctionnelle (Peñailillo et al., 2013) associés à la contraction excentrique chez des personnes non familiarisées. En considérant l'état de déconditionnement de certain-es patient-es rencontré-es en centre de réhabilitation, deux équipes de chercheurs ont voulu justifier le choix de la cadence de pédalage par la minimisation des dommages musculaires (Besson et al., 2013, Laroche et al., 2013). Ils ont proposé d'utiliser une cadence de 15 rpm d'après une étude précédente, qui évaluait les altérations neuromusculaires après une série de contractions maximales volontaires en excentrique réalisées à différentes vitesses angulaires au niveau des muscles extenseurs du coude (Chapman et al., 2006). Les auteurs suggéraient que des contractions « lente » induiraient des dommages musculaires plus faibles que les contractions musculaires « rapides ». Cependant, cette étude s'est intéressée à des contractions maximales, ce qui, pris sur toute la durée de l'exercice, engendrait un niveau de

travail sept fois supérieur lors de la condition avec les contractions les plus rapides. Cette différence de travail total au cours de la séance a pu avoir un impact sur les altérations engendrées par les exercices (Mavropalias et al., 2020). En parallèle, deux études sur le pédalage excentrique ont conforté ces résultats pour des exercices maximaux réalisés à 5 et 35 rpm (Ueda et al., 2020, 2023). Dans la première, réalisée à même durée d'exercice, comme la puissance mécanique absorbée était supérieure à la cadence la plus élevée, le niveau de travail total était supérieur, ce qui a induit une fatigue fonctionnelle (i.e. baisse de moment maximal volontaire) et des dommages musculaires plus importants. Dans la seconde étude, l'exercice à la cadence la plus basse était maintenu jusqu'à ce que la quantité de travail soit similaire. Dans ce cas, la fatigue fonctionnelle et les dommages musculaires n'étaient pas différents entre les conditions. Cependant, ces exercices ne reflètent pas les séances proposées en réhabilitation pour des patient·es. En effet, les exercices réalisés à des intensités maximales sont déconseillés pour les personnes déjà fragilisées par leur pathologie. Dans ce contexte, l'objet de la seconde étude de cette thèse était de comparer les altérations neuromusculaires induites par différentes cadences lors d'un exercice de pédalage excentrique de 30 minutes, réalisé à 60% de PMA. Nous avons émis l'hypothèse qu'une cadence de 30 rpm induirait des réponses physiologiques et perceptives plus importantes qu'à 60 rpm, sans pour autant induire une fatigue fonctionnelle plus importante.

Du fait de l'intensité des exercices proposés en réhabilitation, le pédalage concentrique, même réalisé à basse cadence, s'apparente plus à un exercice de type aérobie (Peñailillo et al., 2022). En effet, bien qu'il soit possible de baisser la cadence de pédalage pour exercer des niveaux de force supérieurs à une cadence de pédalage préférentielle, la difficulté à maintenir un haut niveau de puissance mécanique limite les adaptations neuromusculaires (Hansen et Ronnestad, 2017). Comme le pédalage excentrique se montre prometteur pour développer la fonction neuromusculaire (Barreto et al., 2023), maximiser les moments appliqués sur les pédales pourrait induire des gains de force plus importants lors d'une période d'entraînement. Notre troisième étude a donc eu pour objectif de comparer l'effet de la cadence (30 vs 60 rpm) lors d'un entraînement de 6 semaines en pédalage excentrique, réalisé à même puissance mécanique, sur les adaptations fonctionnelles. Nous avons émis l'hypothèse que pédaler à une cadence plus faible (30 rpm), induirait une amélioration plus

importante de la fonction neuromusculaire comparé à la cadence habituellement étudiée en excentrique (60 rpm) (figure 11).

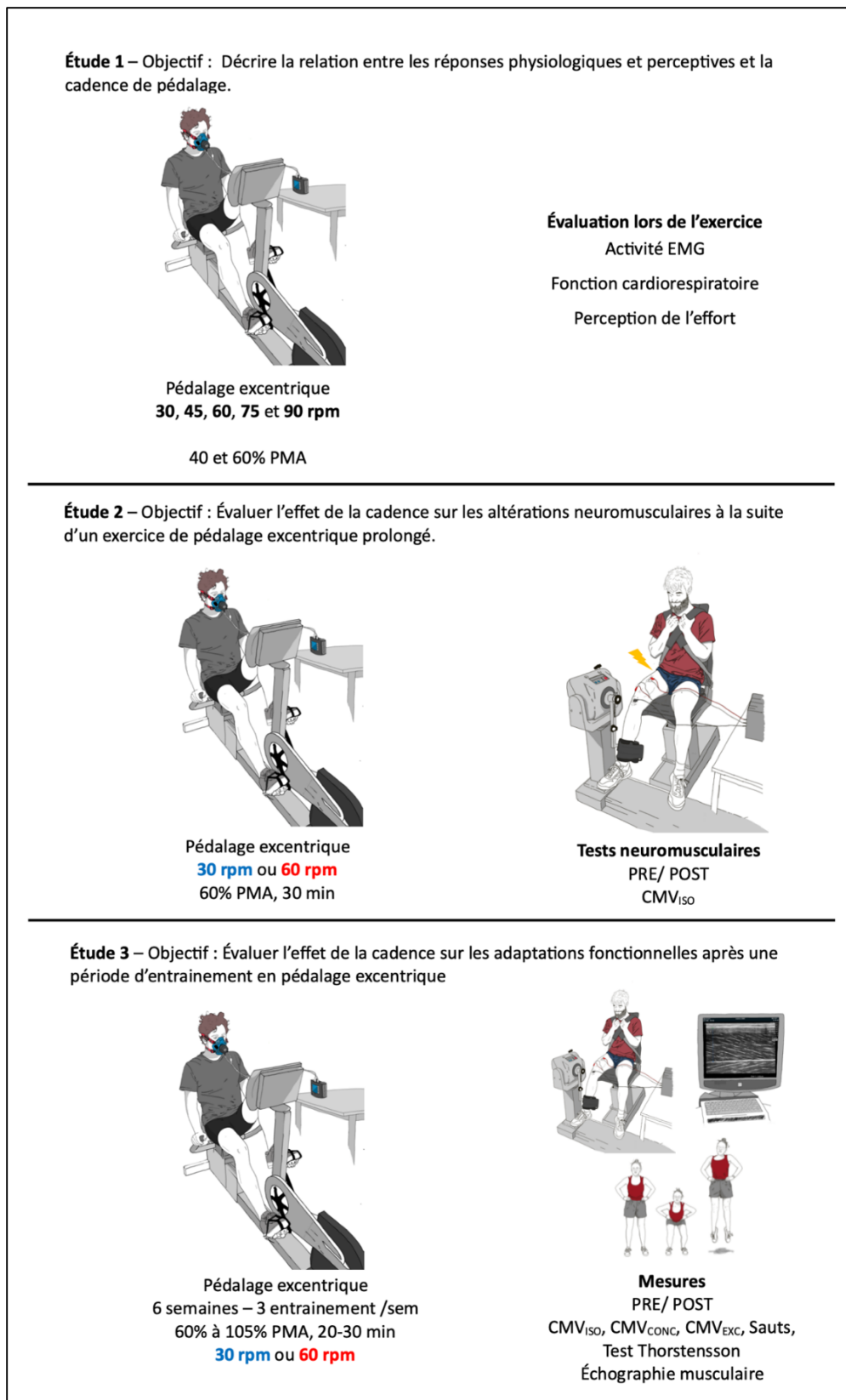


Figure 11 : Objectifs et protocoles expérimentaux généraux du travail de thèse.

IV Méthodes

IV.1 Caractéristiques des exercices

Tous les exercices de pédalage excentrique étaient réalisés sur un cycloergomètre semi-allongé (Cyclus 2, Cyclus GmbH, Leipzig, Allemagne). Les participant·es devaient retenir le mouvement des pédales à la cadence qui leur était demandée alors que la puissance était fixée par l'expérimentateur grâce au mode « isoload ». La position sur le vélo était définie lors de la première séance, quelque-soit l'étude, pour que les participant·es soient le plus confortable possible. Ensuite, la position restait la même durant toutes les sessions de pédalage.

Pour l'étude 1, les puissances étaient fixées respectivement à 40 et 60% de PMA concentrique, pour les deux sessions expérimentales. Les participant·es devaient maintenir une cadence définie aléatoirement pendant 5 minutes et bénéficiaient d'environ 3 minutes de récupération avant la suivante. Les cinq cadences utilisées dans cette étude égales à 30, 45, 60, 75 et 90 rpm.

Pour l'étude 2, l'exercice durait 30 minutes et l'intensité était fixée à 60% de PMA concentrique, quelque-soit la condition expérimentale. Chaque personne recrutée réalisait de manière randomisée deux sessions expérimentales à des cadences de 30 et 60 rpm.

Pour l'étude 3, les participant·es prenaient part à 18 séances d'entraînement réparties sur 6 semaines, soit 3 séances par semaine. La durée des séances était initialement fixée à 20 minutes durant la première semaine et augmentait à 30 minutes pour les semaines suivantes. Lors des deux premières semaines, la puissance était fixée à 60% de PMA puis augmentait de 15% de PMA chaque semaine jusqu'à la cinquième semaine à 105% de PMA jusqu'à la fin de la période d'entraînement (Tableau 1). Chaque participant·e ne pédalait qu'à la cadence associée à son groupe durant toute la durée de l'expérimentation, c'est-à-dire soit à 30 rpm, soit à 60 rpm.

	Intensité	Temps
Semaine 1	60% de PMA	20 minutes
Semaine 2	60% de PMA	30 minutes
Semaine 3	75% de PMA	30 minutes
Semaine 4	90% de PMA	30 minutes
Semaine 5	105% de PMA	30 minutes
Semaine 6	105% de PMA	30 minutes

Tableau 1 : Évolution de la puissance mécanique et de la durée des séances lors de l'expérimentation entraînement (étude 3).

IV.2 Organisations temporelles et familiarisations

Lors de l'étude 1, les participant.es bénéficiaient de deux périodes de familiarisation permettant de s'assurer de leur capacité à maintenir les cadences attendues sans observer de variations de plus de 2 rpm. La première familiarisation était réalisée lors de la session servant à déterminer la PMA. Les participant.es devaient pédaler 3 minutes à chaque cadence à une intensité de 60% de PMA séparé par 2 minutes de récupération. La deuxième familiarisation était réalisée dans les mêmes conditions que les sessions expérimentales à une intensité de 60% de PMA, c'est-à-dire pendant 5 minutes par cadence et séparées de 3 minutes de pause. Lors de l'étude 2, les participant.es réalisaient une session de familiarisation comportant deux périodes de pédalage de quinze minutes par cadence (c.-à-d., 2 x 15 min) séparées par 5 minutes de récupération. Pour l'étude 3, une familiarisation de 15 minutes était réalisée à la cadence associée au groupe auquel les participant.es étaient attribué.es.

Pour les études 1 et 2, toutes les sessions de familiarisation et d'expérimentation étaient espacées respectivement par une à deux semaines et trois à quatre. Pour l'étude 3, un délai de 7 à 10 jours était placé entre la familiarisation et l'évaluation de la fonction neuromusculaire avant le début de l'entraînement.

Dans toutes les études (figure 12), la familiarisation avait pour but d'apprendre le mouvement du pédalage excentrique. Ainsi les participant.es pouvaient maintenir les cadences demandées plus facilement dès la première session expérimentale. De plus, elles permettaient d'induire un effet protecteur induit après la première séance d'excentrique (Penailillo et al., 2013). Elle permettait pour l'étude 1 de réduire les altérations induites par les

sessions expérimentales qui représentaient 25 minutes de pédalage au total. Pour l'étude 2, comme l'effet de la cadence sur l'effet répété n'est pas connu, il était nécessaire d'exposer les participant-es aux deux cadences en amont des sessions expérimentales dont l'ordre était randomisé. Pour l'étude 3, elle permettait de commencer l'entraînement en réduisant les courbatures.

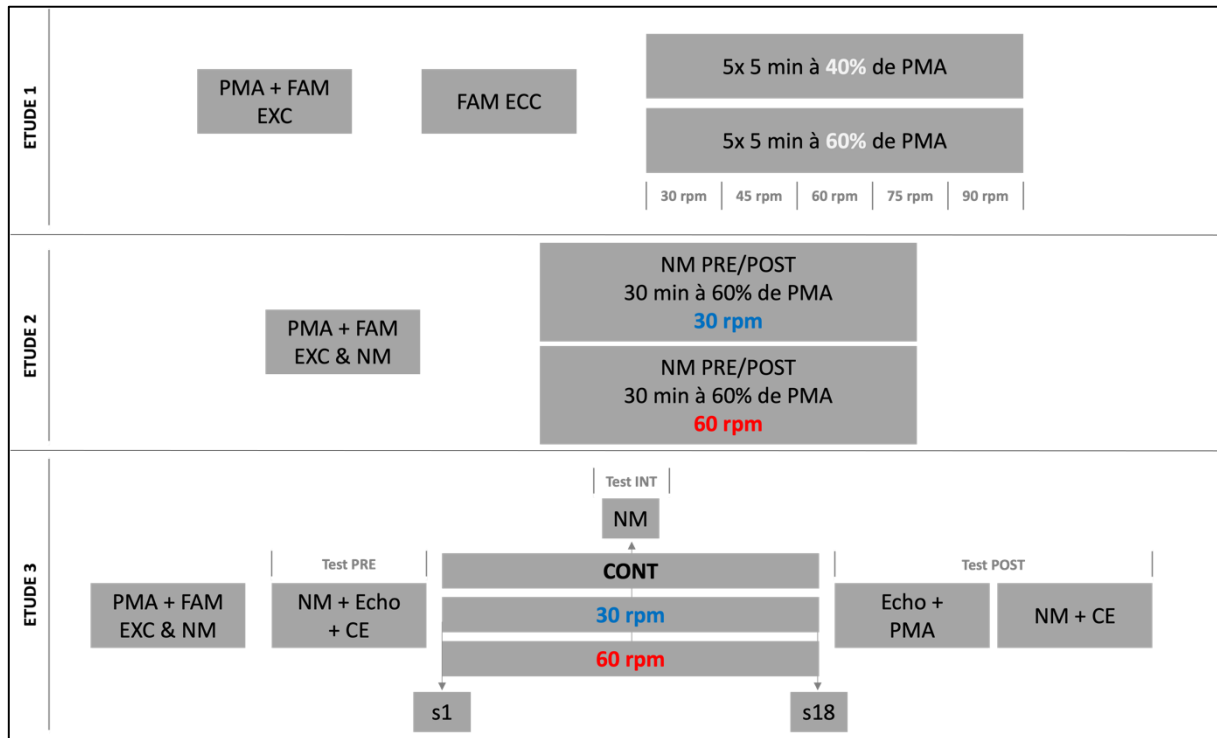


Figure 12 : Organisation des différentes sessions réalisées lors des trois études. Les proportions ne reflètent pas la temporalité de chacune des sessions et des périodes d'entraînement et de récupération. PMA = test incrémental concentrique visant à évaluer la puissance maximale aérobie ; FAM = familiarisation ; EXC = pédalage excentrique, réalisé à 30 ou 60 rpm respectivement ; NM = évaluation de la fonction neuromusculaire : CE = efficacité de pédalage ; ECHO = échographie musculaire.

IV.3 Évaluation de la fonction neuromusculaire

IV.3.1 Procédure générale

Pour l'étude 2 et une partie de l'étude 3, la baisse du moment maximal volontaire isométrique servait de marqueur de fatigue fonctionnelle à la suite d'une séance de pédalage. A l'inverse, dans l'étude 3, l'augmentation du moment lors d'une contraction maximal volontaire isométrique (CMV_{ISO}) mais aussi lors de contractions isocinétiques excentriques (CMV_{EXC}) et concentriques (CMV_{CONC}) après la période d'entraînement reflétaient l'adaptation neuromusculaire globale. Dans les études 2 et 3, les CMV_{ISO} étaient réalisées en position assise avec un angle de genoux de 90° (0° correspondant à l'extension complète de la jambe) (Figure

13). Dans le cas de l'étude 3, la procédure d'étude de la fonction neuromusculaire était prolongée avec des contractions isocinétiques. Dans la même position que pour les CMV_{ISO} , les participant·es effectuaient des CMV_{CONC} et des CMV_{EXC} avec une amplitude de mouvement de 90° et à une vitesse de $60^\circ \cdot s^{-1}$. L'amplitude était déterminée lors de la familiarisation par rapport à l'extension complète du genou dans une fourchette comprise entre $105-95^\circ$ pour la partie supérieure et $15-5^\circ$ pour la partie inférieure.



Figure 13 : Contraction maximale volontaire réalisée sur l'ergomètre isocinétique. L'activité EMG des muscles vastus lateralis et rectus femoris est enregistrée par un module biopac.

De plus, un test de Thorstensson était réalisé pour évaluer la résistance à la fatigue avant et après l'entraînement (étude 3) et parce qu'il est corrélé à la proportion de fibres musculaires de type I et II (Thorstensson et Karlsson, 1976). Brièvement, dans la même configuration que les contractions volontaires maximales dynamiques, les participant·es devaient répéter cinquante MVC_{CONC} à $180^\circ \cdot s^{-1}$. Ils avaient pour consigne de fournir un effort maximal sans se ménager lors de chaque action concentrique d'extension du genou et de relâcher leur jambe pour la flexion lors du retour à la position de départ.

Enfin, des tests de sauts permettaient de compléter l'évaluation neuromusculaire avec des tests fonctionnels. Les participant·es effectuaient trois sauts de type squat-jump (SJ) et contremouvement-jump (CMJ) séparés par une récupération d'une minute (figure 14). Les mains devaient être maintenues sur les hanches, et les sauts réalisés à partir d'une position

statique debout, jambes tendues pour les CMJ et jambes pliées à 90° pour les SJ. Les participant-es avaient pour consigne de sauter le plus haut possible. Les performances de saut étaient évaluées à l'aide de l'application « My jump » sur Iphone 7 (Apple Inc., USA)(Balsalobre-Fernández et al., 2015).

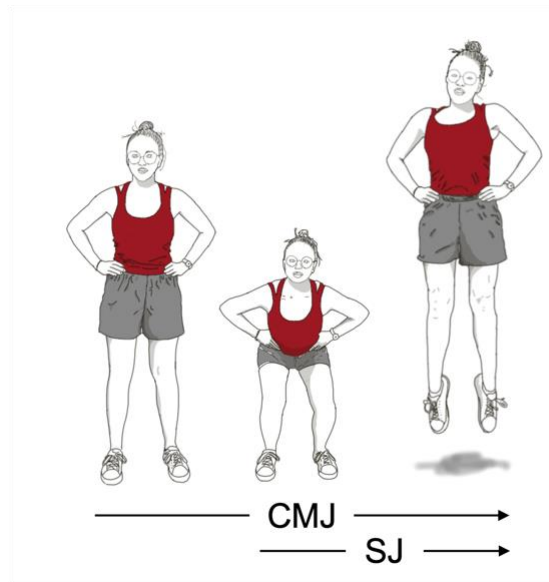


Figure 14 : Test de détente verticale. Le contremouvement jump (CMJ) est réalisé départ jambes tendues et le squat jump (SJ) commence avec les jambes fléchies à 90° pendant 2 secondes avant de réaliser l'impulsion.

Excepté le test de Thorstensson, tous les tests visant à évaluer la fonction neuromusculaire étaient réalisés deux fois. Un troisième essai était réalisé si un écart de plus de 5% séparait le moment des deux premières contractions ou la hauteur des premiers sauts, et la meilleure valeur était gardée pour l'analyse.

IV.3.2 Évaluation des mécanismes nerveux

Le niveau d'activation volontaire ainsi que la quantité de commande nerveuse maximale pour chaque muscle révélait l'impact d'une séance (étude 2 et 3) et de l'entraînement (étude 3) sur la fonction nerveuse.

Pour l'évaluation du niveau d'activation volontaire, les participant-es effectuaient une contraction maximale volontaire des extenseurs du genou avec leur jambe droite durant laquelle une double stimulation (ou doublet) surimposée à 100Hz était délivrée. La réponse mécanique de cette stimulation surimposée était comparée à celle obtenue à l'aide d'un

doublet à 100Hz évoqué au repos, directement après la contraction. Le niveau d'activation volontaire (VAL) était calculé grâce à la formule de Strojnik et Komi (1998).

$$VAL = \left(1 - \left(\left(\frac{MVCstim}{MVC} \right) \times \left(\frac{Dtsup}{Dt100} \right) \right) \right) \times 100$$

Dans cette formule, MVCstim renvoie à la valeur de moment lors de la stimulation surimposée, MVC au moment maximal volontaire (idéalement le même que MVCstim), Dtsup au moment évoqué par la stimulation surimposée, et Dt100 au moment évoqué par la stimulation au repos après la contraction.

La quantité de commande envoyée aux muscles vastus lateralis et rectus femoris lors des contractions maximales isométriques était estimée par le ratio entre la RMS de l'EMG et l'amplitude de l'onde-M. L'activité EMG était enregistrée pendant 500 ms autour du moment maximal volontaire (Place et al., 2007).

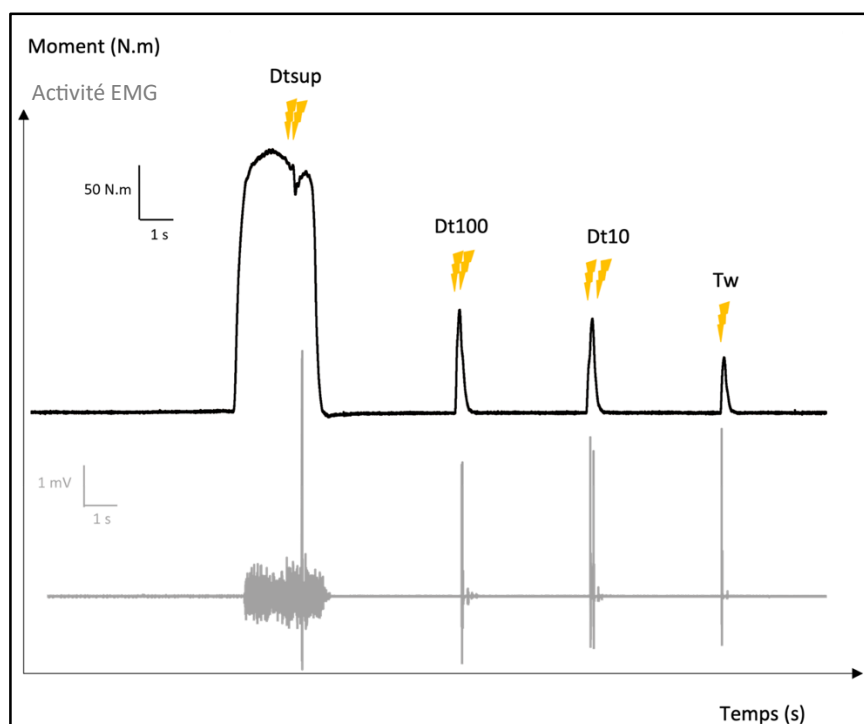


Figure 15 : Tracés typiques du moment musculaire et de l'activité EMG mesurés lors d'un test neuromusculaire des muscles extenseurs du genou. Les éclairs représentent les stimulations appliquées au niveau du nerf femoral.

IV.3.3 Évaluation contractile

IV.3.3.A *Moment évoqué et onde-M*

Les participant·es effectuaient des contractions maximales volontaires isométriques des extenseurs du genou avec leur jambe droite durant lesquelles ils étaient fortement encouragés. Une double stimulation (ou doublet) surimposée à 100Hz (dt100 sup) était délivrée pendant la contraction maximale volontaire isométrique. De plus, directement après la contraction, deux doublets à 100Hz et 10Hz (dt100 et dt10, respectivement) ainsi qu'une simple stimulation (tw, twitch) étaient délivrés au repos automatiquement avec un délai de 4 secondes (figure 15). Les stimulations électriques percutanées étaient appliquées à l'aide d'un stimulateur à courant constant haute tension (modèle DS7AH, Digitimer, États-Unis) via une cathode sphérique (0,5 cm de diamètre), recouverte de coton pour réduire la douleur et appliquée manuellement par l'expérimentateur sur le nerf fémoral à l'aide d'un stylet. Une anode autocollante (8 × 4 cm) était placée dans la fosse glutéale. L'intensité de la stimulation était progressivement augmentée jusqu'à ce que le moment évoqué et les réponses de l'onde M des muscles vastus lateralis et rectus femoris atteignent un plateau. Nous avons ensuite utilisé 150 % de cette intensité (avec des impulsions électriques d'une durée de 500 µs et une tension de 400 V) pour évaluer les caractéristiques de l'onde-M (M_{MAX}) et les propriétés contractiles associées en s'affranchissant des modulations d'excitabilité axonale (Rodriguez-Falces et Place, 2018).

IV.3.3.B *Architecture musculaire par échographie*

Les participant·es étaient allongé·es sur le dos avec la jambe droite en extension complète au repos. L'architecture musculaire était évaluée sur les muscles vastus lateralis et rectus femoris de la jambe droite (figure 14). La mesure était réalisée au milieu de la longueur musculaire par rapport aux deux jonctions musculo-tendineuses médiale et distale de chaque muscle. Une sonde de 5 cm de large était orientée parallèlement au trajet du muscle, jusqu'à ce que les deux aponévroses soient parallèles et que le plus possible de fibres soient visibles. Trois images de chaque muscle étaient enregistrées pour une analyse postérieure. L'épaisseur musculaire ainsi que l'angle de pennation étaient directement mesurés sur l'image. La longueur des fibres était estimée à grâce à l'angle de pennation et l'épaisseur musculaire en supposant que les aponévroses étaient parallèles sur toute la longueur du muscle. Pour chaque image, un nombre maximal de fibres était analysé. Les données étaient ensuite moyennées par image

puis par muscle. Cependant, les données d'angle de pennation et de longueur de fibres du rectus femoris n'ont pas été gardées pour l'analyse car les fibres n'étaient pas réellement visibles.



Figure 16 : Évaluation de l'architecture musculaire des muscles vastus lateralis et rectus femoris. La jambe droite était placée en extension complète et la mesure réalisée au milieu des chefs musculaires grâce à la sonde.

IV.3.3.C Enregistrement des réponses lors de l'exercice

IV.3.3.C.a Réponses physiologiques

IV.3.3.C.a.i Activité musculaire

L'activité EMG des muscles du membre inférieur était enregistrée lors des tâches de pédalage excentrique pour les études 1 et 2. Des unités EMG bipolaires sans fil étaient fixées sur des électrodes positionnées sur le ventre des muscles sur la partie droite du corps, en suivant les recommandations de Barbero après que la peau des participant-es ait été préparée (rasée et nettoyée avec des tampons d'alcool) (Barbero et al., 2012). La première session de familiarisation de chaque étude permettait de définir la position des électrodes par rapport à des repères anatomiques.

Pendant les évaluations neuromusculaires et les exercices de pédalage, l'EMG et le couple étaient enregistrés à 2000 Hz avec un système Biopac MP150 et stockés sur le logiciel AcqKnowledge pour une analyse hors ligne. Dans le cas des signaux EMG enregistrés pendant le pédalage, ils étaient amplifiés directement par les électrodes 1000 fois pour l'étude 1 et 200 fois pour l'étude 2 pour éviter la saturation des signaux EMG lors de la stimulation électrique

percutanée. Dans les cas des tests neuromusculaires réalisés sur l'ergomètre isocinétique, les signaux étaient amplifiés 500 fois par le Biopac MP150. Tous les signaux étaient ensuite filtrés pour ne garder que les fréquences entre 10 et 390 Hz.

IV.3.3.C.a.ii Fonction cardiorespiratoire

Le système d'analyse métabolique portable K5 (Cosmed, Italie) permettait d'enregistrer la consommation d'oxygène (VO_2 , $ml.kg^{-1}.min^{-1}$), la fréquence respiratoire (FR, bpm) la ventilation minute (VE, $L.min^{-1}$) ainsi que le quotient respiratoire (QR) pendant l'exercice (figure 15). La fréquence cardiaque (FC, bpm) était enregistrée à l'aide d'un cardiofréquencemètre thoracique couplé au système métabolique pour toutes les études, et à une montre Polar V800 lors des séances d'entraînement de l'étude 3.



Figure 17 : Évaluation de la consommation d'oxygène lors des exercices de pédalage. Le masque était posé sur le visage des participant-es juste avant et enlevé directement après la fin de l'exercice. Le système d'analyse des échanges gazeux (K5) était réglé en mode « breath by breath »

IV.3.3.C.b Réponses perceptives

La perception de l'effort était demandée aux participant-es lors des exercices de pédalage excentrique. Elle était reportée dans les derniers instants de chaque période de pédalage pour l'étude 1 ; toutes les deux minutes lors des 30 minutes d'exercice pour l'étude

2 et, à la fin de chaque session d'entraînement pour l'étude 3. La perception de l'effort est définie à l'origine par la « sensation de lourdeur, d'intensité et de difficulté d'un exercice » (Borg, 1962). Cette définition a ensuite été modifiée pour intégrer des sensations comme la douleur ou l'inconfort. Cependant, comme il est possible de dissocier ces sensations les unes des autres il apparaît nécessaire de définir la perception de l'effort dès le début de chaque expérimentation en essayant de se référer aux instructions (Pageaux, 2016). Cette thèse s'est donc attachée à la définition proposée par Marcora pour des exercices locomoteurs impliquant le membre inférieur comme étant « la difficulté pour respirer et contrôler ses jambes pendant l'exercice » (Marcora, 2010) et en mettant de côté les sensations d'inconfort ou de douleur (Pageaux, 2016). La perception de la douleur était demandée en parallèle de la perception de l'effort durant l'étude 2.

De plus, la perception de la douleur musculaire et de la fatigue était reportée par les participant-es 24h après chaque séance dans l'étude 3. Ils devaient respectivement répondre aux questions « Quelle est l'intensité de la douleur que tu perçois au niveau des cuisses ? » et « À quel niveau de fatigue générale te sens-tu ? ». Chaque perception était reportée en se référant à l'échelle Cr100 (Borg, 2007) (figure 16) en lisant l'ancrage perceptif avant d'énoncer la valeur numérique correspondant. Une valeur de « 0 » correspondait à « aucune » perception, et « 100 » à la perception la plus intense déjà ressentie sur un effort locomoteur.

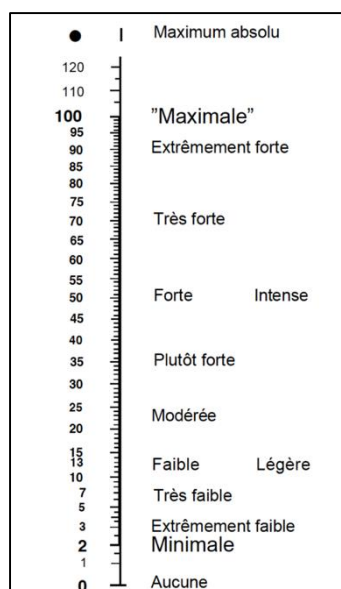


Figure 18: Echelle CR100 de Borg. Tirée de Borg (2007)

IV.3.3.D Analyse des données

Dans le cas de l'étude 1, deux normalisations de l'activité musculaire lors du pédalage ont été testées : par l'activité EMG enregistrée (i) lors d'une contraction maximale volontaire isométrique et, (ii) lors d'une période de pédalage concentrique à la PMA. Les deux méthodes donnaient des valeurs différentes, mais les comparaisons statistiques n'étaient pas différentes. Cependant, le premier cas était beaucoup plus contraignant car il fallait réaliser plusieurs contractions pour pouvoir obtenir des niveaux d' EMG_{MAX} pour chaque muscle. De plus, il ne représentait pas de manière spécifique les différents patterns de contraction des muscles lors de la tâche de pédalage, c'est pourquoi nous avons préféré garder la seconde méthode. Cette méthode a ensuite été réutilisée lors de l'étude 2 pour normaliser l'activité EMG récoltée lors de la tâche de pédalage. Dans le cas des études 2 et 3, l'activité EMG lors de la contraction maximale volontaire isométrique a été normalisée par l'amplitude de l'onde-M. Dans nos études, que la normalisation de l'activité EMG soit réalisée avec l'aire ou l'amplitude de l'onde-M, les analyses statistiques donnaient des résultats similaires.

Dans les études 2 et 3, l'amplitude maximale du moment évoqué par les stimulations percutanées (dt100, dt10 et Tw) a été mesurée. De plus, la vitesse de montée en force (rate of force development, RFD) correspondant à l'amplitude du moment musculaire divisée par le temps de contraction (la latence du pic de force) a aussi été mesurée lors des stimulations évoqués. La vitesse de demi-relaxation (half-relaxation rate, HRR) était égale à la moitié de l'amplitude du moment musculaire divisée par la latence de demi-relaxation. Dans l'étude 2, le calcul du ratio entre les moments évoqués par les stimulations dt10 et dt100 était réalisé. Les caractéristiques de M_{MAX} étaient analysées sur les deux phases de l'onde-M malgré les recommandations de Rodriguez-Falces et Place, (2018) de n'analyser que la première phase. Dans ce cadre et en gardant en tête ces recommandations, nous avons analysé l'amplitude, la durée et l'aide de toute l'onde M (Piitulainen et al., 2008).

V Contribution expérimentale

V.1 Étude 1

Effet de la cadence de pédalage sur les réponses physiologiques et perceptives lors d'un exercice de pédalage excentrique à différentes puissances mécaniques

Effect of pedaling frequency on physiological and perceptual responses during eccentric cycling at different power outputs

Adrien Mater, Adrien Boly, Hervé Assadi, Alain Martin, Romuald Lepers

Mater, A., Boly, A., Assadi, H., Martin, A., & Lepers, R. (2023). Effect of Cadence on Physiological and Perceptual Responses during Eccentric Cycling at Different Power Outputs.

Medicine and science in sports and exercise, 55(6), 1105–1113

DOI: 10.1249/MSS.0000000000003132

V.1.1 Résumé

L'effet de la cadence en pédalage excentrique sur les réponses physiologiques et perceptuelles est, à ce jour, mal compris. Cette étude visait à évaluer l'impact de la cadence lors du pédalage excentrique sur l'activité musculaire (EMG), la consommation d'oxygène et la perception de l'effort pour deux niveaux de puissance mécanique différents. Dix-sept participants-e ont réalisé quatre séances à une semaine d'intervalle. La première séance permettait de déterminer la puissance maximale aérobie (PMA) lors d'un test incrémental concentrique et familiariser les participant-es avec le cyclisme excentrique à cinq cadences (30, 45, 60, 75 et 90 rpm). La seconde session permettait de familiariser à nouveau les participant-es dans les conditions expérimentale (à 60% de PMA). Les deux sessions expérimentales consistaient à pédaler en excentrique pendant 5 minutes à chaque cadence, à une intensité de 40 ou 60% de PMA. La perception de l'effort était rapportée, et la consommation d'oxygène et l'activité EMG de sept muscles ont été enregistrés sur la dernière minute d'exercice. La perception de l'effort, la consommation d'oxygène ainsi que l'activité EMG globale des muscles des membres inférieurs étaient impactées par la cadence ($P < 0,001$) et suivaient une fonction curvilinéaire. Les cadences hautes et basses entraînaient une augmentation de la perception de l'effort et de la consommation d'oxygène par rapport aux cadences intermédiaires. Alors que l'activation musculaire du muscle vastus lateralis suivaient une courbe en U avec la cadence, elle était plus élevée à faible cadence pour les muscles rectus femoris et biceps femoris, plus élevée à haute cadence pour le tibialis anterior et le gastrocnemius medialis, et n'était pas modifiée pour le muscle soleus. La cadence optimale estimée était plus élevée ($P < 0,01$) pour la consommation d'oxygène ($64,5 \pm 7,9$ rpm) que pour la perception de l'effort ($61,7 \pm 9,4$ rpm) et l'activité EMG globale ($55,9 \pm 9,3$ rpm), mais la puissance mécanique n'influçait pas les cadences optimales. Pour conclure, les réponses physiologiques et perceptives en pédalage excentrique suivaient une relation en U avec la cadence et montraient une cadence optimale qui dépendait du paramètre considéré.

V.1.2 Abstract

Introduction: The effect of cadence in eccentric (ECC) cycling on physiological and perceptual responses is, to date, poorly understood. This study aimed to evaluate the impact of cadence during ECC cycling on muscular activity (EMG), oxygen consumption (VO_2), and perceived effort (PE) for two different levels of power output. **Methods:** Seventeen participants completed four sessions one week apart: 1) determination of the maximal concentric peak power output (PPO) and familiarization with ECC cycling at five cadences (30, 45, 60, 75, and 90 rpm); 2) second familiarization with ECC cycling; 3) and 4), ECC cycling exercise consisting of 5 min at the five different cadences at either 40 or 60% PPO. PE was reported, and VO_2 and EMG of seven muscles were calculated over the exercise's last minute. **Results:** PE, VO_2 , and global lower limb muscles activation (EMG_{ALL}) showed an effect of cadence ($P < 0.001$) and followed a curvilinear function. Both low and high cadences increased PE and VO_2 responses compared to intermediate ones. While muscle activation of vastus lateralis follows a U-shape curve with cadence, it was greater at low cadence for rectus femoris and biceps femoris, greater at high cadence for tibialis anterior and gastrocnemius medialis, and was not altered for soleus. The estimated optimal cadence was greater (all $P < 0.01$) for VO_2 (64.5 ± 7.9 rpm) than PE (61.7 ± 9.4 rpm) and EMG_{ALL} (55.9 ± 9.3 rpm), but power output did not impact the optimal cadences. **Conclusion:** The physiological and perceptual responses to cadence changes during eccentric cycling followed a U-shape curve with an optimal cadence that depends on the considered parameter.

V.1.3 Article

INTRODUCTION

Since the first work of Abbott et al. (1952) on eccentric cycling evidencing lower cardiorespiratory stress compared to concentric ones, more and more studies have focused on this unconventional form of exercise (Abbott et al., 1952). Eccentric cycling consists of resisting the pedals driven backward by a motor, so knee and hip extensors absorb work through eccentric contraction (i.e., active lengthening of a contracting muscle) (Elmer et al., 2010). Eccentric muscle action produces greater absolute force than concentric contraction (i.e., shortening muscle action)(Edman, 1988; Fenn, 1924; Katz, 1939). This higher force production capacity associated with lesser energy expenditure suggests that molecular mechanisms responsible for such mechanical behaviour involve contractile and non-contractile proteins (Herzog, 2014, 2018). The main benefit of this contraction mode is that compared to the concentric one performed at the same given work rate (or power output during cycling), the eccentric mode elicits lower metabolic cost (Peñailillo et al., 2014), cardiorespiratory stress (Abbott et al., 1952; Chasland et al., 2017), perceived effort (Besson et al., 2013) and muscle activation (Peñailillo et al., 2013). Moreover, because repetitive high muscle contractions are also a stimulus to promote strength and muscle mass gains (Roig et al., 2009), eccentric cycling is a valuable exercise for rehabilitating patients suffering, for example, from cardiorespiratory diseases (Pageaux et al., 2020).

One historical focus in conventional cycling (i.e., concentric cycling) was the study of cadence. When cadence changes, physiological and perceptual (e.g., oxygen consumption - VO_2 , muscular activation, perceived effort - PE) follow a curvilinear function with a lower value reached at a pedaling frequency usually called “optimal cadence” (i.e., a cadence that minimizes the considered factor). In other words, increasing or decreasing cadence from the optimal one leads to increase physiological and perceptual responses. However, while many previous investigations were conducted to determine the optimal cycling cadence, both exercise characteristics (i.e., duration, intensity) and dependant variables of interest make the task difficult. Indeed, there is not one optimal cadence, but as many as there are factors of interest. It has been suggested that perceptive response was a trade-off between energetical optimal cadence (i.e., lowest VO_2) and neuromuscular optimal cadence (i.e., lowest muscle activation)(Ansley & Cangle, 2009). Moreover, optimal cadences tend to increase with power

output (Lucia et al., 2001; Ansley & Cangle, 2009; MacIntosh et al., 2000, Coast et Welch., 1985), whatever the considered factor.

While the impact of cadence on physiological response in concentric cycling is broadly accepted, eccentric cycling studies usually fixed cadence arbitrary from 15 to 60 rpm (Besson et al., 2013; MacMillan et al., 2017), and only a few studies have explored the physiological effect of different pedaling frequencies during submaximal eccentric cycling (Chung et al., 1999; Knuttgen et al., 1971b, 1971a; Wells et al., 1986). For example, Wells et al. (1968) compared three cadences (30, 60, and 90 rpm) at four power outputs (“zero load”, 60, 120, and 180 W) and found that metabolic cost was higher at 30 rpm than at 60 and 90 rpm. Conversely, Chung et al. (1999) found that oxygen consumption and heart rate were greater at 75 than 55 rpm (and not 35 rpm) for a power output of 60 W. Moreover, in both studies of Knuttgen et al. (1971a, b) (REFs), oxygen consumption was greater at 100 and 20 rpm compared to 60 rpm at different power outputs. Nevertheless, it was tricky to appreciate the physiological response with only three cadences and a low number of participants (three and two in (Wells et al., 1986), and (Knuttgen et al., 1971b, 1971a), respectively). Moreover, previous studies only focused on cardiorespiratory function but did not carry out neuromuscular aspects or perceptual responses relevant to the understanding of eccentric cycling and for the rehabilitation field of application.

In this context, this study aimed to investigate cadence's effect in eccentric cycling, considering oxygen consumption, muscular activity, and perceived exertion at two different power outputs. We expected that: i) physiological and perceptual responses to pedaling cadence would follow curvilinear curves with different optimal cadences according to the considered factor, and ii) the optimal will increase with power output.

METHODS

Participants

A required sample size of 14 was calculated based on cardiorespiratory responses to cadence between 55 and 75 rpm from Chung et al. (1999), for a repeated measure between factors test, an effect size of $d = 0.61$ – calculated from presented data – an alpha level of 0.05 and a power 0.80. Then, seventeen healthy volunteers (12 males, 5 females) who provided written informed consent participated in this study (age; 22.2 ± 1.6 years, height: 176.2 ± 9.7 cm, body mass: 69.7 ± 9.9 kg). The experimental design of the study was approved by the regional ethics

committee (CPP EST: approval no. A00064-49). Participants were novice to eccentric cycling and free from injuries in lower limbs in the past three months. Their mean concentric cycling peak power output (PPO) was 275.0 ± 57.7 W, corresponding to a peak oxygen uptake (VO_{2PEAK}) of 46.5 ± 10.0 ml.min⁻¹.kg⁻¹ and a maximal heart rate of 183.6 ± 8.0 bpm. Then, they were defined as recreationally trained (De Pauw et al., 2013; Decroix et al., 2016).

Experimental procedure

Each participant performed two familiarizations and two experimental sessions in the laboratory at a similar time of the day (± 2 h), separated by one or two weeks. Participants were asked to abstain from fatiguing exercise the day before each session and maintain their usual diet.

The first familiarization session started with a concentric incremental ramp test, starting at 50 W with a linear increase of 1 W/3 s until participants could not produce work rate anymore (i.e., when pedaling cadence dropped below 50 rpm for more than 5 s). This test allowed us to determine PPO, VO_{2peak} , and maximal heart rate. After a 15-min recovery period, participants had to match different cadences (30, 45, 60, 75, and 90 rpm) for five bouts of 3 min of eccentric cycling (at 60% concentric peak power output) separated by 2 min of recovery. The purpose of this session was to familiarize the participants with the different cadences, the perceived effort scale (CR100 scale of Borg), and the procedure of the squat jump test used as an indirect index of fatigability (Gathercole et al., 2015). The second familiarization session was constructed similarly to the experimental sessions allowing participants to be familiar with the complete protocol. Both sessions produced a repeated bout effect, reducing muscle disruptions led by unaccustomed eccentric exercise (Nosaka & Clarkson, 1995).

The subsequent two sessions were started with a 10-min warm-up in concentric cycling at 30% PPO, followed by 1 min at PPO, during which EMG was recorded. Then, participants performed the five bouts of 5 min of eccentric cycling at the different cadences with 3 min of recovery, preceded and followed by the assessment of squat jump height. These third and fourth sessions were used to evaluate the effect of the different cadences at 40 and 60% PPO during eccentric cycling on physiological and perceptual parameters. Both power outputs (for experimental sessions) and cadences (for each session) were completed in a randomized order.

Cycling exercise

A concentric semi-recumbent cycle ergometer (Ergoline GmbH, Ergoselect 600) was used for incremental test and warm-up, and an eccentric cycle ergometer (Cyclus 2, Cyclus GmbH) for all eccentric cycling exercises. Positions between cycles were adjusted with the seat seatback and incline to match the knee and trunk angles as much as possible. The ergocycle settings were the same between familiarization and experimental sessions. The eccentric ergocycle was also set on iso-power mode, meaning that participants had to match an asked pedaling cadence for given power output.

Respiratory gas exchanges, heart rate, and muscle activity (electromyography, EMG) were assessed during the last minute of the 5-min ECC cycling. The participants' perception of effort was asked during the same period. We assessed squat jump height before and immediately after pedaling exercises. The time latency between the end of the last bout of cycling exercise and the onset of the jump test was 1 min.

Electromyography

Bipolar wireless EMG units (Pico Cometa, Biometrics, France) were fixed on Ag/AgCl electrodes (recording over 10 mm; a center-to-center distance of 15 mm). The skin of the participants was shaved and cleaned with alcohol swabs. Electrodes were positioned on the belly of the vastus lateralis (VL), rectus femoris (RF), biceps femoris (BF), gastrocnemius medialis (GM), soleus (SOL), tibialis anterior (TA), and biceps brachii (BB) muscles, following the recommendations of Barbero (Barbero et al., 2012). BB muscle was assessed because power output seems to impact postural trunk stabilization (Lechauve et al., 2014) and preliminary experimentation let us think that cadence could also lead to a different level of tension in the upper body. At the beginning of each session, electrodes were carefully replaced using anatomical landmarks. The signal was assessed at a frequency of 2000 Hz, amplified 1000 times, stored for offline analysis and then band-pass filtered between 10 and 390 Hz.

Cardiorespiratory responses

Heart rate and oxygen consumption ($\text{ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$) were assessed with a chest-belt heart rate monitor (model V800, Polar Electro Oy, Kempele, Finland) and metabolic analyzer K5

(COSMED, Rome, Italy), respectively. Gas analyzer was calibrated and used according to company guidelines in a closed room with constant temperature and humidity.

Perceptual response

The perception of effort (i.e., difficulty to breathe and to drive legs to pedal (Halperin & Emanuel, 2020)) was asked to participants during the last minute of each bout. The perception of effort was reported using Borg's Cr100 scale (Borg, 2007). The two familiarization sessions allow participants to familiarize themselves with this scale.

Data analysis

Electromyography and oxygen consumption data were considered outliers and excluded if they were 2.5 standard deviations below and above the mean values. Data from oxygen consumption of two sessions were excluded because of acquisition trouble with the metabolic analyzer. Heart rate data were averaged from 3 min 45 sec to 4 min 45 s of each bout. In the same way, oxygen consumption data were averaged over this range of time to obtain a 1-min steady-state plateau. During this lap time, the EMG of each muscle was quantified by the root mean square (RMS) value and normalized pedaling to the EMG RMS obtained during the pedaling minute at PPO performed at the end of the warm-up of the same session. The lower muscle activity was firstly analyzed separately for each muscle. Secondly, it averaged (EMG_{ALL}) to define the behaviour of the lower limb muscle activity according to power output and cadences. Oxygen consumption and heart rate during exercise were expressed in percentage of the VO_{2peak} and maximal heart rate at the end of the incremental test. The value of oxygen consumption was averaged at the last minute of the plateau, and we admitted the steady state because the cardiorespiratory responses were far under the anaerobic threshold (Whipp & Wasserman, 1972). Minute ventilation, respiratory frequency, and respiratory quotient were expressed in litter per minute, breath by minute, and arbitrary unit, respectively.

For each participant, optimal cadences were estimated for VO_2 , EMG_{ALL}, and PE at both power outputs. We first determined an n^{th} order polynomial using the least-squares method with cadence as the independent variable and VO_2 , EMG_{ALL}, and PE as the dependent variable. Optimal cadences followed a second or third-order polynomial regression. Therefore, the polynomial regression model that maximized the data fit was deemed appropriate for subsequent analysis. Then, when data followed a quadratic regression, the optimum was calculated as the minimum of the function. We used cubic regression if the estimated optimal

cadence was below or above the range from 30 to 90 rpm. For this latter, the optimum was calculated by finding the derivative of the third-order regression for which the second derivative was positive. Then, the corresponding cadence was determined as the estimated optimal cadence for each participant, power output, and factor considered. The correlation coefficient for each factor, and each participant, was determined. Then, they were presented with the function that described the effect of cadence on our factors of interest as mean and the range of minimal and maximal individual data. The polynomial functions fit most of the individual data well: r values were 25% below 0.9, 56% between 0.9 and 0.95, and 19% above 0.95. Presented polynomial functions showed the average of the individual regressions.

Statistical analysis

According to our hypotheses, we compared the effect of cadences and power output upon different physiological and perceptual factors. Therefore, we used two-way repeated-measure ANOVAs (POWER OUTPUT x CADENCE). Moreover, estimated optimal cadences for those factors were compared between them and their evolution across power outputs. Two-way repeated-measure ANOVAs (POWER OUTPUT x FACTOR). ANOVAs were used when sphericity (Mauchly's test) was verified. When significance was reached upon at least one of the factors of ANOVAs, the Holm test was used for post hoc analysis. A greenhouse-Geisser correction was applied if the sphericity of the data was not respected.

RESULTS

Jump test

Squat jump height (28.15 ± 7.16 cm) did not show neither POWER OUT x TIME interaction ($P = 0.546$, $\eta^2_p = 0.023$), POWER OUTPUT ($P = 0.177$, $\eta^2_p = 0.111$) or TIME ($P = 0.062$, $\eta^2_p = 0.201$) effect suggesting that fatigability was minimal after ECC cycling exercises.

Cardiorespiratory responses

Table 1 details the heart rate responses and the ventilation parameters to the changes in cadence and power. ANOVAs did not show POWER OUTPUT x CADENCE interaction effect for

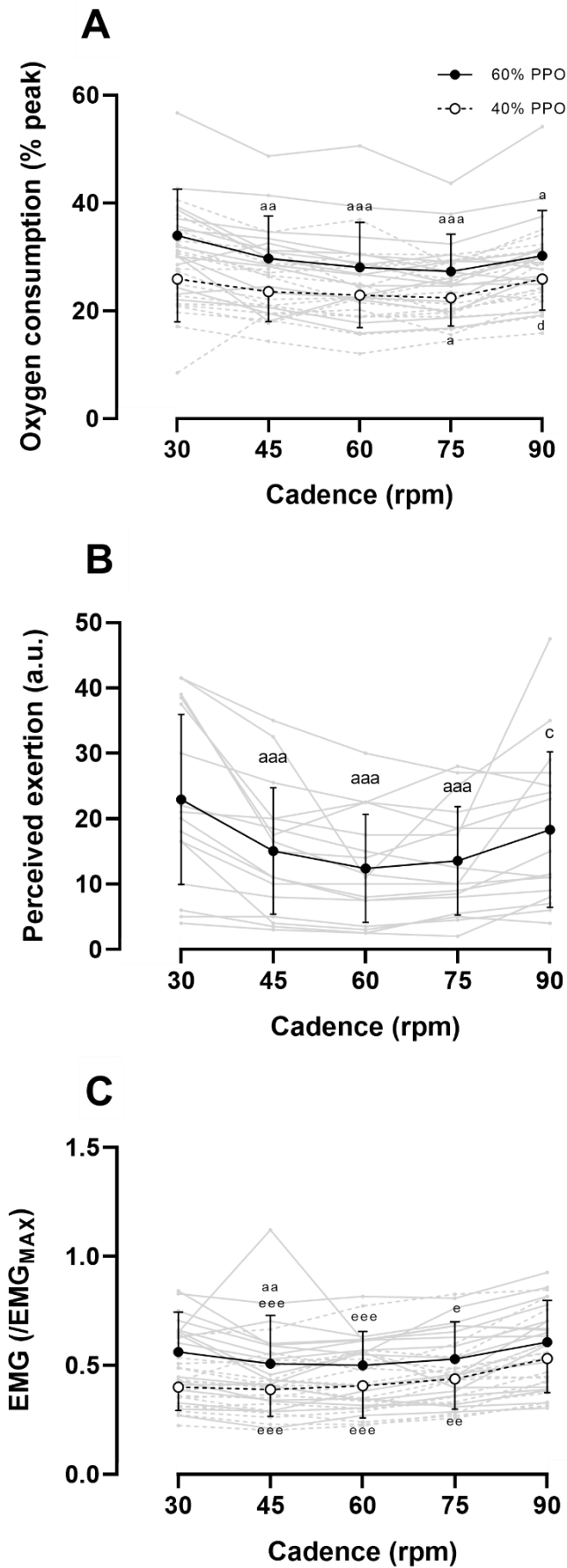


Figure 1: Mean (SD) of oxygen consumption (A), perceived exertion (B), and EMG (C) values for different cadences.

Values of the two power outputs were averaged when two-way repeated ANOVA did not show significant interaction between POWER and CADENCE. Grey lines represent individuals. a: different from the condition at 30 rpm, b: different from the condition at 45 rpm, c: different from the condition at 60 rpm, d: different from the condition at 75 rpm, e: different from the condition at 90 rpm. One sign : $P < 0.05$; two signs : $P < 0.01$; three signs : $P < 0.001$

all parameters except heart rate ($P < 0.05$, $\eta^2_p = 0.167$). While at 40% PPO, heart rate was lower at 45 and 60 rpm than at 30 and 90 rpm; at 60% PPO, it was greater at 30 rpm than at all other cadences. Respiratory frequency ($P < 0.05$, $\eta^2_p = 0.331$), minute ventilation ($P < 0.001$, $\eta^2_p = 0.559$) showed a main POWER OUTPUT effect. Modifying cadence altered respiratory frequency ($P < 0.05$, $\eta^2_p = 0.296$), minute ventilation ($P < 0.05$, $\eta^2_p = 0.265$). Respiratory frequency was greater at 90 rpm than at 30, 45, and 60 rpm, and minute ventilation was greater at 30 and 90 rpm compared to 60 rpm. Respiratory exchange ratio did not show main POWER OUTPUT ($P = 0.542$, $\eta^2_p = 0.027$) nor CADENCE ($P = 0.075$, $\eta^2_p = 0.158$) effect.

Oxygen consumption showed POWER OUTPUT x CADENCE effect ($P = 0.034$, $\eta^2_p = 0.196$) (Figure 1, panel A). At 40% PPO, metabolic response was greater at 30 and 90 rpm than at 75 rpm (both $P < 0.05$, $df > 0.470$). At 60% PPO, it was greater at 30 rpm than at all other cadences (all $P < 0.05$, $df > 0.488$).

Muscular activity

EMG_{ALL} for the different cadences and power outputs is depicted in panel C of figure 1. EMG_{ALL} ($P < 0.05$, $\eta^2_p = 0.183$) showed a significant POWER OUTPUT x CADENCE effect. While at 40% PPO, 90 rpm elicited a greater muscular activity than 45, 60, and 75 rpm, at 60% PPO, it was greater at 30 rpm than 45 rpm, and 90 rpm caused greater EMG than at 45, 60, and 75 rpm.

Perception of effort

Perceived effort (figure 1, panel B) showed both POWER OUTPUT ($P < 0.01$, $\eta^2_p = 0.368$) and CADENCE ($P < 0.001$, $\eta^2_p = 0.416$) main effect. Perceived effort was greater at 60% PPO compared to 40% PPO. Perceived response was greater at 30 rpm compared to 45, 60 and 75 rpm (all, $P < 0.001$, $df > 0.654$) and 90 rpm compared to 60 rpm ($P < 0.001$, $df = 0.491$).

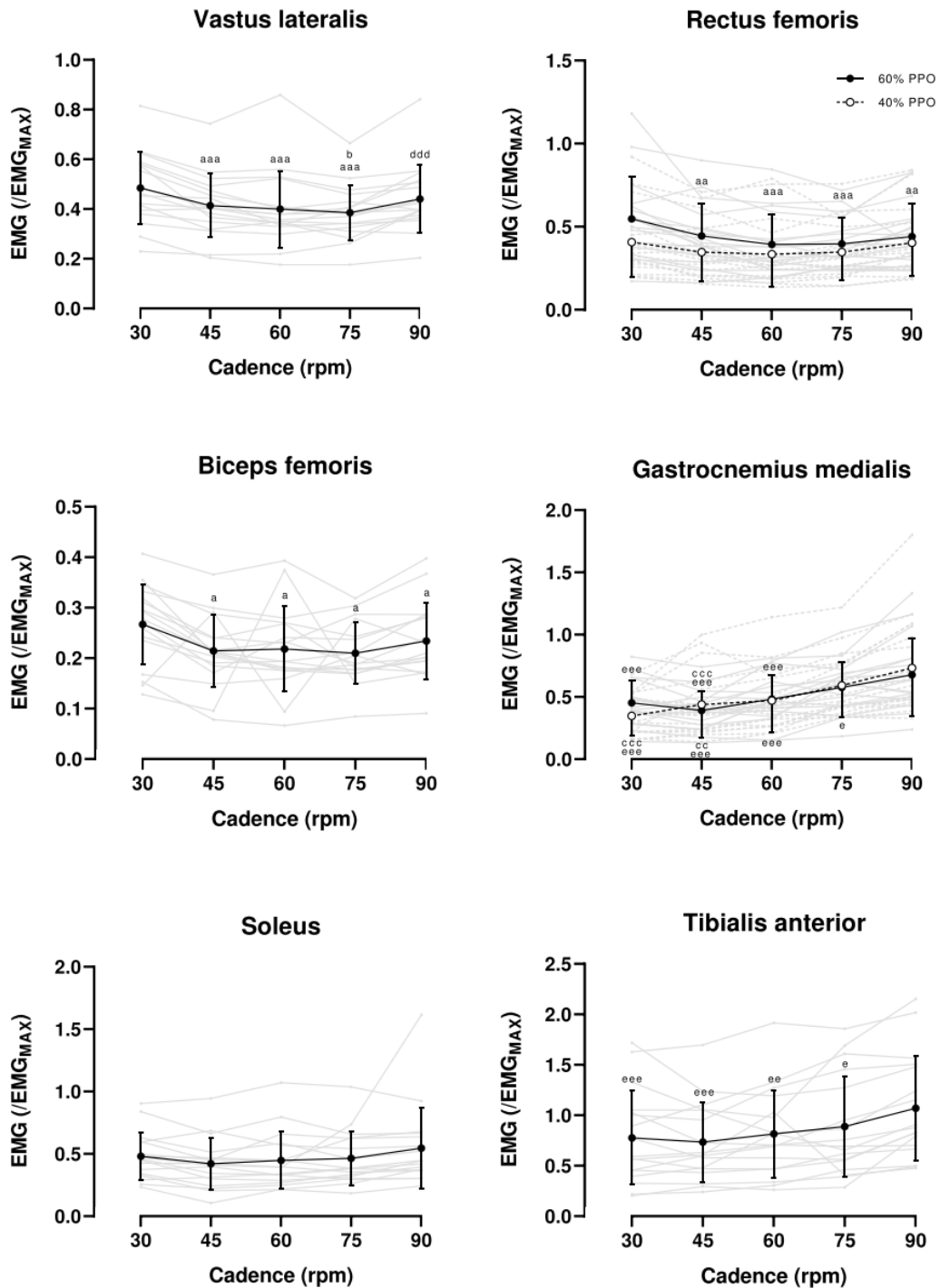


Figure 2: Mean (SD) of muscular activation of the different lower limb muscles.

Values of the two power outputs were averaged when two-way repeated ANOVA did not show significant interaction between POWER and CADENCE. Grey lines represent individuals. When one curve was represented, a post-hoc was performed for the main effect of CADENCE and a sign was placed above the line. When two curves were presented, signs were placed below the line for 40% PPO and above for 60% PPO condition. a : different from the condition at 30 rpm, b : different from the condition at 45 rpm, c : different from the condition at 60 rpm, d : different from the condition at 75 rpm, e : different from the condition at 90 rpm. One sign : $P < 0.05$; two signs : $P < 0.01$; three signs : $P < 0.001$.

EMG activities of the lower limb muscles are presented in figure 2. Considering muscles distinctly, only RF ($P < 0.05$, $\eta^2_p = 0.178$) and GM ($P < 0.01$, $\eta^2_p = 0.274$) showed a POWER OUTPUT x CADENCE interaction effect while all others did not (all $P > 0.166$, all $\eta^2_p < 0.105$). Muscular activity of VL ($P < 0.01$, $\eta^2_p = 0.490$), RF ($P < 0.05$, $\eta^2_p = 0.316$), and TA ($P < 0.05$, $\eta^2_p = 0.330$) muscles were greater at 60% PPO compared to 40% PPO whereas GM and SOL did not (all $P > 0.075$, all $\eta^2_p < 0.185$). Then, CADENCE effect was found for VL, BF and TA muscles (all $P < 0.022$, all $\eta^2_p > 0.192$) but not SOL ($P = 0.177$, $\eta^2_p = 0.108$).

Regarding upper limb, BB muscle showed a POWER OUTPUT x CADENCE interaction effect ($P < 0.05$, $\eta^2_p = 0.191$) (figure 3). Post-hoc reveals no effect of cadence at 40% PPO. At 60% PPO, BB muscle activity was greater at 30 rpm than all other cadences (all $P < 0.05$, $df > 0.527$).

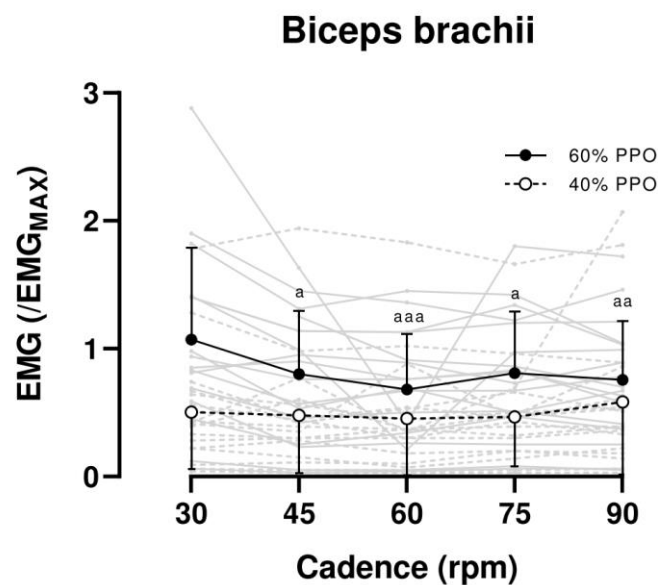


Figure 3: Mean (SD) of muscular activation of biceps brachii.

Grey lines represent individuals. Statistical significance signs were placed below the line for 40% PPO and above for 60% PPO condition. a : different from the condition at 30 rpm. One sign : $P < 0.05$; two signs : $P < 0.01$; three signs : $P < 0.001$.

		Power (%PPO)		Cadence (rpm)							
				30	45	60	75	90			
Heart rate (% max)	40	£	53 ± 5	51 ± 5	<i>a e</i>	51 ± 6	<i>aa ee</i>	52 ± 5	53 ± 5		
	60		60 ± 7	57 ± 7	<i>aaa</i>	56 ± 8	<i>aaa</i>	56 ± 7	<i>aaa</i>	57 ± 8	<i>aa</i>
Respiratory frequency (b.min ⁻¹)	40	\$	24 ± 3	23 ± 2		23 ± 3		24 ± 3	25 ± 4		
	60		25 ± 3	<i>e</i>	25 ± 3	<i>ee</i>	25 ± 3	<i>ee</i>	27 ± 4	27 ± 6	
Minute ventilation (L.min ⁻¹)	40	\$\$\$	17.1 ± 4.1	15.9 ± 4.0		15.4 ± 4.0		16.1 ± 3.4	18.4 ± 3.3		
	60		23.3 ± 6.3	20.3 ± 5.2		19.6 ± 5.0	<i>a e</i>	20.3 ± 7.1	22.5 ± 9.7		
Respiratory quotient (a.u.)	40		0.75 ± 0.05	0.75 ± 0.05		0.75 ± 0.06		0.76 ± 0.05	0.76 ± 0.07		
	60		0.78 ± 0.07	0.75 ± 0.06		0.76 ± 0.08		0.77 ± 0.05	0.78 ± 0.07		

Table 1: Cardiorespiratory responses to different cadences.

£ indicates interaction POWER OUTPUT x CADENCE effect. The main CADENCE effect was indicated above, below, and in the middle for 40 % PPO, 60% PPO, and non-interaction effect, respectively. \$ indicates a main POWER OUTPUT effect, and # indicates a main CADENCE effect. a : different from the condition at 30 rpm, b : different from the condition at 45 rpm, c : different from the condition at 60 rpm, d : different from the condition at 75 rpm, e : different from the condition at 90 rpm. One sign : P < 0.05; two signs : P < 0.01; three signs : P < 0.001

Optimal cadences

Physiological and perceptual responses to cadence follow U-shape. The effect of cadence could be appreciated through the function:

- $8.55 \cdot 10^{-5}x^2 - 9.92 \cdot 10^{-3}x + 6.22 \cdot 10^{-1}$ with r between 0.32 and 0.99 for EMG_{ALL} ,
- $4.44 \cdot 10^{-3}x^2 - 5.73 \cdot 10^{-1}x + 4.09 \cdot 10^1$ with r between 0.88 0.57 and 0.99 for VO_2 ,
- $4.40 \cdot 10^{-3}x^2 - 5.09 \cdot 10^{-1}x + 4.54 \cdot 10^1$ with r between 0.39 and 0.99 for PE.

While ANOVA revealed no effect of POWER OUTPUT ($P = 0.779$, $\eta^2_p = 0.006$) on estimated optimal cadences (figure 4), these later were different between FACTOR ($P = 0.006$, $\eta^2_p = 0.318$). Post-hoc showed that optimal cadence of oxygen consumption (64.5 ± 7.9 rpm) was greater than optimal from perceived effort (61.7 ± 9.4 rpm, $P < 0.01$, $df > 0.904$) and EMG_{ALL} (55.9 ± 9.3 rpm, $P < 0.001$, $df > 0.491$).

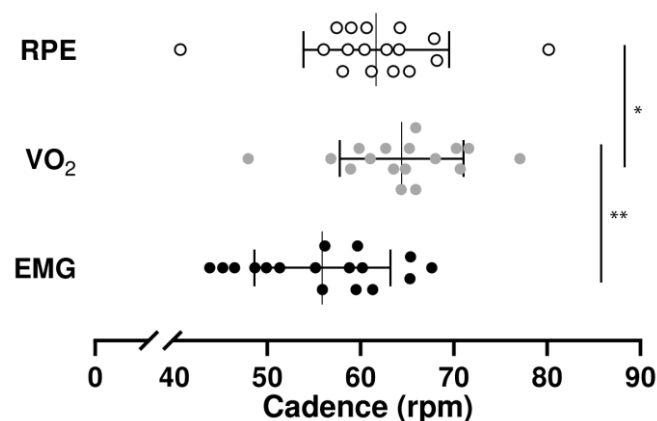


Figure 4: Estimated optimal cadences for perceived exertion (RPE), oxygen consumption (VO₂), and global muscular activity (EMG).

Values for both power outputs were averaged because two-way repeated ANOVA did not show significant interaction between POWER and CADENCE. Statistical analysis revealed only a main FACTOR effect. Scatter lines represent the mean and standard deviation. * : $P < 0.05$. ** : $P < 0.01$.

DISCUSSION

The present study is the first to describe physiological and perceptual responses to changes in cadence for eccentric cycling. We hypothesized that physiological and perceptual responses would adopt a curvilinear function with different optimal cadences. We also expected that the optimal cadences would increase with power output. The results showed that physiological

and perceptual responses followed individual U-shape curves, but the estimated optimal cadences were not affected by power output.

All participants performed a jump test before and after the pedaling ECC cycling exercise to check if the experimentation was conducted without inducing muscle fatigability. As the subjects could maintain all imposed cadences all along each session with no change in squat jump performance, it seems that the familiarization and the protocol's design limited the impact of fatigue on muscular function. The present familiarization probably had a protective effect on subsequent eccentric sessions (Nosaka & Clarkson, 1995).

Although eccentric cycling is now used in rehabilitation, no study has previously examined the relationship between physiological/perceptual factors and cadence as it was once performed for concentric cycling. Previous experiments on the effects of cadence in eccentric cycling showed that low (e.g., 30 rpm) (Wells et al., 1986), high (e.g., 75 rpm) cadences (Chung et al., 1999), or both (Knuttgen et al., 1971b, 1971a) bring about greater cardio-respiratory responses compared to intermediate cadences close to 60 rpm and thus suggested a similar relationship to that found in concentric cycling. In the present study, cadence changes elicited different patterns of cardiorespiratory response depending on power output. Indeed, extreme cadences of 30 and 90 rpm elicited a greater cardiorespiratory response ($25.9 \pm 6.9\% \text{VO}_{2\text{PEAK}}$) compared to intermediate one ($22.4 \pm 5.2\% \text{VO}_{2\text{PEAK}}$) at 40% PPO. At 60% PPO, only a low cadence of 30 rpm brings about a greater response ($33.9 \pm 8.6\% \text{VO}_{2\text{PEAK}}$) than all other cadences ($28.8 \pm 7.9\% \text{VO}_{2\text{PEAK}}$). Even with no significant increase in cardio-respiratory response to high cadence at high intensity, responses to both power outputs fitted a curvilinear curve to cadence changes.

Respiratory frequency has been previously investigated, but no difference with cadence changes was found (Chung et al., 1999). The mentioned study focused on a range of cadence between 35 and 75 rpm, while our study evaluated the impact of cadence on respiratory frequency in a wider range of cadences (30 to 90 rpm). We found that the cadence of 90 rpm induced a higher respiratory frequency than lower cadences (except 75 rpm). It is possible that a too limited range of cadence could be insufficient to appreciate the effect of cadence on respiratory frequency. It has been proposed that the high respiratory frequency (without change in minute ventilation) in eccentric cycling could be explained by the need for the participants to hold the handlebar to stabilize their body posture, highlighted by an increase

in upper limb muscle activity (Lechauve et al., 2014), that lead to limit inspiratory capacity (Prandi et al., 1999). Preliminary experimentation in our lab let us think that a concomitant increase in biceps brachii muscle activity and respiratory frequency at both low (30 rpm) and high (90 rpm) cadences was an effect of an increase in the force applied on the pedal and lower limb movement, respectively, that lead to the need of trunk stabilization. However, the present study did not corroborate previous observations because minute ventilation and respiratory frequency followed a comparable pattern with cadence. At the same time, muscle activity of biceps brachii was much greater at low cadence (30 rpm) at 60% PPO only.

Metabolic demand is primarily mediated by motor unit recruitment (Coyle et al., 1992), and conventional concentric cycling studies generally showed increased muscle activity at both low and high cadences. In the current study, we evaluated muscular activation of the lower limb and chose to average the muscular activity of the six muscles to depict a global activation of the lower limb. As for oxygen uptake, we found a curvilinear function with an optimal cadence for muscular activity. At 40% PPO, only high cadence generated greater muscular activation, whereas low and high cadences cause a rise in muscular activation compared to intermediate cadence at 60% PPO. High cadence seems to impact the recruitment of additional motor units at high power output (60% PPO in the present study). Still, it could be insufficient to increase muscular activity significantly when intensity is lower. By taking one by one, activity patterns differed between muscles. Knee extensors reacted differently, given their anatomical role. While VL muscle showed greater activity at both low and high cadence, RF muscle activation was greater at low cadence only. The mono-articular place of the VL muscle provides it a central role in force production during eccentric cycling (Peñailillo et al., 2017). In contrast, the bi-articular RF muscle could be implied to a greater extent in the transition phases between leg extension and flexion (van Ingen Schenau et al., 1995). The knee flexors activity was also impacted by cadence. Although it was previously proposed that BF muscle did not have a crucial role in power output absorption during eccentric cycling (Elmer et al., 2010), we found that this muscle was greatly activated at low cadence. Ankle plantar flexors (GM and SOL) were similarly activated when power output increased. Their responses to cadence were, however, different. Indeed, while GM muscle activity increased at higher cadences, SOL muscle activity remained constant. This discrepancy could be explained by the bi-articular anatomy of the GM muscle, which has a potential role in stabilizing the knee at high cadences. In contrast, SOL

muscle only plays a role in the plantar ankle flexion. The dorsal ankle flexor muscle was greatly activated at high power output and cadence. TA muscle reacted in a similar way to GM muscle. We supposed their antagonist anatomical role in ankle stabilization could explain their similar co-activation pattern with cadence.

Perceived effort is used to calibrate rehabilitation programs (Besson et al., 2013); however, eccentric cycling could lead to greater muscle damage, muscle soreness, and maximal voluntary torque decrease if exercise intensity is calibrated from conventional cycling perceived effort (Clos et al., 2021). In the present study, the effort was perceived as low, as illustrated by the mean value of 13/100 and 20/100 at 40 and 60% PPO, respectively, corresponding to a perception between “weak” and “moderate”. As metabolic demand, perception of effort is mediated and associated with the central motor command (related to voluntary muscle contraction) in the sense that the neural mechanism of corollary discharge generates the sensation of effort (Marcora, 2009; Morree et al., 2012). The present experiment showed that extreme cadences induced a greater perception of effort than intermediate ones. While the perception of effort reaches 12/100 at 60 rpm (the most common cadence in eccentric cycling studies), it increased to 23 and 18 for 30 and 90 rpm, respectively. Then, a heightened perception of effort during a rehabilitation program may hinder engagement in a regular physical activity program (Marcora, 2016).

As previously mentioned, physiological and perceptual responses followed U-shape curves according to cadence change with high confidence ($r > 0.84$). The estimated optimal cadence of oxygen consumption responses was greater (64.5 ± 7.9 rpm) than the optimal one for muscular activity (55.9 ± 9.3 rpm) and perceived effort (61.7 ± 9.4 rpm) responses. Still, it was not the case between the two latter parameters. This difference between optimal cadences has already been discussed in conventional cyclist exercise (Ansley & Cangle, 2009). While for concentric cycling, the perception of effort seems to represent a trade-off between muscle tension and oxygen consumption, the present data suggested that the minimization of effort did not coincide with the minimal VO_2 response but was closer to the minimization of muscular activity of the lower limb. Regarding the effect of power output on optimal cadences, the results did not confirm our hypothesis from concentric cycling (Coast & Welch, 1985). An upward shift of the optimal cadence with power in concentric cycling was generally attributed to the force-velocity properties of muscle fiber types (MacIntosh et al., 2000). However, in

eccentric cycling, the range of power output available was wider compared to concentric cycling (Green et al., 2018), then it is possible that intensities were too close to inducing a shift through the recruitment of high-threshold motor units.

CONCLUSION

In conclusion, during eccentric cycling, physiological and perceptual responses to cadence changes followed curvilinear function, leading to extreme cadences of 30 and 90 rpm eliciting greater physiological and perceptual responses than intermediate cadence. The limb muscles' activity followed distinct patterns according to their anatomical role. Estimated optimal cadences were near to commonly used cadence of 60 rpm, but metabolic optimum appears at a higher cadence than those found for perceived effort and global muscular activity. Professionals must take care with the choice of cadence when they propose eccentric cycling to patients with cardiorespiratory limitations/diseases because the impact of the session could be too high than expected. Moreover, it was necessary to remember that respiratory patterns could be altered at low cadence if the intensity increases due to upper limb tightness. Indeed, our study evaluated low power outputs in a healthy population, and further research ought to be completed in a specific population. Finally, because the cadence alters physiological and perceptual responses, fatigability should be considered following prolonged eccentric cycling exercise performance at different cadences.

References

- Abbott, B. C., Bigland, B., & Ritchie, J. M. (1952). The physiological cost of negative work. *The Journal of Physiology*, 117(3), 380-390.
- Ansley, L., & Cangle, P. (2009). Determinants of “optimal” cadence during cycling. *European Journal of Sport Science*, 9(2), 61-85.
- Barbero, M., Merletti, R., & Rainoldi, A. (2012). *Atlas of Muscle Innervation Zones : Understanding Surface Electromyography and Its Applications*. Springer Science & Business Media.
- Besson, D., Jousain, C., Gremeaux, V., Morisset, C., Laurent, Y., Casillas, J.-M., & Laroche, D. (2013). Eccentric training in chronic heart failure : Feasibility and functional effects. Results of a comparative study. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 56(1), 30-40.
- Borg, E. (2007). *On perceived exertion and its measurement : (529832013-001)* [jeu de données]. American Psychological Association.
- Chasland, L. C., Green, D. J., Maiorana, A. J., Nosaka, K., Haynes, A., Dembo, L. G., & Naylor, L. H. (2017). Eccentric Cycling : A Promising Modality for Patients with Chronic Heart Failure. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 49(4), 646-651.
- Chung, F., Dean, E., & Ross, J. (1999). Cardiopulmonary Responses of Middle-Aged Men Without Cardiopulmonary Disease to Steady-Rate Positive and Negative Work Performed on a Cycle Ergometer. *Physical Therapy*, 79(5), 476-487.
- Clos, P., Mater, A., Laroche, D., & Lepers, R. (2021). Concentric versus eccentric cycling at equal power output or effort perception : Neuromuscular alterations and muscle pain. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, sms.14053.
- Coast, J. R., & Welch, H. G. (1985). Linear increase in optimal pedal rate with increased power output in cycle ergometry. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 53(4), 339-342.
- Coyle, E. F., Sidossis, L. S., Horowitz, J. F., & Beltz, J. D. (1992). Cycling efficiency is related to the percentage of type I muscle fibers. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 24(7), 782-788.
- De Pauw, K., Roelands, B., Cheung, S., De Geus, B., Rietjens, G., & Meeusen, R. (2013). Guidelines to Classify Subject Groups in Sport-Science Research. *International journal of sports physiology and performance*, 8, 111-122.
- Decroix, L., De Pauw, K., Foster, C., & Meeusen, R. (2016). Guidelines to Classify Female Subject Groups in Sport-Science Research. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 11(2), 204-213.
- Edman, K. A. (1988). Double-hyperbolic force-velocity relation in frog muscle fibres. *The Journal of Physiology*, 404(1), 301-321.

- Elmer, S. J., Madigan, M. L., LaStayo, P. C., & Martin, J. C. (2010). Joint-specific power absorption during eccentric cycling. *Clinical Biomechanics*, *25*(2), 154-158.
- Fenn, W. O. (1924). The relation between the work performed and the energy liberated in muscular contraction. *The Journal of Physiology*, *58*(6), 373-395.
- Gathercole, R. J., Sporer, B. C., Stellingwerff, T., & Sleivert, G. G. (2015). Comparison of the Capacity of Different Jump and Sprint Field Tests to Detect Neuromuscular Fatigue. *Journal of Strength and Conditioning Research*, *29*(9), 2522-2531.
- Green, D. J., Thomas, K., Ross, E. Z., Green, S. C., Pringle, J. S. M., & Howatson, G. (2018). Torque, power and muscle activation of eccentric and concentric isokinetic cycling. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, *40*, 56-63.
- Halperin, I., & Emanuel, A. (2020). Rating of Perceived Effort : Methodological Concerns and Future Directions. *Sports Medicine*, *50*(4), 679-687.
- Herzog, W. (2014). The role of titin in eccentric muscle contraction. *Journal of Experimental Biology*, *217*(16), 2825-2833.
- Herzog, W. (2018). The multiple roles of titin in muscle contraction and force production. *Biophysical Reviews*, *10*(4), 1187-1199.
- Katz, B. (1939). The relation between force and speed in muscular contraction. *The Journal of Physiology*, *96*(1), 45-64.
- Knuttgen, H. G., Petersen, F. B., & Klausen, K. (1971a). Exercise with concentric and eccentric muscle contractions. *Acta Paediatrica Scandinavica Supplement*, *217*, 42-46.
- Knuttgen, H. G., Petersen, F. B., & Klausen, K. (1971b). Oxygen uptake and heart rate responses to exercise performed with concentric and eccentric muscle contractions. *Medicine and Science in Sports*, *3*(1), 1-5.
- Lechouve, J. B., Perrault, H., Aguilaniu, B., Isner-Horobeti, M. E., Martin, V., Coudeyre, E., & Richard, R. (2014). Breathing patterns during eccentric exercise. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, *202*, 53-58.
- MacIntosh, B. R., Neptune, R. R., & Horton, J. F. (2000). Cadence, power, and muscle activation in cycle ergometry: *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *32*(7), 1281-1287.
- MacMillan, N. J., Kapchinsky, S., Konokhova, Y., Gouspillou, G., de Sousa Sena, R., Jagoe, R. T., Baril, J., Carver, T. E., Andersen, R. E., Richard, R., Perrault, H., Bourbeau, J., Hepple, R. T., & Taivassalo, T. (2017). Eccentric Ergometer Training Promotes Locomotor Muscle Strength but Not Mitochondrial Adaptation in Patients with Severe Chronic Obstructive Pulmonary Disease. *Frontiers in Physiology*, *8*.
- Marcora, S. (2009). Perception of effort during exercise is independent of afferent feedback from skeletal muscles, heart, and lungs. *Journal of Applied Physiology*, *106*(6), 2060-2062.

- Marcora, S. (2016). Can Doping be a Good Thing? Using Psychoactive Drugs to Facilitate Physical Activity Behaviour. *Sports Medicine*, 46(1), 1-5.
- Morree, H. M., Klein, C., & Marcora, S. M. (2012). Perception of effort reflects central motor command during movement execution: Neurophysiology of perceived effort. *Psychophysiology*, 49(9), 1242-1253.
- Nosaka, K., & Clarkson, P. M. (1995). Muscle damage following repeated bouts of high force eccentric exercise. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 27(9), 1263-1269.
- Pageaux, B., Besson, D., Casillas, J.-M., Lepers, R., Gremeaux, V., Ornetti, P., Gouteron, A., & Laroche, D. (2020). Progressively increasing the intensity of eccentric cycling over four training sessions: A feasibility study in coronary heart disease patients. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 63(3), 241-244.
- Peñailillo, L., Blazevich, A. J., & Nosaka, K. (2017). Factors contributing to lower metabolic demand of eccentric compared with concentric cycling. *Journal of Applied Physiology*, 123(4), 884-893.
- Peñailillo, L., Blazevich, A., & Nosaka, K. (2014). Energy expenditure and substrate oxidation during and after eccentric cycling. *European Journal of Applied Physiology*, 114(4), 805-814.
- Peñailillo, L., Blazevich, A., Numazawa, H., & Nosaka, K. (2013). Metabolic and Muscle Damage Profiles of Concentric versus Repeated Eccentric Cycling. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 45(9), 1773-1781.
- Prandi, E., Couture, J., & Bellemare, F. (1999). In normal subjects bracing impairs the function of the inspiratory muscles. *European Respiratory Journal*, 13(5), 1078.
- Roig, M., O'Brien, K., Kirk, G., Murray, R., McKinnon, P., Shadgan, B., & Reid, W. D. (2009). The effects of eccentric versus concentric resistance training on muscle strength and mass in healthy adults: A systematic review with meta-analysis. *British Journal of Sports Medicine*, 43(8), 556-568.
- van Ingen Schenau, G. J., Dorssers, W. M., Welter, T. G., Beelen, A., de Groot, G., & Jacobs, R. (1995). The control of mono-articular muscles in multijoint leg extensions in man. *The Journal of Physiology*, 484(1), 247-254.
- Wells, R., Morrissey, M., & Hughson, R. (1986). Internal work and physiological responses during concentric and eccentric cycle ergometry. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 55(3), 295-301.
- Whipp, B. J., & Wasserman, K. (1972). Oxygen uptake kinetics for various intensities of constant-load work. *Journal of Applied Physiology*, 33(3), 351-356.

V.2 Étude 2

Moduler la cadence affecte la perception de l'effort mais pas les altérations neuromusculaires lors d'un exercice de pédalage excentrique prolongé.

Cadence modulation during eccentric cycling affects perception of effort but not neuromuscular alterations.

Adrien Mater, Adrien Boly, Alain Martin, Romuald Lepers

Medicine & Science in Sports & Exercise

En navette

V.2.1 Résumé

Aucune étude n'a comparé l'effet de la cadence sur les altérations neuromusculaires à la suite d'un exercice de pédalage excentrique prolongé. Pourtant, une étude récente a montré que moduler la cadence affectait la consommation d'oxygène, l'activité musculaire (EMG) et la perception de l'effort. Dans la présente étude, 22 participant·es ont réalisé trois séances à 2-3 semaines d'intervalle. La première séance permettait de déterminer la puissance maximale lors d'un test incrémental concentrique (PMA), et de familiariser les participant·es avec le pédalage excentrique à deux cadences (30 et 60 rpm à 60% de PMA) et la procédure de test neuromusculaire. Les sessions 2 et 3 comportaient 30 minutes de pédalage excentrique à une cadence de 30 ou 60 rpm. La perception de l'effort, les paramètres cardiorespiratoires et l'activité EMG des muscles vastus lateralis et rectus femoris ont été recueillis pendant l'exercice. La force de contraction volontaire maximale (MVC) des extenseurs du genou, la force évoquée par des stimulations doubles à 100 Hz (Dt100) et à 10 Hz (Dt10), et le niveau d'activation volontaire (VAL) ont été évalués avant et après l'exercice. La consommation d'oxygène, l'activité EMG ainsi que la perception de l'effort étaient plus élevées à 30 qu'à 60 rpm ($p < 0,05$). La moment maximal volontaire, la force évoquée et le ratio Dt10/Dt100 ont diminué ($p < 0,01$) sans effet de la cadence (tous $p > 0,28$). Le VAL est resté constant après les deux exercices de pédalage excentrique ($p = 0,87$). Lorsqu'il était réalisé à la même puissance mécanique, l'exercice de pédalage excentrique à 30 rpm entraînait une perception de l'effort, une activité EMG et une demande cardiorespiratoire plus élevées que le pédalage à 60 rpm. Pourtant, la fatigabilité induite par l'exercice était similaire dans les deux conditions de pédalage excentrique sans altération d'origine centrale, ce qui suggère que le pédalage excentrique semble altérer plus spécifiquement la composante musculaire (ex. le couplage d'excitation-contraction). Dans un contexte de réadaptation, le pédalage excentrique à 60 rpm semble plus intéressant car il induirait une perception de l'effort plus faible pour une perte de force similaire par rapport à 30 rpm.

V.2.2 Abstract

Introduction: A recent study showed that cadence modulation during short eccentric (ECC) cycling exercise affects oxygen consumption (VO_2), muscular activity (EMG), and perception of effort (PE). This study examined the effect of cadence on VO_2 , EMG and PE during prolonged ECC cycling and exercise-induced neuromuscular alterations. **Methods:** 22 participants completed three sessions 2-3 weeks apart: 1) determination of the maximal concentric peak power output (PPO), familiarization with eccentric cycling at two cadences (30 and 60 rpm at 60%PPO) and neuromuscular testing procedure; 2) and 3) 30 min of eccentric cycling exercise at a cadence of 30 or 60 rpm. PE, cardiorespiratory parameters, and vastus lateralis and rectus femoris EMG were collected during exercise. The knee extensors' maximal voluntary contraction (MVC) torque, the torque evoked by double stimulations at 100 Hz (Dt100) and 10 Hz (Dt10), and the voluntary activation level (VAL) were evaluated before and after exercise. **Results:** VO_2 , EMG and PE were greater at 30 than 60 rpm (all $p < 0.05$). MVC torque, evoked torque and Dt10/Dt100 ratio decreased (all $p < 0.01$) without cadence effect (all $p > 0.28$). VAL remained constant after both eccentric cycling exercises ($p = 0.87$). **Conclusion:** When performed at the same power output, eccentric cycling exercise at 30 rpm elicited a greater PE, EMG and cardiorespiratory demands than pedaling at 60 rpm. Exercise-induced fatigability was similar in both eccentric cycling conditions without neural impairments, suggesting that eccentric cycling seemed to alter more specifically muscular function, such as the excitation-contraction coupling process. In a rehabilitation context, eccentric cycling at 60 rpm seems more interesting because it will induce lower PE for similar strength loss compared to 30 rpm.

V.2.3 Article

INTRODUCTION

Rehabilitation programs for patients suffering from cardiorespiratory diseases such as chronic obstructive pulmonary disease (COPD) aim to maintain quality of life and reverse the deleterious impact caused by loss of muscle mass and the progressive worsening of dyspnea. Rehabilitation programs incorporate locomotor exercises such as walking, running, or cycling as they involve large muscle mass needing a certain amount of cardiorespiratory demand. According to the ventilatory constraints and the lower limb muscle weakness of these patients, eccentric cycling has been proposed as a locomotor activity (Elmer et al., 2010) allowing to maximize benefits from rehabilitation (Peñailillo et al., 2022). Indeed, eccentric cycling requires 2.5 to 6 times less oxygen consumption required in concentric cycling at the same power output (Abbott et al., 1952). Another benefit of eccentric cycling is that it is perceived as less difficult (Clos et al., 2021). Even with these advantages, patients who show increased fatigability are not guaranteed to adhere to this type of exercise (Ekkekakis et al., 2011), and attention must be taken to how a session is prescribed to control exercise-induced fatigue. Interestingly, compared to concentric cycling, 30 min of eccentric cycling performed at a similar power output induces a similar loss of strength (Clos et al., 2021; Peñailillo et al., 2013). Moreover, even if eccentric cycling can induce muscle damage (Peñailillo et al., 2013), eccentric-induced muscle damage can be reduced by increasing the exercise intensity progressively during training programs (LaStayo et al., 2014).

Still, for a given power output, a wide selection of cadences can be used. The only recommendations from previous studies (Besson et al., 2013; Laroche et al., 2013) examining eccentric cycling in patients proposed to use low cadence (i.e., 15 rpm) according to an older investigation assessing alterations after eccentric maximal voluntary contraction (MVC) performed with biceps brachii (Chapman et al., 2006). Indeed, this study suggested that slow muscle contractions lead to lower muscle soreness compared to greater muscle velocity contraction. However, for a given power output, increasing the cadence results in a decrease in the torque applied to the pedals, and vice versa. Furthermore, it has been demonstrated that physiological responses are modulated by cadence in concentric pedaling. In this context, a previous study conducted in our laboratory showed that a cadence of 30 rpm generated greater perceived effort, oxygen consumption and muscular activity of knee extensors

compared to pedaling at 60 rpm (Mater et al., 2023). It's possible that these acute modulations of the physiological functions could lead to further impacts on fatigability and perceived effort when exercise lasts over time. Only one study (Ueda et al., 2020) compared the effect of maximal eccentric single-leg cycling exercise at 5 and 35 rpm on performance fatigability. Concentric knee extensors MVC torque (measured at 30°/s and 210°/s) decreased after cycling at 35 rpm, associated with a power output five times greater during the condition at 35 rpm. Regarding markers of muscle damage, delayed onset muscle soreness was greater until 4 days after cycling exercise at the higher cadence. In contrast, other markers of muscle damage, such as joint flexibility or muscle swelling, did not differ between pedaling cadence conditions. A recent study by the same team of researchers complements these results. The condition at 35 rpm was kept the same, and in a second condition, participants had to maintain maximal eccentric pedaling exercise at 5 rpm until they had completed the same amount of work. They showed that the exercise at 5 rpm lasted five times longer than the condition at 35 rpm, but in this context, the decrease in MVC torques, as well as the markers of muscle damage were similar between the two cadences used (Ueda et al., 2023). Unfortunately, a 5-min or prolonged maximal exercise used in those studies (Ueda et al., 2020, 2023), did not reflect the rehabilitation program for patients that generally lasts around 30 min at submaximal intensity.

In this context, the present study aimed to compare: i) the perceptual and cardiorespiratory responses during a 30-min eccentric cycling exercise performed at two different cadences (30 vs. 60 rpm) and ii) the changes in neuromuscular function of the knee extensor muscles following exercise. We hypothesized that muscular activation, perception of effort and cardiorespiratory responses would be greater during eccentric cycling exercise at 30 rpm compared with 60 rpm, as demonstrated in a previous study (Mater et al., 2023), but neuromuscular alterations would be similar for both cadence conditions.

METHODS

Participants

A required sample size of 16 was calculated based on the loss of maximal voluntary contraction force lead by cadences of 30 min of concentric cycling at 50 and 110 rpm (Sarre et al., 2005); from a dependent means t-test, an effect size of $d = 0.66$ —calculated from presented data— an alpha level of 0.05, and a power 0.80. Then, 22 healthy volunteers (13 males and 9 females) participated in this study (age: 22 ± 3 years old; height: 168 ± 19 cm and body mass: 68.5 ± 7.7

kg). Most participants were novices to ECC cycling and only practiced concentric cycling for daily commutes. Only three of them participated in an ECC cycling experiment 1 year before the present one. Participants were free from injuries in their lower limbs during the last 3 months. This study was conducted in accordance with the declaration of Helsinki (2008) and all participants signed a written informed consent. The experimental design of the study was approved by the regional ethics committee (CPP EST: approval no. A00064-49). Their mean concentric cycling peak power output (PPO) was 235.5 ± 46.7 W, corresponding to a peak oxygen uptake (VO_{2peak}) of 50.9 ± 7.8 mL·kg⁻¹·min⁻¹ and a maximal heart rate of 183 ± 9 bpm. Participants were thus defined as recreationally trained (De Pauw et al., 2013; Decroix et al., 2016).

Experimental procedures

All participants completed one familiarization session and two experimental sessions, separated by three weeks to one month. Experimental sessions were completed in randomized order at the same time of day (± 1 hour). Participants were instructed to avoid fatiguing exercises during the two days before each session and to keep the usual diet. During the familiarization session, the volunteers realized a continuous incremental cycling test (starting at 50 watts (W) with an increase of 1 W/3 s) on the concentric ergometer until exhaustion at freely chosen cadence, allowing determine peak power output (PPO, as the greater achieved power output before exhaustion) and maximal cardiorespiratory function. Then, the assessment of the knee extensors by neuromuscular function was realized before and immediately after 30 min of eccentric pedaling (15 min per cadence, 30 and 60 rpm in randomized order) at 60% PPO. This session aimed to familiarize the volunteers with the experimental procedures. Two semi-recumbent cycle ergometers were used for concentric (Ergoline GmbH, Ergoselect 600) and eccentric (Cyclus 2, Cyclus GmbH) cycling. The seat of the bikes was adjusted for each volunteer to have the same knee angles between the two bikes. Each experimental session started with a 10-min warm-up at 40% PPO followed by 30 s at PPO in concentric cycling. Then, participants completed two 30-min sessions of eccentric cycling at 60% PPO in isoload mode: one at 30 rpm (ECC30) and one at 60 rpm (ECC60), preceded and followed by an assessment of neuromuscular function of knee extensors. Between the end of the cycling exercise and the beginning of the neuromuscular function tests, the time latency was 1 min. Cardiorespiratory variables and muscular activity (electromyography, EMG) were

assessed during the pedaling exercise, and the participants rated their perceived exertion and muscle pain every 2 min in random order.

Electromyography

Bipolar wireless EMG units (Pico Cometa, Biometrics, France) were fixed on Ag/AgCl electrodes (recording over 10 mm; a center-to-center distance of 15 mm – 30x24mm ECG Electrode, Kendal, Cardinal Health, United States of America). The skin of the participants was prepared (shaved and cleaned with alcohol swabs), and electrodes were positioned on the belly of the vastus lateralis (VL), rectus femoris (RF), and biceps brachii (BB) muscles on the right part of the body, following the recommendations of Barbero (Barbero et al., 2012). The first session allowed us to define electrode positions using anatomical landmarks for all sessions. During the neuromuscular assessments and cycling exercises, EMG and torque were recorded at 2000 Hz with a Biopac MP150 unit and stored on AcqKnowledge 4.2 software (Biopac Systems Inc., United States of America) for offline analysis. EMG signals were amplified by 200 and filtered between 10 and 390 Hz.

Neuromuscular function

Volunteers were seated on an isokinetic dynamometer (System pro 5, Biodex Medical System, United States of America) with a hip and knee flexion at an angle of 90° (with an angle of 0° corresponding to maximal extension). Their trunk was maintained against the chair back with a belt to avoid any body movement. The knee angle axis was placed in front of the rotation axis dynamometer, and the right leg was strapped at the level of the ankle, using the articulated arm, 2 cm above the internal malleolus.

Percutaneous electrical stimulations were applied using a high-voltage constant-current stimulator (model DS7AH, Digitimer, United States of America) via a ball probe cathode (0.5 cm diameter), covered with cotton to reduce pain and manually pressed by the experimenter on the femoral nerve using a stylus. A self-adhesive anode (8 × 4 cm) was placed in the gluteal fossa. Stimulation intensity was progressively increased until both the evoked torque and the M-wave responses of VL and RF muscles plateaued. We then used 150% of this intensity (500 μ s, 400 V) to assess maximal M-wave (M_{MAX}) and associated muscle twitch properties.

Participants performed maximal voluntary contractions (MVC) of the knee extensors with their right leg during which they were strongly encouraged. Two MVCs were required (or three if the peak torque difference was greater than 5%) before the cycling exercise. The higher trials obtained before exercise were analyzed. After the exercise, the neuromuscular testing procedure was performed at least one time as fast as possible after the end of the exercise. During MVCs, one double stimulation (doublet, Dt) at 100Hz was manually delivered, and immediately after, at rest, two doublets (respectively at 100 Hz and 10Hz) as well as a single twitch (Tw) were automatically sent with a 4-s delay between them. The site of stimulation was marked for post-exercise stimulations.

Cardiorespiratory responses during the exercises

The wearable metabolic system (K5, Cosmed, France) was calibrated before each session according to company guidelines. The mask associated with the gas analyzer was fixed on the face of the participants just before the start and removed directly after the end of the cycling exercise. Maximal oxygen uptake and heart rate was assessed in the last 15-sec of the incremental test. Pre- and post-exercise neuromuscular testing were not performed with the mask to avoid impairing the procedure. The oxygen uptake ($\dot{V}O_2$, ml/kg/min), respiratory frequency (RF, bpm), and minute ventilation ($\dot{V}E$, L/min) were recorded during exercise. The heart rate (HR, bpm) was obtained using a chest strap heart rate monitor (HR Module, Garmin, United States of America) paired with the metabolic system.

Perceptual parameters

Participants were familiarized with the Borg CR100 Scale to measure perceptual parameters during the first session across the incremental test and eccentric pedaling. They announced their perception of effort (i.e., difficulty to control their legs and to breathe during cycling exercises) and muscle pain (i.e., how much it globally hurt in their leg muscles during cycling exercise). The two perceptual parameters were reported every 2 min during eccentric pedaling in random order. In addition, delayed onset muscle soreness (DOMS ; assessed by the question: what is your overall leg muscle pain when standing up from a chair ?) was reported 24 hours, 48 hours and 72 hours after the end of the cycling exercises.

Data analysis

Data 2.5 times standard deviations below and above the mean value were considered outliers and excluded from our statistical analysis. It represented 1.84% of data and was not kept for statistical analysis or presented in graphs or figures. For one participant, the double stimulations were not tolerated, and for another, the adhesive anode did not receive current after exercise for one session because of excessive sudation.

During pedaling exercise, metabolic parameters, subjective feeling and muscular activity were averaged every 6 min during cycling exercises (5 periods of time). Oxygen uptake and heart rate were expressed as a percentage of peak oxygen uptake obtained during the concentric incremental test and averaged over the last 15 s. Respiratory exchange ratio was average over the duration of exercise. EMG root mean square (RMS) was normalized by the EMG RMS obtained during the 30 s at PPO_{CONC} after the warming up of the same session. Perception of muscle pain sitting on the ergometer before the start of pedaling exercise was subtracted from muscle pain while pedaling. Maximal torque amplitude was analyzed for Dt100, Dt10, single twitch and MVC before and after cycling exercises. Dt10/Dt100 ratio was used to indicate a change in excitation-contraction coupling (Edwards et al., 1977). The contraction time (Ct) of Dt100, Dt10 and single twitch was measured from the onset of torque increase to its peak value. The rate of torque development (RTD, N.s⁻¹) was calculated by dividing the peak torque value by Ct, while the half-relaxation rate (HRR, N.s⁻¹) was measured from the end of the peak torque plateau —when applicable— to the point it fell to half its peak value. Both variables were the ratio between the change of torque upon the time. Strojnik and Komi's formula (1998) was used to obtain the voluntary activation level (VAL)(Strojnik & Komi, 1998), which includes the torque values at the moment of the stimulation (MVC_{stim}) and added by the stimulation (Dtsup) :

$$VAL = \left[1 - \left(\left(\frac{MVC_{stim}}{MVC} \right) \times \left(\frac{Dtsup}{Dt100} \right) \right) * 100 \right]$$

M_{MAX} duration, amplitude, and area for RF and VL muscles were investigated. RMS EMG during MVC was measured during 500 ms around the peak force and divided by M_{MAX} amplitude (EMG_{MAX}) to estimate the magnitude of voluntary neural drive. All data are expressed as mean ± SD. Minimal and maximal values among the participants were added to the table 2.

Statistical analyses

According to our hypothesis, data from ECC30 were compared to the ECC60. The effect of cadence over the exercise duration on perceptive parameters, muscular activity and cardiorespiratory function was assessed using two-way repeated-measure ANOVAs (CADENCE (2) x TIME (5)). Two-way repeated-measure ANOVAs (CADENCE (2) x TIME (2)) was used to compare neuromuscular function before and after eccentric cycling exercises. Last two-way repeated-measure ANOVAs (CADENCE (2) x TIME (2)) were used to evaluate the onset of perceived muscle pain days after the exercise compared to pre-exercise values (CADENCE (2) x TIME (4)). ANOVAs were used because all data followed a normal distribution (Shapiro-Wilk test). In case sphericity was violated, correction of Greenhouse-Geisser was applied. When significance was reached, post hoc multiple comparisons using the Holm procedure were conducted. In all statistical tests, the level of significance was set at $P < 0.05$. Effect sizes (d_z) and partial eta square (η^2_p) were calculated for followed-up analyses. Repeated measure correlation coefficients (r_{rm}) were calculated between perception of effort and its physiological correlates for both conditions together and separately at five time points. In parallel, repeated measure correlation coefficient between oxygen consumption and EMG activity of the vastus lateralis and rectus femoris muscle were performed. Statistical analysis was performed with the software JASP (version 0.16.1; JASP TEAM, Amsterdam, Netherlands) and R project (version 4.1.3. R Core Team)

RESULTS

Responses during the exercise

All cardiorespiratory parameters showed a CADENCE x TIME interaction (all $p < 0.01$; all $\eta^2_p > 0.20$ – figure 1). Oxygen consumption was greater during pedaling at 30 rpm compared with 60 rpm. Heart rate and minute ventilation showed a similar pattern as oxygen consumption. Respiratory frequency remained unchanged for both cadences until 18 min of exercise, then was greater at 30 rpm compared with 60 rpm. Respiratory exchange ratio ($0,76 \pm 0,05$) did not differ between both condition ($P = 0,89$; $\eta^2_p = 0,00$).

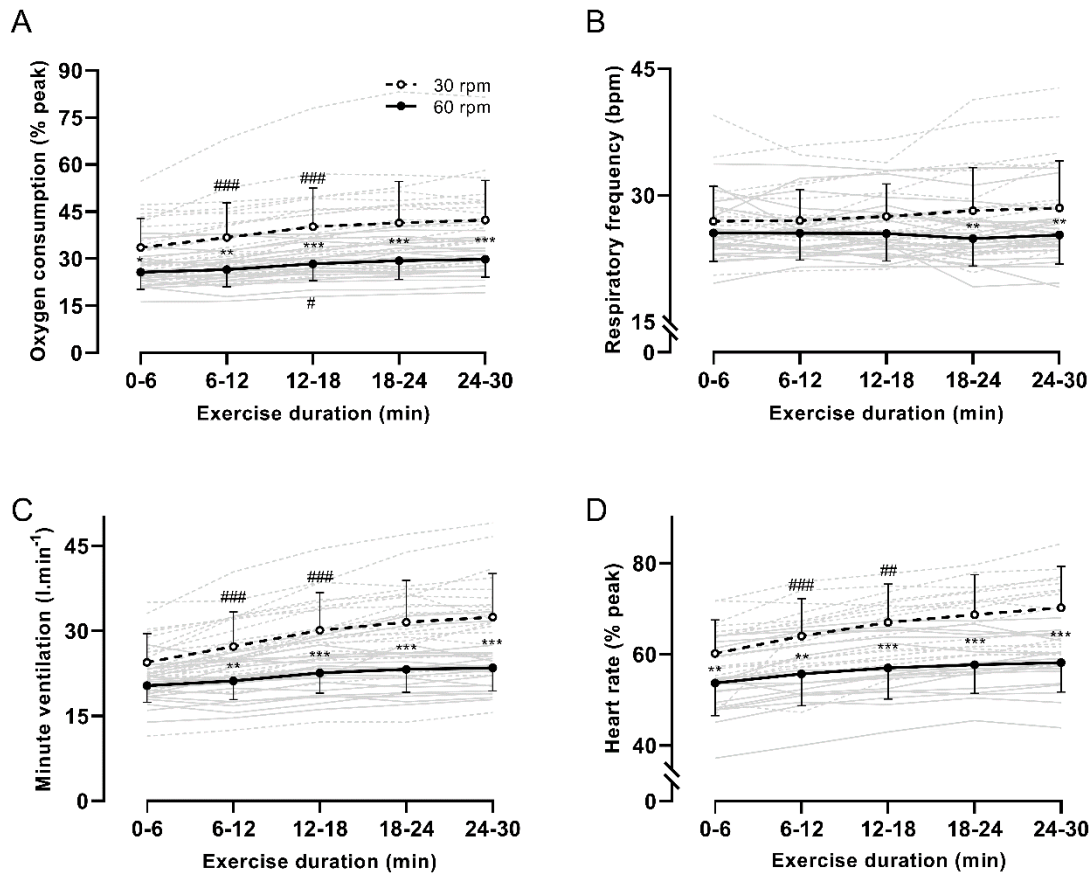


Figure 1: Cardiorespiratory function during the cycling exercises.

Panels A, B, C and D represent oxygen consumption, respiratory frequency, minute ventilation and heart rate, respectively. Signs are placed below the line for 60 rpm and above for 30 rpm condition, and between both lines when post-hoc test show a difference between 30 and 60 rpm. # indicates an increase of responses compared with the preceding six minutes, * means that responses were greater at 30 rpm compared to 60 rpm at the same time interval. For every symbol, one sign indicates $p < 0.05$, two signs indicate $p < 0.01$, and three signs indicate $p < 0.001$. Gray lines represent individuals. Error bars represent the standard deviation.

EMG activity of VL and RF muscles are presented in figure 2, panels A and B, respectively. VL muscle activity showed a main effect of CADENCE ($p < 0.001$; $\eta^2_p = 0.517$) with greater response at 30 rpm than at 60 rpm, and also increased with TIME ($p < 0.001$; $\eta^2_p = 0.469$). RF muscle activity showed only a main effect of CADENCE ($p < 0.05$; $\eta^2_p = 0.268$). EMG activity of BB muscle showed a CADENCE x TIME interaction ($p < 0.05$; $\eta^2_p = 0.19$) and a main effect of cadence ($p < 0.01$; $\eta^2_p = 0.34$). BB muscle activity was greater at the three last time periods than the second one only at 30 rpm.

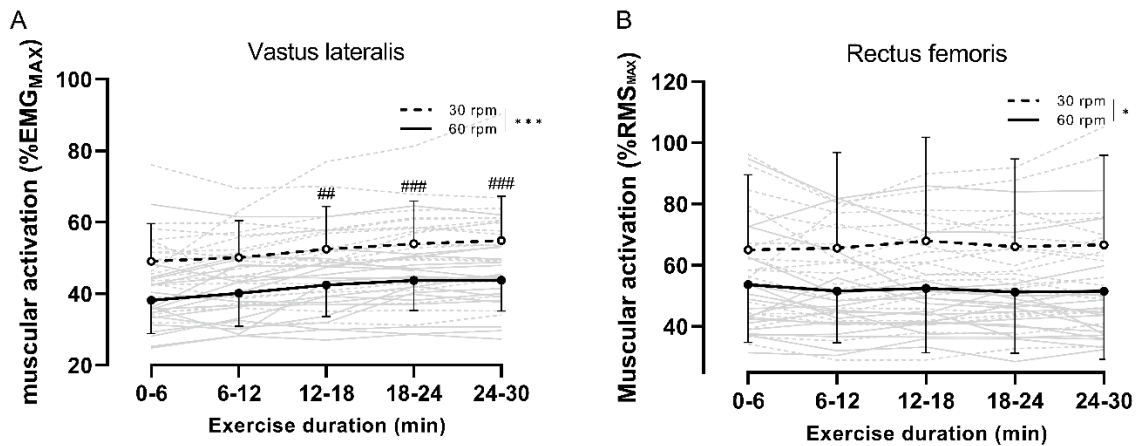


Figure 2 – Muscular activity of the different lower limb muscles.

Panels A and B represent vastus lateralis and rectus femoris muscles, respectively. Both vastus lateralis and rectus femoris muscles showed a main effect of CADENCE. Gray lines represent individuals. # indicates an increase in responses compared with the preceding six minutes for both conditions. * indicates difference between both conditions. For every symbol, one sign indicates $p < 0.05$, two signs indicate $p < 0.01$ and three signs indicate $p < 0.001$. Error bars represent the standard deviation.

Perception of effort showed a CADENCE x TIME interaction ($p < 0.001$; $\eta^2_p = 0.39$ – figure 3, panel A). Precisely, perception of effort increased in both conditions, and was greater at ECC30 compared with ECC60. As shown in figure 3 – panel B, perceived muscle pain increased with TIME ($p < 0.001$; $\eta^2_p = 0.74$) without difference between cadence ($p = 0.14$; $\eta^2_p = 0.1$). It increased at each duration point compared with the preceding six minutes (all $p < 0.01$; all $\eta^2_p > 0.42$).

Repeated measured correlations

The repeated-measures correlation coefficients between perceived exertion and its correlates, and between oxygen consumption and muscle activation of the lower limb muscles are presented in Table 1. All correlations have been presented both grouped and separately for each cadence.

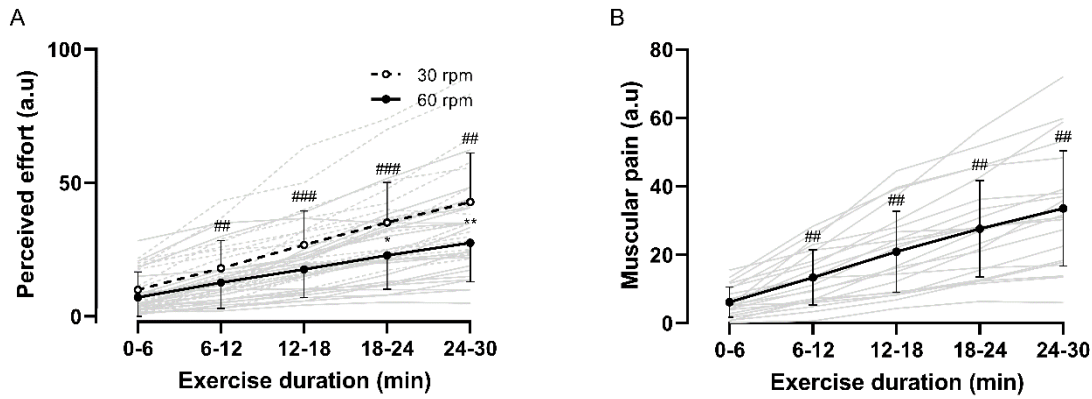


Figure 3 – Mean (SD) of perceived effort and lower limb muscle pain.

Panels A and B represent the perception of effort and muscle pain, respectively. Values of the two cadences are averaged when two-way repeated-measures ANOVA did not show a significant CADENCE x TIME interaction effect. Gray lines represent individuals. Signs are placed below the line for 60 rpm and above for 30 rpm condition, and between both lines when post-hoc test show a difference between 30 and 60 rpm. # indicates an increase of responses compared with the preceding six minutes, * means that responses were greater at 30 rpm compared to 60 rpm at the same time interval. For every symbol, one sign indicates $p < 0.05$, two signs indicate $p < 0.01$ and three signs indicate $p < 0.001$.

	Correlation with perception of effort				Correlation with oxygen consumption	
	Respiratory frequency	EMG RF	EMG VL	EMG BB	EMG RF	EMG VL
Rmcorr both condition						
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
correlation coefficient	0.38	0.32	0.55	0.32	0.50	0.68
Rmcorr ECC₃₀						
p-value	0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
correlation coefficient	0.52	0.45	0.59	0.48	0.47	0.74
Rmcorr ECC₆₀						
p-value	0.22	0.07	< 0.001	0.27	0.35	< 0.001
correlation coefficient	-0.13	-0.20	0.62	0.12	0.11	0.68

Table 1 : Repeated measure correlation (Rmcorr) for correlates of perception of effort and oxygen consumption.

All correlation coefficients were calculated for five time points per participant.

Neuromuscular changes from before to immediately after the exercise

Knee MVC torque decreased by an average of $17.2 \pm 10.1\%$ with TIME ($p < 0.001$; $\eta^2_p = 0.764$ – figure 4, panel A) without effect induced by CADENCE ($p = 0.35$; $\eta^2_p = 0.044$). VAL did not

show any effect of TIME or CADENCE (all $p > 0.13$; all $\eta^2_p < 0.13$, figure 4, panel B). Both EMG_{MAX} of VL and RF muscles showed no effect of TIME or CADENCE (all $p > 0.22$; all $\eta^2_p < 0.11$ – table 2).

Evoked torques (i.e., Dt100, Dt10, Tw – table 2) decreased by about $22.6 \pm 21.1\%$ with TIME (all $p < 0.01$; all $\eta^2_p > 0.21$) without main effect of CADENCE (all $p > 0.28$; all $\eta^2_p < 0.07$) except for torque evoked by Dt10 ($p < 0.04$; $\eta^2_p = 0.214$). Dt10/Dt100 ratio showed TIME and CADENCE effect (all $p < 0.001$; all $\eta^2_p > 0.532$), without significant CADENCE x TIME interaction ($p = 0.08$; $\eta^2_p = 0.158$). All Ct, RTD and HRR associated with electrical stimulations showed a TIME effect (all $p < 0.048$, all $\eta^2_p > 0.2$) except Dt100 Ct, Tw- RTD and Tw-HRR.

M-wave characteristics are presented in table 2. Excepted for RF muscle, M_{MAX} duration decreased with TIME ($p < 0.001$; $\eta^2_p = 0.537$) whatever CADENCE ($p = 0.87$; $\eta^2_p = 0.02$), all other M-waves characteristics for both muscles did not show any change (all $p > 0.06$; all $\eta^2_p < 0.25$).

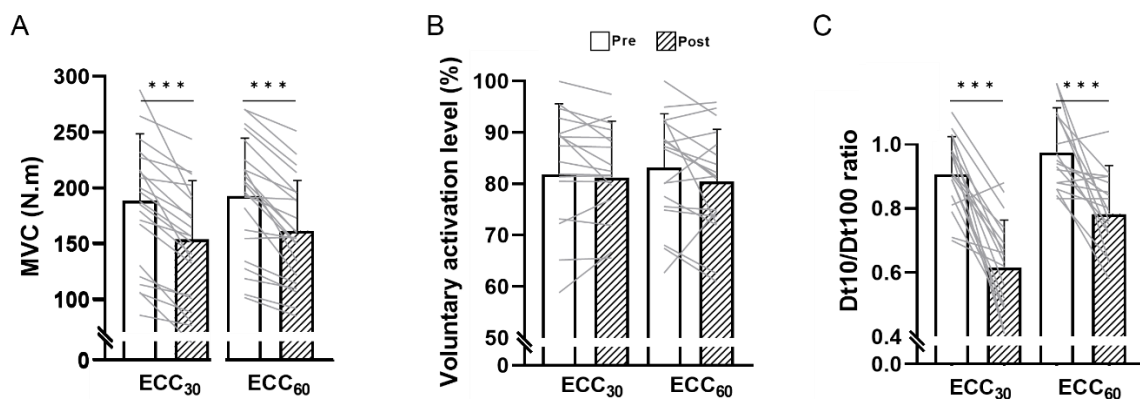


Figure 4 – Knee extensors maximal voluntary isometric contraction torque, voluntary activation level and Dt10/Dt100 ratio before and after cycling exercises.

Panels A, B and C represent maximal voluntary contraction torque, voluntary activation level and Dt10:Dt100 ratio, respectively. Gray lines represent individuals. *** indicate a difference independent of CADENCE with $p < 0.001$.

Delayed onset muscle soreness

Perceived muscle pain days after exercises showed a main effect of TIME ($p < 0.001$; $\eta^2_p = 0.31$) only. More precisely, muscle pain increased 24h after exercise (25.1 ± 10.5 a.u), compared to pre-exercise values (1.0 ± 2.1 a.u), remained at high values 48h after exercise (23.7 ± 14.0 a.u) and showed a decrease at 72h post-exercise (12.6 ± 10.2 a.u) but remained higher than value reported before (all $p < 0.001$; all $d > 0.8$, compared to pre-exercise values).

Variable	Main effect	Condition	PRE	POST	Effect size
RMS EMG _{MAX} /M _{max} Vastus lateralis	No effect	ECC30	0.048 ± 0.019	0.049 ± 0.025	0.28
		ECC60	0.064 ± 0.038	0.069 ± 0.055	0.05
RMS EMG _{MAX} /M _{max} Rectus femoris	No effect	ECC30	0.067 ± 0.03	0.061 ± 0.041	0.02
		ECC60	0.076 ± 0.054	0.077 ± 0.057	0.02
Dt100 amplitude (N.m)	TIME ***	ECC30	64.9 ± 16.8	57.0 ± 19.9	0.41
		ECC60	64.3 ± 18.7	56.4 ± 20.8	0.41
Dt100 Ct (ms)	No effect	ECC30	84.0 ± 12.8	79.1 ± 10.9	0.34
		ECC60	82.8 ± 14.8	78.8 ± 18.0	0.28
Dt100 RTD (N.s ⁻¹)	TIME *	ECC30	797 ± 267	723 ± 242	0.26
		ECC60	809 ± 311	755 ± 314	0.19
Dt100 HRR (N.s ⁻¹)	TIME ***	ECC30	461 ± 208	628 ± 275	0.59
		ECC60	496 ± 287	594 ± 341	0.35
Dt10 amplitude (N.m)	TIME *** CADENCE *	ECC30	58.9 ± 17.5	36.3 ± 17.7	1.23
		ECC60	62.9 ± 21.9	42.8 ± 15.8	1.09
Dt10 Ct (ms)	TIME ***	ECC30	159.7 ± 6.6	146.8 ± 13.3	1.02
		ECC60	159.2 ± 11.4	147.1 ± 16.9	0.96
Dt10 RTD (N.s ⁻¹)	TIME *** CADENCE *	ECC30	369 ± 107	243 ± 107	1.07
		ECC60	397 ± 148	289 ± 104	0.92
Dt10 HRR (N.s ⁻¹)	TIME *	ECC30	530 ± 230	432 ± 259	0.37
		ECC60	588 ± 309	521 ± 256	0.25
Tw (N.m)	TIME ***	ECC30	37.4 ± 11.3	29.6 ± 12.8	0.59
		ECC60	39.1 ± 15.5	31.8 ± 12.7	0.55
Tw Ct (ms)	TIME *	ECC30	72.7 ± 8.5	64.6 ± 11.0	0.55
		ECC60	72.3 ± 17.1	66.4 ± 19.9	0.40
Tw-RTD (N.s ⁻¹)	No effect	ECC30	520 ± 157	457 ± 165	0.33
		ECC60	562 ± 232	512 ± 214	0.26
Tw-HRR (N.s ⁻¹)	No effect	ECC30	371 ± 183	354 ± 172	0.07
		ECC60	372 ± 225	475 ± 289	0.47
Vastus lateralis M _{MAX} duration (ms)	No effect	ECC30	18.2 ± 4.7	17 ± 5.1	0.23
		ECC60	18.6 ± 4.9	17.8 ± 5.7	0.16
Vastus lateralis M _{MAX} amplitude (mV)	No effect	ECC30	1.68 ± 0.69	1.37 ± 0.65	0.07
		ECC60	1.26 ± 0.77	1.10 ± 0.67	0.21
Vastus lateralis M _{MAX} area (mV.ms)	No effect	ECC30	8 ± 3	6 ± 3	0.07
		ECC60	6 ± 4	5 ± 3	0.21
Rectus femoris M _{MAX} duration (ms)	TIME ***	ECC30	19.3 ± 2.3	18.2 ± 2.4	0.41
		ECC60	20 ± 3.5	18.9 ± 3.4	0.38
Rectus femoris M _{MAX} amplitude (mV)	No effect	ECC30	1.10 ± 0.47	1.06 ± 0.46	0.07
		ECC60	1.16 ± 0.53	1.04 ± 0.51	0.24
Rectus femoris M _{MAX} area (mV.ms)	No effect	ECC30	5 ± 2	5 ± 3	0.15
		ECC60	6 ± 2	5 ± 3	0.17

Table 2. Changes in neuromuscular parameters from before (PRE) to after (POST) cycling exercise.

*indicates an effect on the corresponding factor of the two-way repeated-measures ANOVA. For every symbol, one sign indicates $p < 0.05$ and three signs indicate $p < 0.001$. The effect size relates to the difference between PRE and POST. RMS EMG_{MAX}/M_{max} : maximal muscle activation normalized with M_{MAX} area. Dt100: doublet 100Hz. Dt10: doublet 10Hz. Ct: contraction time. RTD: rate of torque development. HRR: half relaxation rate.

DISCUSSION

This study was the first to compare exercise-induced fatigue to different cadences (i.e., 30 and 60 rpm) during and after 30 min of eccentric cycling at the same power output (60% of concentric PPO). The results showed that perceived exertion, cardiorespiratory responses and muscular activation were greater during cycling at 30 rpm compared to 60 rpm, but knee extensors fatigability did not differ between cadence conditions. Moreover, both conditions lead to similar muscle pain and peripheral function impairment (i.e., evoked torque and excitation-contraction coupling) without central alteration change (i.e., VAL).

During exercise

The present findings on the effect of cadence during eccentric cycling on perceptual parameters, cardiorespiratory function and knee extensor muscle activity complement previous research on eccentric cycling. During the initial phase of exercise (0-6min), cardiorespiratory responses were comparable to those observed in a previous study (Mater et al., 2023) and were greater at 30 rpm (33.6 % VO_{2peak}) compared to 60 rpm (25.7 % VO_{2peak}). Then, the increase in cardiorespiratory responses was most pronounced at the lowest cadence. The greater cardiorespiratory response at 30 rpm is associated with the higher EMG activity of the vastus lateralis and rectus femoris muscles at 30 rpm compared to 60 rpm. Indeed, both VL and RF muscles showed a main effect of CADENCE, highlighting greater neuromuscular recruitment (number of motor units and/or discharge frequency) at 30 rpm compared to 60 rpm (Mater et al., 2023). Furthermore, the rise in oxygen consumption appears to be partly associated with the increase in EMG activity of the vastus lateralis muscle only. Finally, even if the knee extensor muscles are known to absorb the larger part of the power output during eccentric cycling (Elmer et al., 2010), the greater increase in oxygen consumption at 30 rpm throughout the duration of exercise could be mediated by a progressive contribution of other muscles.

Perception of effort is known to be mediated by central feedback (the corollary discharge associated with the efference copy of the central motor drive) and strongly associated with respiratory frequency during concentric cycling (Nicolò et al., 2016). Present results showed that, overall, perception of effort was moderately correlated with respiratory frequency ($r_{rm} = 0.38$, $p < 0.001$) and strongly correlated to EMG activity of vastus lateralis muscle ($r_{rm} = 0.55$, $p < 0.001$). When conditions were assessed separately, perception of effort was largely

correlated with respiratory frequency at 30 rpm but not at 60 rpm. This absence of correlation at 60 rpm has already been observed in a previous study using similar power output (Clos et al., 2021). In parallel, for both cadences assessed separately, the perception of effort was strongly correlated EMG activity of vastus lateralis muscle (all $r_{rm} = 0.59$, all $p < 0.001$)(de Morree & Marcora, 2012). Since the EMG activity of the vastus lateralis muscle is largely lower at 60 than at 30 rpm, it appears that the lower force applied to the pedals may contribute to the lower perception of effort during ECC cycling at 60 rpm. Conversely, the greatest respiratory frequency at 30 than 60 rpm, as well as the presence of a large correlation between perception of effort and respiratory frequency at 30 rpm but not at 60 rpm, might indicate that respiratory frequency has a significant contribution to perception of effort at lowest the cadence. Lechaue et al. (2014) also showed a concomitant increase in respiratory frequency with power output during an eccentric cycling incremental test. It was explained by a greater requirement of trunk stabilization, highlighted by greater muscle activity of the biceps brachial muscle at high intensity and lower cadence, which could be associated with a limitation for rib cage expansion (Lechaue et al., 2014). It's possible that this needs to keep the trunk fixed at 30 rpm was considered when participants reported their perception of effort, although it was asked to the participants to focus on their difficulty to breath and hold the movement of the pedals. Indeed, the strong correlation is observed between the perception of effort and the EMG activation of the BB at 30 rpm only. All the points mentioned above may partly explain the greater perception of effort when cycling at 30 rpm compared to 60 rpm.

As previously demonstrated, muscle pain could be dissociated from perception of effort (O'Connor & Cook, 1999) because the underlying phenomena are different (Bergevin et al., 2023). However, although pain does not directly affect the central processes associated with the perception of effort, it can nevertheless impact both the ability to generate force and patients' adherence to exercise (Bank et al., 2013). Here muscle pain, referred as "how it hurt in the quadriceps muscles", increased during cycling without difference between cadences. However, it is possible that the reasons are not the same for both cadences. Indeed, participants' oral comments during the 30 rpm condition sounded more like pain associated with muscle compression. Those informal exchanges let us think that mechanical muscle tension induced by the lowest cadence, thus high level of torque upon pedals, could activate types III-IV afferents known to contribute to the onset of acute muscle pain. On the other hand,

participants expressed difficulty in maintaining an exact cadence of 60 rpm but suggested that it would probably be easier around 55 rpm. A cadence slightly below 60 rpm corresponds to the cadence estimated to minimize muscle activation in our previous study (55.9 ± 9.3 rpm)(Mater et al., 2023). Indeed, although instruction was to focus on pain, it is possible that the participants, despite being familiarized during the first session, did not fully dissociate exercise-related sensation such as muscle pain with discomfort or pain from body parts such as foot and knee (Pageaux, 2016).

Neuromuscular alterations following cycling exercise

Pedaling cadence had no effect on the decrease in maximal voluntary isometric contraction torque. MVC loss immediately after exercise was in line ($\approx -18\%$) with results obtained with a similar experimental design (i.e., 30min at 60% PPO and 60 rpm) (Clos et al., 2021; Peñailillo et al., 2013). This reduction was not accompanied by neural alterations (VAL, EMG_{MAX} for VL and RF muscles), regardless of the cadence. Our results do not agree with all the findings of one study mentioned above. Indeed, while Clos et al. (2021) showed a decrease in VAL ($\approx -2.2\%$) after eccentric cycling at 60 rpm, our data did not reveal a significant decline, which could be explained by a high interindividual variability. Conversely, in both studies, maximal central drive (EMG_{MAX} during MVC) was not altered whether cycling exercise was performed at 30 rpm or 60 rpm. Clos et al. (2021) assumed that the decrease in VAL was due to the discharge of nociceptive afferents III-IV (known to inhibit the motor control of knee extensor muscles and alter the spinal path(Sidhu et al., 2017)) since the participants reported muscular pain during walking immediately after exercise. Our longer familiarization period than Clos et al. (2021) (30 min vs. 15 min) may have induced a repeated bout effect and, consequently, more significant neural adaptations after the first session of eccentric cycling (Hyldahl et al., 2017). This repeated bout effect could have limited the impact of muscular pain during the second exposure, by reducing the discharge of afferents.

Muscle activation of both vastus lateralis and rectus femoris muscles demonstrated an overall effect of cadence, highlighting greater neuromuscular recruitment (number of motor units and/or discharge frequency) at 30 rpm compared to 60 rpm (Mater et al., 2023). However, despite stable power output, an increased EMG of the vastus lateralis muscle with no difference between cadences during exercise, evidenced a reduced muscle efficiency, regardless of cadence. In addition, muscular function was similarly affected by eccentric cycling

for both cadences without a cadence effect. Along with the decrease in MVC torque, the present study showed a reduction of the amplitude of electrically evoked torque (Dt100, Dt10 and Tw) after exercise without difference between conditions. In addition, sarcolemmal excitability (i.e., M-wave) was moderately impacted by exercise, again without the influence of experimental conditions as suggested by the decrease in M_{MAX} duration of the rectus femoris muscle while an increase in EMG was only shown for the vastus lateralis muscle during the exercise. This difference between the muscles can be explained by their functional differences. While the vastus lateralis muscle is mono-articular and absorbs the majority of the power, the rectus femoris muscle, being bi-articular, is more involved in force orientation. The alterations observed during an eccentric exercise (i.e. an increased in EMG signal of the vastus lateralis muscle only) do not always reflect those observed with neuromuscular tests performed post-exercise in isometric condition. Indeed, it has been shown that a maximal voluntary isometric contraction does not highlight the specific decreased in functional capacity caused by a fatiguing exercise in concentric and eccentric modes (Clos et al., 2020). Finally, the reduction in the low-to-high frequency stimulation response (Dt10/Dt100 ratio) suggested an alteration in excitation-contraction coupling known as specific eccentric-induced muscular alteration affecting Ca^{2+} release in the sarcoplasmic reticulum (Allen, 2001). These results confirm that locomotor eccentric exercise notably alters excitation-contraction coupling (Clos et al., 2021; Garnier et al., 2018; Giandolini et al., 2016). Furthermore, muscle soreness reported in the days following experimental sessions was indirect evidence of histological damage.

CONCLUSIONS

When performed at the same power output, eccentric cycling exercise at 30 rpm elicited a greater perception of effort, muscle activation and cardiorespiratory demands than pedaling at 60 rpm. However, performance fatigability (i.e., MVC torque decline) and neuromuscular alteration (e.g., excitation-contraction coupling alteration) following exercise were not influenced by cycling cadence, suggesting a dissociation between modulations during exercise and exercise-induced neuromuscular alterations. In rehabilitation, clinicians need to bear in mind that eccentric cycling performed at low cadence is perceived more difficult and induces greater cardiovascular demands. However, if a lack of coordination forces patients to use a low cadence (Besson et al., 2013 ; Laroche et al., 2013) at the start of the training period, thus the

intensity of the exercise should be reduced to avoid generating a too high perception of effort, which would hinder patients in their physical activity. Then, because used higher cadenced should allow to absorb greater power output (Green et al., 2018) and cadence about 60 rpm lead to the lower cardiorespiratory demands, rehabilitation program could propose to gradually increase cadence from 30 to 60 rpm with increase in power output.

References

- Abbott, B. C., Bigland, B., & Ritchie, J. M. (1952). The physiological cost of negative work. *The Journal of Physiology*, 117(3), 380-390.
- Allen, D. G. (2001). Eccentric muscle damage : Mechanisms of early reduction of force: Eccentric muscle damage. *Acta Physiologica Scandinavica*, 171(3), 311-319.
- Bank, P. j. m., Peper, C. e., Marinus, J., Beek, P. j., & van Hilten, J. j. (2013). Motor consequences of experimentally induced limb pain : A systematic review. *European Journal of Pain*, 17(2), 145-157.
- Barbero, M., Merletti, R., & Rainoldi, A. (2012). *Atlas of Muscle Innervation Zones : Understanding Surface Electromyography and Its Applications*. Springer Science & Business Media.
- Bergevin, M., Steele, J., Payen de la Garanderie, M., Feral-Basin, C., Marcora, S. M., Rainville, P., Caron, J. G., & Pageaux, B. (2023). Pharmacological Blockade of Muscle Afferents and Perception of Effort : A Systematic Review with Meta-analysis. *Sports Medicine*, 53(2), 415-435.
- Besson, D., Jousain, C., Gremeaux, V., Morisset, C., Laurent, Y., Casillas, J.-M., & Laroche, D. (2013). Eccentric training in chronic heart failure : Feasibility and functional effects. Results of a comparative study. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 56(1), 30-40.
- Chapman, D., Newton, M., Sacco, P., & Nosaka, K. (2006). Greater Muscle Damage Induced by Fast Versus Slow Velocity Eccentric Exercise. *International Journal of Sports Medicine*, 27(8), 591-598.
- Clos, P., Garnier, Y., Martin, A., & Lepers, R. (2020). Corticospinal excitability is altered similarly following concentric and eccentric maximal contractions. *European Journal of Applied Physiology*, 120(6), 1457-1469.
- Clos, P., Mater, A., Laroche, D., & Lepers, R. (2021). Concentric versus eccentric cycling at equal power output or effort perception : Neuromuscular alterations and muscle pain. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, sms.14053.
- De Pauw, K., Roelands, B., Cheung, S., De Geus, B., Rietjens, G., & Meeusen, R. (2013). Guidelines to Classify Subject Groups in Sport-Science Research. *International journal of sports physiology and performance*, 8, 111-122.
- Decroix, L., De Pauw, K., Foster, C., & Meeusen, R. (2016). Guidelines to Classify Female Subject Groups in Sport-Science Research. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 11(2), 204-213.
- de Morree, H. M., & Marcora, S. M. (2012). Frowning muscle activity and perception of effort during constant-workload cycling. *European Journal of Applied Physiology*, 112(5), 1967-1972.

Edwards, R. H., Hill, D. K., Jones, D. A., & Merton, P. A. (1977). Fatigue of long duration in human skeletal muscle after exercise. *The Journal of Physiology*, 272(3), 769-778.

Ekkekakis, P., Parfitt, G., & Petruzzello, S. J. (2011). The pleasure and displeasure people feel when they exercise at different intensities : Decennial update and progress towards a tripartite rationale for exercise intensity prescription. *Sports Medicine (Auckland, N.Z.)*, 41(8), 641-671.

Elmer, S. J., Madigan, M. L., LaStayo, P. C., & Martin, J. C. (2010). Joint-specific power absorption during eccentric cycling. *Clinical Biomechanics*, 25(2), 154-158.

Garnier, Y. M., Lepers, R., Dubau, Q., Pageaux, B., & Paizis, C. (2018). Neuromuscular and perceptual responses to moderate-intensity incline, level and decline treadmill exercise. *European Journal of Applied Physiology*, 118(10), 2039-2053.

Giandolini, M., Horvais, N., Rossi, J., Millet, G. Y., Morin, J.-B., & Samozino, P. (2016). Acute and delayed peripheral and central neuromuscular alterations induced by a short and intense downhill trail run. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 26(11), 1321-1333.

Hyldahl, R. D., Chen, T. C., & Nosaka, K. (2017). Mechanisms and Mediators of the Skeletal Muscle Repeated Bout Effect. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 45(1), 24-33.

Laroche, D., Joussain, C., Espagnac, C., Morisset, C., Tordi, N., Gremeaux, V., & Casillas, J.-M. (2013). Is It Possible to Individualize Intensity of Eccentric Cycling Exercise From Perceived Exertion on Concentric Test? *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 94(8), 1621-1627.e1.

LaStayo, P., Marcus, R., Dibble, L., Frajacom, F., & Lindstedt, S. (2014). Eccentric exercise in rehabilitation : Safety, feasibility, and application. *Journal of Applied Physiology*, 116(11), 1426-1434.

Lechave, J. B., Perrault, H., Aguilaniu, B., Isner-Horobeti, M. E., Martin, V., Coudeyre, E., & Richard, R. (2014). Breathing patterns during eccentric exercise. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 202, 53-58.

Mater, A., Boly, A., Assadi, H. É., Martin, A., & Lepers, R. (2023). Effect of Cadence on Physiological and Perceptual Responses during Eccentric Cycling at Different Power Outputs. *Medicine and Science in Sports and Exercise*.

Nicolò, A., Marcora, S. M., & Sacchetti, M. (2016). Respiratory frequency is strongly associated with perceived exertion during time trials of different duration. *Journal of Sports Sciences*, 34(13), 1199-1206.

O'Connor, P. J., & Cook, D. B. (1999). Exercise and Pain : The Neurobiology, Measurement, and Laboratory Study of Pain in Relation to Exercise in Humans. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 27, 119-166.

Pageaux, B. (2016). Perception of effort in Exercise Science : Definition, measurement and perspectives. *European Journal of Sport Science*, 16(8), 885-894.

Peñailillo, L., Blazevich, A., Numazawa, H., & Nosaka, K. (2013). Metabolic and Muscle Damage Profiles of Concentric versus Repeated Eccentric Cycling. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 45(9), 1773-1781.

Peñailillo, L., Valladares-Ide, D., Jannas-Velas, S., Flores-Opazo, M., Jalón, M., Mendoza, L., Nuñez, I., & Diaz-Patiño, O. (2022). Effects of eccentric, concentric and eccentric/concentric training on muscle function and mass, functional performance, cardiometabolic health, quality of life and molecular adaptations of skeletal muscle in COPD patients: A multicentre randomised trial. *BMC Pulmonary Medicine*, 22(1), 278.

Sarre, G., Lepers, R., & van Hoecke, J. (2005). Stability of pedalling mechanics during a prolonged cycling exercise performed at different cadences. *Journal of Sports Sciences*, 23(7), 693-701.

Sidhu, S. K., Weavil, J. C., Mangum, T. S., Jessop, J. E., Richardson, R. S., Morgan, D. E., & Amann, M. (2017). Group III/IV locomotor muscle afferents alter motor cortical and corticospinal excitability and promote central fatigue during cycling exercise. *Clinical Neurophysiology*, 128(1), 44-55.

Strojnik, V., & Komi, P. V. (1998). Neuromuscular fatigue after maximal stretch-shortening cycle exercise. *Journal of Applied Physiology*, 84(1), 344-350.

Ueda, H., Saegusa, R., Tsuchiya, Y., & Ochi, E. (2023). Pedal cadence does not affect muscle damage to eccentric cycling performed at similar mechanical work. *Frontiers in Physiology*, 14, 1140359.

Ueda, H., Tsuchiya, Y., & Ochi, E. (2020). Fast-Velocity Eccentric Cycling Exercise Causes Greater Muscle Damage Than Slow Eccentric Cycling. *Frontiers in Physiology*, 11, 596640.

V.2.4 Synthèse des études 1 et 2

Les études 1 et 2 ont permis de comparer les effets aigus de la cadence lors d'un exercice de pédalage excentrique sur les fonctions neuromusculaire, cardiorespiratoire et perceptive. La première étude a permis de décrire les modulations engendrées par une large plage de cadence (de 30 à 90 rpm). La seconde étude a permis de détailler l'effet d'une séance prolongée à deux cadences spécifiquement choisies parce qu'elles induisaient différentes réponses aiguës mis en avant par la première étude.

L'étude 1 a montré qu'il existe des relations curvilinéaires entre la cadence et les réponses physiologiques et perceptive. Ces relations ont toutes un minimum proche de 60 rpm, ce qui signifie qu'à ces cadences, les réponses physiologique et perceptive étaient minimisées. Alors accélérer ou ralentir la cadence, par rapport à cette « cadence optimale », entraînait une augmentation des réponses physiologiques et perceptive. Cette étude a aussi montré que pour les deux puissances étudiées (40 et 60% de PMA), ces cadences dites optimales n'augmentent pas avec la puissance comme cela a déjà été montré en pédalage concentrique (Ansley et al., 2009).

Ces réponses physiologiques et perceptive différentes en fonction des cadences utilisées ont à nouveau été mesurées dans l'étude 2. En effet, la consommation d'oxygène, l'activité EMG des muscles vastus lateralis et rectus femoris, ainsi que la perception de l'effort étaient plus élevées lorsque l'exercice était réalisé à 30 plutôt qu'à 60 rpm. Malgré ces différences mesurées pendant l'exercice, la capacité fonctionnelle (c.-à-d. la force maximale volontaire) ainsi que les altérations neuromusculaires n'ont pas été plus impactées à une cadence plutôt qu'une autre. Les altérations neuromusculaires étaient d'origine périphérique (c.-à-d. baisse de moment évoqué par stimulations). Enfin, le couplage excitation-contraction, mis en avant par le ratio dt_{10}/dt_{100} , était impacté.

V.3 Étude 3

Effet d'un entraînement en pédalage excentrique à différentes cadences sur les adaptations fonctionnelles.

Functional adaptations following eccentric cycling training at different cadences.

Adrien Mater, Alain Martin, Clos Pierre, Romuald Lepers

À compléter avant soumission

V.3.1 Note

Suite à différentes contraintes rencontrées lors de la thèse, le nombre de participants ayant pris part à cette étude est faible. Dans ce contexte, j'ai choisi de réaliser des statistiques permettant une appréciation des premiers résultats concernant les données de contractions maximales volontaires, de saut, d'efficacité de pédalage et de perte de moment mesurée lors de la première et dernière séance d'entraînement. L'effet a été considéré comme significatif pour une valeur p de 0,05, mais étant donné le faible nombre de participants, nous avons décidé de discuter nos résultats avec des valeurs de taille d'effet lorsque le nombre estimé de participants, permettant d'aboutir à un effet significatif, approchait le nombre de ceux déjà inclus dans cette étude (G-power, version 3.9, Université de Kiel, Allemagne). Ces données auraient dû servir à discriminer la nature des adaptations neuromusculaires. Les résultats n'étant que préliminaires, les données d'échographie et associées aux stimulations périphériques (VAL, RMS EMG_{MAX}/M_{MAX}, Dt100, ...) seront ajoutées en matériel supplémentaire à la fin de l'article, mais ne seront pas discutées. Ces résultats sont donc à considérer avec prudence, et les groupes seront complétés pour pouvoir soumettre l'article avec un nombre de participant·es satisfaisant.

V.3.2 Résumé

Le pédalage excentrique est un exercice adapté pour les patient-es atteint-es de maladies cardiorespiratoires. Notre étude s'est intéressée à l'effet de la cadence de pédalage sur les adaptations fonctionnelles à la suite d'un entraînement en pédalage excentrique. Vingt-trois participant-es, réparti-es en 3 groupes, ont réalisé un entraînement (18 séances de 20 à 30 min) à une cadence 30 rpm (EXC₃₀), une cadence de 60 rpm (EXC₆₀) ou ont maintenu leurs activités (CONT, contrôle) durant une période de six semaines. La puissance mécanique était la même entre les deux groupes expérimentaux. La perception de l'effort et la fréquence cardiaque étaient reportées à chaque séance d'entraînement. La douleur musculaire et la fatigue étaient reportées le lendemain de chaque session. Le moment maximal volontaire isométrique, concentrique et excentrique, ainsi que l'efficacité de pédalage concentrique et excentrique ont été évaluées avant et après l'entraînement. De plus, la perte de moment maximal volontaire isométrique était testée suite à la première et à la dernière séance d'entraînement. La fréquence cardiaque et la perception de l'effort ont augmenté à la deuxième semaine d'entraînement puis sont restées stables, sans différence entre les conditions. Les douleurs musculaires et la fatigue sont restées faibles (17 ± 9 u.a. et 21 ± 11 u.a., respectivement) durant toute la période d'entraînement sans différence entre les cadences utilisées. Les moments de force volontaire isométrique et excentrique a augmenté respectivement de $26 \pm 18\%$ et $13 \pm 11\%$, indépendamment de la cadence d'entraînement. Le moment maximal volontaire concentrique a augmenté de $21 \pm 16\%$ seulement pour le groupe ECC₆₀. L'efficacité de pédalage a été améliorée seulement en mode excentrique (+43%), sans différence entre deux groupes d'entraînement. Enfin la perte de moment était similaire entre la première et la dernière session d'entraînement quel que soit la cadence. En conclusion, bien que les capacités fonctionnelles se soient améliorées après 6 semaines d'entraînement en pédalage excentrique, nous n'avons pas montré d'effet spécifique de la cadence de pédalage.

V.3.3 Abstract

Eccentric cycling is adapted as rehabilitation exercise for patients with cardiorespiratory diseases. We examined the influence of cycling cadence on functional adaptation during eccentric cycling training. Twenty-three participants, split into three groups, performed training (eighteen sessions from 20 to 30 minutes) at a cadence of 30 rpm (ECC₃₀), a cadence of 60 rpm (ECC₆₀), or maintained their regular activities (CONT, control) over six weeks. Power output was the same between the two experimental groups. Perceived effort and heart rate were recorded at each training session. Muscle pain and fatigue were reported the day after each session. Maximal voluntary isometric, concentric, and eccentric torque, as well as concentric and eccentric cycling efficiency, were assessed before and after training. Additionally, the loss of maximal voluntary isometric torque was assessed at the first and last sessions. Heart rate and perceived effort increased in the second week of training and then plateaued, with no difference between conditions. Muscle pain and fatigue remained low (17 ± 9 a.u. and 21 ± 11 a.u., respectively) throughout the training, with no difference between the cadences tested. Isometric and eccentric maximal voluntary torque increased by $26 \pm 18\%$ and $13 \pm 11\%$, respectively, regardless of training cadence. Concentric maximal voluntary torque increased by $21 \pm 16\%$ for the ECC₆₀ group, only. Cycling efficiency was improved in eccentric mode only (+43%), with no difference between the two training groups. Finally, the loss of strength was similar between the first and last sessions. Although functional capacities improved after 6 weeks of eccentric cycling, we did not observe a specific effect of cadence.

V.3.4 Article

Introduction

Cycling is probably the most prescribed endurance exercise in rehabilitation programs. Several clinical trials have shown that it can improve the quality of life and functional abilities in patients (Laviolette et al., 2007). However, this type of exercise is not ideal for patients with cardiorespiratory diseases, such as chronic obstructive pulmonary disease (COPD). Indeed, COPD affects functional capacity (i.e., force production), reduces mobility and promotes sedentary behavior due to worsening dyspnea symptoms (Bouza et al., 2020). This inability to engage in physical exercise represents a vicious cycle that exacerbates the consequences of the disease and leads to inactivity (Parada et al., 2011). In this context, eccentric cycling appears to be an ideal exercise for these types of patients. During eccentric cycling, lower limb muscles engage in eccentric contractions while resisting the backward motion of the cranks produced by an ergometer. This exercise modality results in reduced energy demand compared to concentric cycling performed at a similar power output (Bigland-Ritchie & Woods, 1976). Despite the possible muscle damage associated with eccentric contractions, it has been shown that eccentric pedaling can be gradually implemented to limit delayed onset muscle soreness (LaStayo et al., 2014; Pageaux et al., 2020) and dyspnea symptom during exercise in COPD patients (Nickel et al., 2020). Eccentric cycling can be performed at higher power outputs compared to concentric cycling without inducing a high cardiorespiratory demand (Inostroza et al., 2022; Julian et al., 2018; LaStayo et al., 2000). In addition, eccentric pedaling allows for greater gains in strength and functional performance (6-minute walking test) compared to those observed after conventional concentric cycling training (Bourbeau et al., 2020; MacMillan et al., 2017; Paulsen et al., 2019).

Most of the previous studies conducted on eccentric cycling only defined the exercise based on intensity, through perceived effort, percentage of maximal oxygen consumption, maximum heart rate or maximal aerobic power (most of time collected during an incremental test in concentric cycling). However, a recent study showed that, for a given power output, modulating cadence leads to different cardiovascular demands, perceptions of effort and muscle activation (Mater et al., 2023). It has been shown that cadences, around 60 rpm, called the optimal cadence, minimized perceived effort, oxygen consumption and muscle activation. Shifting upward or downward from the optimal cadence led to increase physiological and

perceptual responses. Eccentric cycling performed at 30 rpm (30% VO_{2MAX}) also elicited a greater oxygen uptake than at 60 rpm (25% VO_{2MAX}). The question whether a specific cadence over an extended period could impact neuromuscular adaptations after training.

The purpose of our study was to compare functional adaptations following a training of 6 weeks of eccentric cycling performed at two different cadences but similar power output. We assumed that training at a cadence of 30 rpm lead to greater gain in muscular strength and jump height. We supposed that eccentric cycling efficiency will increase according to the training cadence. However, we supposed that internal subjective and objective load (i.e. perception of effort and heart rate, respectively, Impellizzeri et al., 2019) would be greater when pedaling at 30 rpm (Mater et al., 2023).

Method

Participants

Twenty-five volunteers (5 females, 20 males) participated in this study. Two participants (1 male, 1 female) did not complete all training sessions because an injury occurred during the training period. Thus, only 23 participants were kept for analysis (table 1). Participants were free from injuries in their lower limbs during the last 3 months. Most participants were novices to ECC cycling and only practiced concentric cycling for daily commutes. Only four of them have participated in an ECC cycling experiment one year before. Based on the criteria presented by De Pauw et al., (2013) and Decroix et al., (2016), participants were defined as recreationally trained.

The study was approved by the French ethics committee (ClinicalTrials.gov Identifier:), conducted in accordance with the declaration of Helsinki (2008) and all participants signed a written informed consent.

Experimental design

Participants were enrolled in the study depending on their availability for about 9 weeks including a 6-week training period. They were allocated to one of three groups using a pseudo randomized methods considering their concentric cycling peak power output (PPO) and isometric maximal voluntary contraction (MVC_{iso}) torque. While participants from the two training groups completed an eccentric cycling training intervention of 6 weeks, the control

group (CONT) maintained their physical activity and dietary during the same period. Participant of the training groups had also to maintain their physical activity and dietary habits as far as possible compared to the two months before the experimentation. Participant groups characteristics were presented in table 1.

All participants took part to different testing sessions (i.a. a familiarisation and a pre-test) before, after (post-tests) the training period (Figure 1). During the familiarization session, the volunteers performed a continuous incremental cycling test (starting at 50 W with an increase of 1 W/3 s) on a concentric ergometer until exhaustion, allowing determine their PPO and peak oxygen consumption (VO_{2PEAK}). Then, participants were familiarized to neuromuscular testing procedure, perceptual scales, eccentric cycling during 20-min at 60% PPO at a cadence corresponding to their allocated group (30 or 60 rpm). Furthermore, all measurements were explained to the participants. This session was performed 10 to 13 days before the first session of training allowing participants to recover from possible muscle damage following eccentric cycling bout. Pre-test session (PRE) was located three days before the start of the training period. This session started with the assessment of muscular architecture at rest. Then, participants performed a warm-up at 40% of PPO during 10 min on concentric ergometer. Lastly, pre-training neuromuscular function characteristics and concentric cycling efficiency were assessed. Post-test (POST) was spread over two sessions in distinct days. The first post session was composed by measures of muscular architectural and incremental concentric cycling test, while the second one included neuromuscular testing procedure, and concentric cycling efficiency. The POST measurements were placed 7 to 10 days after the end of training period to avoid residual fatigue.

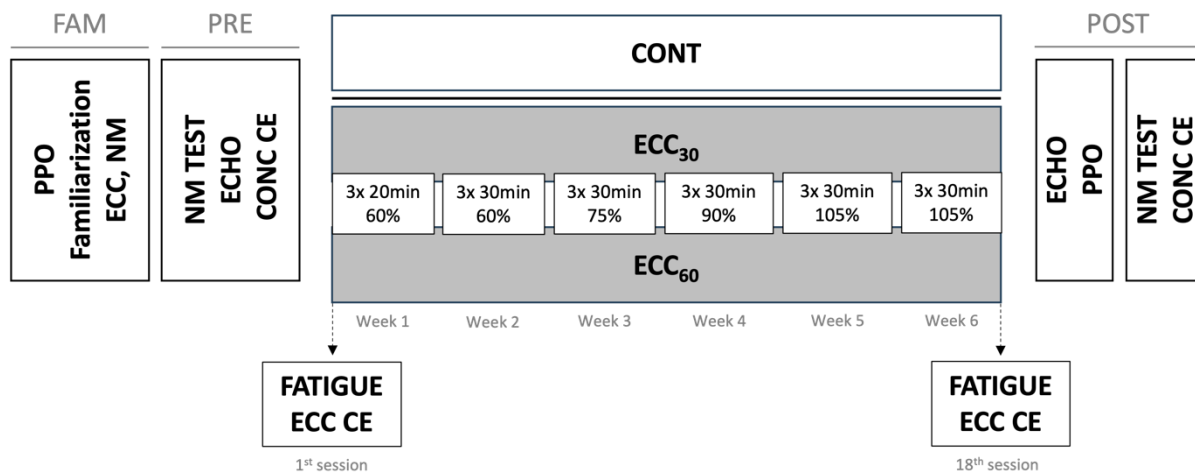


Figure 1: Overview of the experimental protocol.

Shapes with a grey background illustrate the cycling training performed by both experimental groups at 30 or 60 rpm (ECC_{30} and ECC_{60} , respectively). During the same period, the control group (CONT) keep their usual activity. FAM = familiarization, performed 10 to 13 days before the start of training, includes an incremental concentric cycling test (PPO) and a familiarization for eccentric cycling (EEC) and neuromuscular function assessment (NM); PRE = pre-test, includes the assessment of muscular architecture (ECHO), neuromuscular function and concentric cycling efficiency (CONC CE); FATIGUE : MVC_{150} assessed before and after the first and last sessions, includes a neuromuscular test realised before and after the eccentric cycling exercise;; POST = post-test, performed 7 to 10 days after the end of training includes all assessment performed in PRE sessions.

Training period

Eccentric cycling consists in resisting against a motorized semi-recumbent cycle-ergometer adapted to impose active muscle lengthening of knee extensor muscles with a backward rotation of the cranks (Cyclus 2, Cyclus GmbH, Leipzig, Germany). Participants were asked to match distinct cadences in *isopower* mode according to their eccentric cycling group. ECC_{30} and ECC_{60} refers to the group in which participants had to maintain a cadence of 30 and 60 revolutions per minute (rpm), respectively. Eighteen sessions were distributed upon the six weeks at the rate of three sessions per week. Training load increased in time from 20 to 30-min of cycling at 60% PPO in the two first week. Then, while duration remained constant, power output increased by 15% PPO per week until 105% PPO and remained similar the last two weeks (figure 1).

First and last training sessions

Both first (1st) and last (18th) training sessions allowed us to evaluate perceived effort, muscle pain and oxygen consumption during exercise and exercise-induced neuromuscular alterations. The design both sessions is based on that used in the study by Clos et al. (2021). Briefly, neuromuscular tests were realized before and after an eccentric cycling performed at 30 or 60 rpm depending to the groups. According to the general design of the training, participants had to perform a 20-min and 30-min exercise at 60 and 105%PPO for the 1st and the 18th sessions, respectively. Cardiorespiratory function was assessed throughout the exercise duration and mean eccentric cycling efficiency was calculated.

Subjective parameters

Perception of effort (i.e., difficulty breathing and driving legs to pedal) (Marcora, 2009) and delayed onset muscle soreness (DOMS) of the knee extensor muscles (i.e., how much it globally hurt in their leg muscles), and perception of fatigue were reported using Cr100 scale of (Borg et al., 1987). During training, perception of effort was reported in the last minute of each training session. Moreover, DOMS and perceived fatigue was reported by participants 24h after each training sessions.

Cardiorespiratory function

Wearable metabolic system (K5, Cosmed, France) was calibrated before each use according to company guidelines. The mask was placed on the face of the participants just before the start and removed directly after the end of the cycling exercise. The oxygen uptake (VO_2 , $\text{ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$), respiratory frequency (RF, bpm), and minute ventilation (VE , $\text{L}\cdot\text{min}^{-1}$) were recorded during the incremental concentric tests and during both 1st and 18th training sessions. The heart rate (HR, bpm) was measured using a chest strap heart rate monitor (HR Module, Garmin, United States of America) paired with the metabolic system.

Neuromuscular function

Participants were seated on an isokinetic dynamometer (System pro 4, Biodex Medical System, New York) with a 90° hip flexion and the knee joint axis in line with the rotation axis of the dynamometer, the leg strapped to the lever arm 2-cm above the malleoli, and the torso strapped against the seat. Percutaneous electrical stimulations were delivered on right knee angle using a high-voltage constant-current stimulator (model DS7, Digitimer, Hertfordshire,

UK) via a ball probe cathode (0.5 cm diameter) manually pressed on the femoral nerve using a stylus. A self-adhesive anode (10 x 5 cm) was placed in the gluteal fossa. Stimulation intensity was progressively increased until both M-wave amplitudes of vastus lateralis and rectus femoris muscles and the torque responses plateaued. We then used 150% of this intensity (0,5ms, 400V) to assess maximal M-wave (M_{MAX}) and associated muscle twitch properties.

Participants performed maximal voluntary isometric knee extensor contractions (MVC_{ISO}) with their right leg. Then, they performed isokinetic maximal voluntary concentric (MVC_{CONC}) and eccentric (MVC_{ECC}) knee extensor contractions over a 90° range of motion between 95 and 5° of amplitude (with 0° correspond to full leg extension) and at a velocity of 60°.s⁻¹. At least, two MVCs of each contraction mode were performed (more if the difference between the peak torque of the two contractions was greater than 5%). The trial with the greatest peak torque was analysed.

Lastly, testing procedure for jump performance imitate the recommendation set by Balsalobre-Fernández et al., (2015). Participants performed three jumps of both squat jump (SJ) and countermovement jump (CMJ) separated with 1-min recovery. The trial with the greatest height was analysed. Participants had to keep hands on their hips, starting from a static standing position, leg straight for CMJ and leg fold for SJ. Participants were instructed to jump as high as possible. Jump performance were assessed using *My jump* app with Iphone 7 (Apple Inc., USA). One participant did not perform the POST training jump test because he twisted his ankle two days before.

Additional data of muscular architecture of vastus lateralis and rectus femoris muscles, and neuromuscular function associated to percutaneous stimulations and Thorstensson test (repetition of fifty MVC_{CONC} at 180°.s⁻¹) were assessed to discriminate adaptations between neural and contractile components (Thorstensson & Karlsson, 1976). They are presented in Appendix at the end of the article. Nevertheless, due to the limited number of participants, those data are presented in this article section but were not subjected to statistical analysis and remained undiscussed.

Data analysis

Workload (J) was calculated as the product of time per session with the power output of each participant. Jump ratio was calculated between gains in CMJ and SJ heights and considered as the capacity to use leg stiffness after training period. The cycling efficiency (CE) of the 1st and

the 18th session was calculated for eccentric as well as the concentric cycling efficiency assessed before and after the training period. CE included the power output (PO, in W), the time of exercise (t), the oxygen consumption (VO₂, in L.min⁻¹), and the energetic equivalent associated to respiratory ratio (O₂ equiv, in kJ.L⁻¹) (Brooks & Mercier, 1994).

$$CE = \frac{PO \times \Delta t}{VO_2 \times O_2 \text{ equiv}}$$

Statistics

Data were not filtered at 2,5 time the standard deviation below and above the mean values because of the low number of participants. Statistical analysis was performed with the software JAPS (version 0.16.1; JASP TEAM, Amsterdam, Netherlands). A Shapiro-Wilk test determined whether the data followed a normal distribution. Thus, two-way repeated measures ANOVA served to assess the effect of GROUP (ECC₃₀, ECC₆₀ and CONT), TIME (PRE and POST) and GROUP x TIME interaction for maximal voluntary contractions, PPO and VO_{2PEAK}. Cycling efficiency and jumps height change were compared between training groups only (ECC₃₀, ECC₆₀) using two-way repeated measures ANOVA (CADENCE x TIME). Another two-way repeated measures ANOVA (CADENCE x TIME) was used to follow heart rate, perception of effort, muscle pain and perceived fatigue collected during training sessions (six weeks) for the training groups (ECC₃₀, ECC₆₀). Greenhouse-Geisser's correction was applied when the data did not conform the assumption of sphericity. Then Holm post hoc test followed significant ANOVA results and Cohen's *d* (2013) completed the P value of followed-up analyses. All data are expressed as mean ± SD. Effect was considered significant for p-value of 0.05, but given the low number of participants, we decided to discuss our results with effect size values when the estimated number of participants, allowing to lead to a significant effect (using G power, (version 3.9, University of Kiel, Germany), approached the number of those already included in this study. According to the effect size of MVC_{ECC} change, G power estimated a total number of participants of 13. Thus, as we expected to reach this number of participants per groups, MVC_{ECC} change was discussed according to effect size values, and all other variables were discussed normally.

Results

Participants characteristics

	<i>ECC₃₀ (n = 7)</i>		<i>ECC₆₀ (n = 8)</i>		<i>CONT (n = 8)</i>	
	<i>Pre</i>	<i>Post</i>	<i>Pre</i>	<i>Post</i>	<i>Pre</i>	<i>Post</i>
<i>Age (years)</i>	24 ± 3		22 ± 4		25 ± 7	
<i>Height (cm)</i>	178.4 ± 9.6		175.9 ± 9.4		176.4 ± 7.3	
<i>Mass (kg)</i>	66.2 ± 7.2		69.7 ± 6.2		65.3 ± 5.2	
<i>PPO (W.kg⁻¹)</i>	3.9 ± 0.7	3.9 ± 0.7	4.0 ± 1.0	3.9 ± 0.9	4.2 ± 0.9	4.1 ± 0.8
<i>VO₂peak (ml.min⁻¹.kg⁻¹)</i>	49.7 ± 10.6	50.6 ± 10.6	51.1 ± 6.7	51.2 ± 8.9	48.3 ± 8.6	50.2 ± 9.2

Table 1: Anthropometric characteristics, PPO and maximal oxygen consumption (VO₂peak) of participants in the three groups.

All the anthropometric characteristics of the participants were not different between group. Peak power output (W/kg) and peak oxygen consumption did not show any effect of TIME or GROUP (all $p > 0.11$, all $d < 0.004$).

Physiological demand and perceptual parameters during training sessions.

Parameters reported during the training was presented in figure 1 and supplementary table 1. Heart rate and perception of effort increased with TIME (all $p < 0,001$, all $\eta_p^2 > 0,617$) without main effect of CADENCE (all $p > 0.34$, all $\eta_p^2 < 0.18$). Perception of muscle pain and fatigue reported 24h after each session did not show any effect (all $p > 0.25$, all $\eta_p^2 < 0.189$).

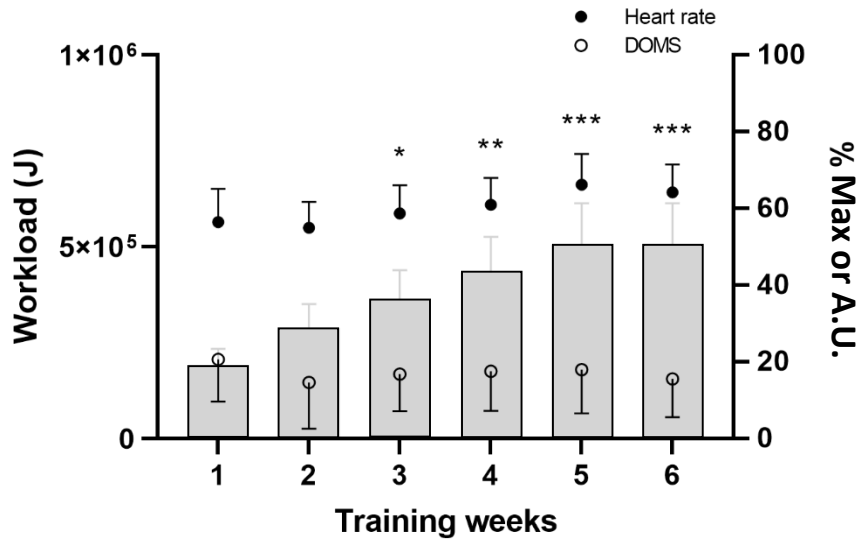


Figure 1 : Mean workload (grey bar), heart rate (black dot) and perceptual response (white dot) of the three sessions of each week of training. Both experimental groups were average because of the lack of interaction effect. Perception of effort (not presented) followed the same change as heart rate, and perceived fatigue (not presented) followed the same change as DOMS (delayed onset muscle soreness). * indicates a difference in heart rate from the first week. One sign means different at $p < 0.05$, two signs mean different at $p < 0.01$, three signs mean different at $p < 0.001$. DOMS = muscle pain perceived 24h after each training session.

Maximal voluntary contraction torques and jump performance

MVC_{ISO} showed a TIME x GROUP interaction effect ($p < 0,05$, $\eta_p^2 = 0,06$). Post-hoc analysis showed that voluntary isometric torque increased at POST for ECC₃₀ ($+28.1 \pm 21.1\%$) and ECC₆₀ ($+24.5 \pm 16.4\%$)(all $p < 0,05$, all $d > 1,02$) but remained stable in CONT ($p = 1$, $d = 0,013$)(Figure 2). MVC_{CONC} performed at $60^\circ \cdot s^{-1}$ showed a TIME x GROUPE interaction effect ($p < 0,05$, $\eta_p^2 = 0,09$). Post-hoc analysis showed that MVC_{CONC} increased at POST for ECC₆₀ ($+20.7 \pm 15.9\%$)($p < 0,01$, $d > 1,09$) but remained stable in ECC₃₀ and CONT (all $p = 1$, all $d < 0,31$). MVC_{ECC} showed a main effect of TIME ($p < 0,05$, $\eta_p^2 = 0,08$) only.

SJ and CMJ height increased with TIME (all $p < 0.05$, all $\eta_p^2 > 0.07$) without effect of CADENCE (all $p > 0.69$, all $\eta_p^2 < 0.03$)(Table 2). Jump ratio did not show any of TIME or CADENCE (all $p > 0.08$; all $\eta_p^2 < 0.22$).

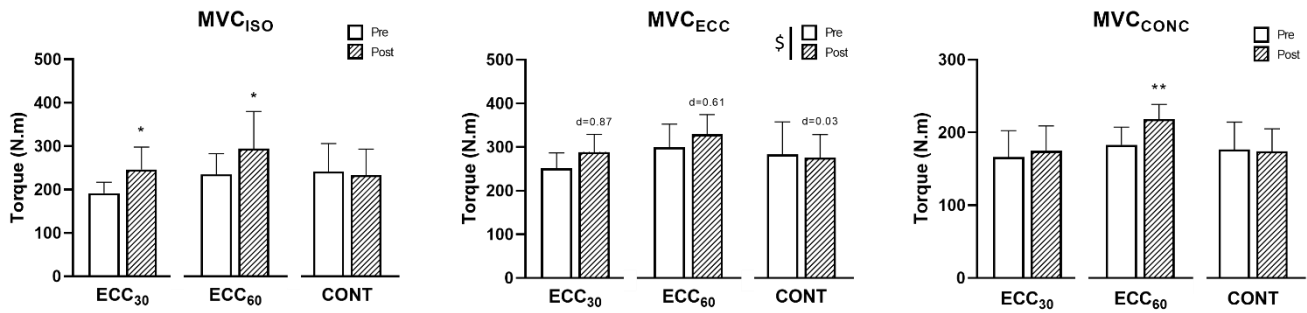


Figure 2 : Evolution of maximal voluntary contractions following the 6-weeks training period. MVC torque assessed in isometric (MVC_{ISO}), eccentric (MVC_{ECC}) at 60°.s⁻¹ and concentric (MVC_{CONC}) at 60°.s⁻¹ before (PRE) and after (POST) the training period. * indicates different from PRE in the same condition. \$ near legend indicates a main effect of TIME. one sign means different at $p < 0.05$, two signs mean different at $p < 0.01$. Effect sizes (d) indicate amplitude of change when post-hoc did not reveal significant effect.

	Condition	Effect	Pre	Post	Effect size
SJ (cm)	ECC ₃₀	TIME*	29.9 ± 3.8	31.0 ± 3.9	0.24
	ECC ₆₀		28.0 ± 5.2	30.7 ± 4.2	0.63
CMJ (cm)	ECC ₃₀	TIME **	33.6 ± 5.1	35.1 ± 5.1	0.28
	ECC ₆₀		31.8 ± 5.6	34.8 ± 5.2	0.57

Table 2 : Height of squat jump (SJ) and countermovement jump (CMJ) for both experimental groups performed before and after training.

Change in torque loss after the first and last training sessions

MVC torque loss after the 1st and the 18th sessions did not show any effect of TIME or CADENCE (all $p > 0.16$, all $\eta_p^2 < 0.30$)(figure 4).

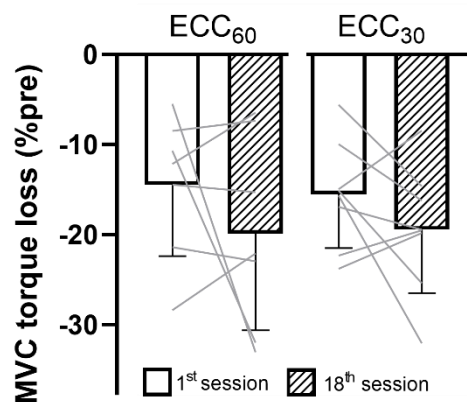


Figure 4: MVC torque loss following the first (1st) and the last (18th) session.

Change in cycling efficiency

Concentric cycling efficiency between PRE and POST training did not show effect of TIME ($p = 0.2$, $\eta_p^2 = 0.11$). Eccentric cycling efficiency increased ($p < 0.5$, $\eta_p^2 = 0.56$) from the 1st to the 18th session without CADENCE difference ($p > 0.05$, $\eta_p^2 = 0.07$)(figure 5).

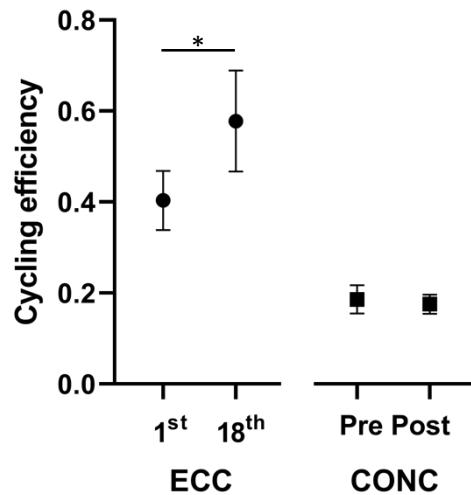


Figure 5 : Concentric and eccentric cycling efficiencies performed on semi-recumbent cycle-ergometer before/after training and at the 1st/18th session, respectively. Both ECC₃₀ and ECC₆₀ groups were average in a single value because no CADENCE x TIME interaction effect was found. *indicates a difference in eccentric cycling efficiency during the 18th compared to the 1st session at $p < 0.05$.

Discussion

To the best of our knowledge, this is the first study comparing the effects of eccentric cycling training performed at different cadences on functional capacity. We hypothesized that, because physiological responses were increased at a cadence of 30 compared to 60 rpm, functional capacity would be improved to a greater extent after training at 30 rpm. Internal training loads (i.e. heart rate and perception of effort) were not different between groups throughout the training period. MVC_{ISO} and MVC_{CONC} increased without cadence effect. Moreover, only eccentric cycling efficiency was improved at the end of the training period, independently of cadence.

Cardiovascular function

The slight increase in internal load, suggest a well tolerance of participants to the increased workload all along the training period. We assumed that the internal load would be

higher at 30 rpm, as we previously demonstrated in a previous study on the effect of cadence (Mater et al., 2023). However, both training programs elicited similar perception of effort and heart rate. This discrepancy may be attributed to the statistical analysis performed in that study, which masked the differences between cadences. Training was performed at the same mechanical power output for both groups, increasing from 60 to 105% of peak power output and lasting from 20 (in the first week) to 30 min per session. Such power is unlikely to be achievable and maintainable with concentric pedaling (Peñailillo et al., 2013). Moreover, heart rate and perception of effort, which are markers of objective and subjective internal load respectively (Impellizzeri et al., 2019), increased at the third week, then plateaued until the end of training regardless of the cadence. Furthermore, between the start and end of exercise, heart rate only increased to approximately 65% of maximal heart rate. The increase in total work, despite the stable duration of sessions for such a cardiorespiratory intensity, is quite similar to the study conducted by Lastayo et al. (2000). In their study, participants had to perform eccentric cycling for 8 weeks, a progressive increase of the intensity to reach 65% maximal heart rate. Power output was multiplied by 3.5 for the eccentric cycling group between the first and last training week. Our study demonstrated that despite the increase in power output until high intensities, delayed onset muscle soreness remained low. This result suggests that the increase in workload was gradual enough to avoid inducing prolonged muscle damage during training (Inostroza et al., 2022, Pageaux et al., 2020, Lastayo et al. 2014).

Cycling efficiency

Our results showed that maximal cardiorespiratory capacity (i.e. VO_{2PEAK}) was not improved after 6-weeks training confirming results from Barreto et al. (2023), but we reported an improvement in pedaling efficiency during a submaximal pedaling task specific to the cycling mode (Hortobagyi et al., 1996). Indeed, regardless of the training cadence, eccentric pedaling efficiency increased by approximately 43% between the first and last (18th) training session. In contrast, concentric pedaling efficiency, tested before and after training, remained unchanged. This improvement in energy efficiency suggested a reduced use of energy substrates at the muscular level (Peñailillo et al., 2013). Lastayo et al. (2008) examined the EMG activity of the vastus lateralis muscle during concentric and eccentric pedaling exercises performed at the same power output in both novice and individuals trained in eccentric

pedaling for 8 weeks. They demonstrated that the EMG activity of the vastus lateralis muscle was significantly reduced during eccentric pedaling only in the trained eccentric group. Together, those results suggested that participants become familiar to eccentric cycling. Indeed, as delayed onset muscle soreness did not increase during training, increased of eccentric cycling efficiency may associated with the adaptations observed for the repeated effect (Hyldahl et al., 2017).

Change in torque loss after an acute session of training

In parallel, rehabilitation should not induce excessive functional fatigue to avoid impacting the daily lives of patients. Our study showed that for an increase of total workload of about 62% between the first and the last session, the loss of knee extensor MVC_{ISO} torque remained similar ($-17,3 \pm 7,7\%$). This result supported those shown by Peñailillo et al. (2013), who demonstrated that for a similar workload, the second eccentric cycling session resulted in lower strength loss than after a first session. Our results indicate that, in addition to a repeated bout effect after the first eccentric cycling session suggested by Peñailillo et al. (2013), the magnitude of adaptations induced by eccentric cycling allows for prevent a more fatigability, despite a clearly increased of total workload.

Neuromuscular function

These high levels of mechanical strain absorbed during eccentric cycling training, made possible by the increased force production capacity during eccentric contraction (Douglas et al., 2017), provide an ideal stimulus to induce an improvement in maximal torque production. In this context, present study showed that isometric and eccentric maximal voluntary torque, as well as jump height increased after training period without difference between cadences. However, concentric maximal voluntary torque increased only for the group that trained at 60 rpm. Present study contradicts a previous review that implied a great transferability of strength improvements obtained through eccentric cycling to various contractions modes (Barreto et al., 2023) but this study did not discriminate the velocity of testing. Moreover, our study was the first comparing the effect of cadence in eccentric cycling on improvement in maximal torque production in various contraction modes. Even if, jumps, that were a high velocity movement test, did not show difference between cadences, it is possible that if we had tested several speeds during isokinetic contractions, we would have been able to discriminate specific adaptations to contraction speed (Roig et al., 2009).

Conclusion

Although eccentric training is efficient in improving functional capacity, no real effect of cadence was depicted when cycling at 30 or 60 rpm. However, for submaximal pedaling task, eccentric cycling training improved only efficiency in eccentric mode. Progressive increase in workload allowed participant to not elicit high delayed onset muscle soreness and increased in exercise-induced fatigue an acute training session. While this study did not reveal a difference in internal load between cadences, our previous research suggests that pedaling at a cadence of 60 rpm may be more advantageous to maximize patient adherence to a rehabilitation program. However, it should be noted that this study has some limitations to address, both in terms of the number of participants and the analysis of measures explaining functional adaptations. Furthermore, in the context of rehabilitation, submaximal functional tests such as 6-min walking test or chair stand-test, typically performed on patients, could be conducted to assess specific daily mobility.

References

- Balsalobre-Fernández, C., Glaister, M., & Lockey, R. A. (2015). The validity and reliability of an iPhone app for measuring vertical jump performance. *Journal of Sports Sciences*, 33(15), 1574-1579.
- Barreto, R. V., Lima, L. C. R. de, Borszcz, F. K., de Lucas, R. D., & Denadai, B. S. (2023). Chronic Adaptations to Eccentric Cycling Training: A Systematic Review and Meta-Analysis. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 20(4), 2861.
- Bigland-Ritchie, B., & Woods, J. J. (1976). Integrated electromyogram and oxygen uptake during positive and negative work. *The Journal of Physiology*, 260(2), 267-277.
- Borg, G., Hassmén, P., & Lagerström, M. (1987). Perceived exertion related to heart rate and blood lactate during arm and leg exercise. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 56(6), 679-685.
- Bourbeau, J., De Sousa Sena, R., Taivassalo, T et al., (2020). Eccentric versus conventional cycle training to improve muscle strength in advanced COPD : A randomized clinical trial. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 276, 103414.
- Bouza, E., Alvar, A., Almagro, P., et al., (2020). Chronic obstructive pulmonary disease (COPD) in Spain and the different aspects of its social impact : A multidisciplinary opinion document. *Revista Española de Quimioterapia*, 33(1), 49-67.
- Brooks, G. A., & Mercier, J. (1994). Balance of carbohydrate and lipid utilization during exercise : The « crossover » concept. *Journal of Applied Physiology*, 76(6), 2253-2261.
- Clos, P., Mater, A., Laroche, D., & Lepers, R. (2021). Concentric versus eccentric cycling at equal power output or effort perception : Neuromuscular alterations and muscle pain. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, sms.14053.
- Hortobagyi, T., Hill, J. P., Houmard, J. A., Fraser, D. D., Lambert, N. J., & Israel, R. G. (1996). Adaptive responses to muscle lengthening and shortening in humans. *Journal of Applied Physiology*, 80(3), 765-772.
- Hyldahl, R. D., Chen, T. C., & Nosaka, K. (2017). Mechanisms and Mediators of the Skeletal Muscle Repeated Bout Effect. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 45(1), 24-33.

Impellizzeri, F. M., Marcora, S. M., & Coutts, A. J. (2019). Internal and External Training Load : 15 Years On. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 14(2), 270-273.

Inostroza, M., Valdés, O., Tapia, G., Núñez, O., Kompén, M. J., Nosaka, K., & Peñailillo, L. (2022). Effects of eccentric vs concentric cycling training on patients with moderate COPD. *European Journal of Applied Physiology*, 122(2), 489-502.

Julian, V., Thivel, D., Costes, F., Touron, J., Boirie, Y., Pereira, B., Perrault, H., Duclos, M., & Richard, R. (2018). Eccentric Training Improves Body Composition by Inducing Mechanical and Metabolic Adaptations : A Promising Approach for Overweight and Obese Individuals. *Frontiers in Physiology*, 9, 1013.

LaStayo, P. C., Pierotti, D. J., Pifer, J., Hoppeler, H., & Lindstedt, S. L. (2000). Eccentric ergometry : Increases in locomotor muscle size and strength at low training intensities. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 278(5), R1282-R1288.

LaStayo, P., Marcus, R., Dibble, L., Frajacomó, F., & Lindstedt, S. (2014). Eccentric exercise in rehabilitation : Safety, feasibility, and application. *Journal of Applied Physiology*, 116(11), 1426-1434.

Lavolette, L., Bourbeau, J., Bernard, S., Lacasse, Y., Pepin, V., Breton, M.-J., Baltzan, M., Rouleau, M., & Maltais, F. (2007). Assessing the Impact of Pulmonary Rehabilitation on Functional Status in Chronic Obstructive Pulmonary Disease. *Thorax*, thoraxjnl;thx.2006.076844v1.

MacMillan, N. J., Kapchinsky, S., Konokhova, Y., Gouspillou, G., de Sousa Sena, R., Jagoe, R. T., Baril, J., Carver, T. E., Andersen, R. E., Richard, R., Perrault, H., Bourbeau, J., Hepple, R. T., & Taivassalo, T. (2017). Eccentric Ergometer Training Promotes Locomotor Muscle Strength but Not Mitochondrial Adaptation in Patients with Severe Chronic Obstructive Pulmonary Disease. *Frontiers in Physiology*, 8.

Marcora, S. (2009). Perception of effort during exercise is independent of afferent feedback from skeletal muscles, heart, and lungs. *Journal of Applied Physiology*, 106(6), 2060-2062.

Mater, A., Boly, A., Assadi, H. É., Martin, A., & Lepers, R. (2023). Effect of Cadence on Physiological and Perceptual Responses during Eccentric Cycling at Different Power Outputs. *Medicine and Science in Sports and Exercise*.

Nickel, R., Troncoso, F., Flores, O., Gonzalez-Bartholin, R., Mackay, K., Diaz, O., Jalon, M., & Peñailillo, L. (2020). Physiological response to eccentric and concentric cycling in patients with chronic obstructive pulmonary disease. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, 45(11), 1232-1237.

Pageaux, B., Besson, D., Casillas, J.-M., Lepers, R., Gremeaux, V., Ornetti, P., Gouteron, A., & Laroche, D. (2020). Progressively increasing the intensity of eccentric cycling over four training sessions : A feasibility study in coronary heart disease patients. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 63(3), 241-244.

Parada, A., Klaassen, J., Lisboa, C., Saldías, F., Mendoza, L., & Díaz, O. (2011). [Reduction of physical activity in patients with chronic obstructive pulmonary disease]. *Revista medica de Chile*, 139(12), 1562-1572.

Paulsen, G., Eidsheim, H. Ø., Helland, C., Seynnes, O., Solberg, P. A., & Rønnestad, B. R. (2019). Eccentric cycling does not improve cycling performance in amateur cyclists. *PLOS ONE*, 14(1), e0208452.

Roig, M., O'Brien, K., Kirk, G., Murray, R., McKinnon, P., Shadgan, B., & Reid, W. D. (2009). The effects of eccentric versus concentric resistance training on muscle strength and mass in healthy adults : A systematic review with meta-analysis. *British Journal of Sports Medicine*, 43(8), 556-568.

Thorstensson, A., & Karlsson, J. (1976). Fatiguability and Fibre Composition of Human Skeletal Muscle. *Acta Physiologica Scandinavica*, 98(3), 318-322.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Variable	Condition	Effect	Week 1	Week 2	Week 3	Week 4	Week 5	Week 6
Heart rate (% peak)	ECC ₃₀	TIME***	59 ± 9.6	58.3 ± 6.5	62.3 ± 7.5	* 63.8 ± 7.6	** 70 ± 7.1	*** 66.7 ± 7.2
	ECC ₆₀		53.3 ± 7	51.1 ± 5.1	54.6 ± 4.8	57.7 ± 4.9	61.8 ± 6.9	61.4 ± 6.8
Perception of effort (a.u.)	ECC ₃₀	TIME***	23 ± 5.2	28.3 ± 11.1	32.3 ± 11.1	35.2 ± 8.4	* 44.8 ± 17	*** 40 ± 11.8
	ECC ₆₀		30.3 ± 11	27.3 ± 8.7	30.8 ± 6.9	37.3 ± 6.5	43.5 ± 8.9	35.7 ± 10
DOMS post 24h (a.u.)	ECC ₃₀	No effect	18.8 ± 7.7	12.4 ± 10.7	16.7 ± 7.3	18.1 ± 6.3	19.9 ± 10.6	16.2 ± 8.8
	ECC ₆₀		22.8 ± 13.8	16.8 ± 13.8	16.9 ± 12.2	16.9 ± 13.7	16.1 ± 12.7	14.9 ± 11.7
Fatigue post 24h (a.u.)	ECC ₃₀	No effect	16.8 ± 7.4	18.6 ± 9	22.1 ± 8.8	21.4 ± 9.9	24.2 ± 11.7	19.9 ± 17.9
	ECC ₆₀		21.8 ± 12.3	24 ± 10.7	25 ± 9.9	23.9 ± 8.4	23.3 ± 11.3	27.2 ± 12.3

Supplementary table 1 : Monitoring parameters throughout training weeks. DOMS = delayed onset muscle soreness. * indicates different from week 1, one sign means different at $p < 0.05$, two signs mean different at $p < 0.01$, three signs mean different at $p < 0.001$.

V.3.5 Appendix

Methods

Neuromuscular function

A double stimulation at 100 Hz was triggered manually during the torque plateau of each MVC_{ISO} . Two more double stimulations (100 Hz- Dt100 and 10 Hz- Dt10, respectively) and one simple stimulation (Tw) were delivered at rest after the MVC_{ISO} (Lepers et al., 2004). Participants also performed a Thorstensson Test (Thorstensson and Karlsson, 1976). Briefly, in the same configuration as dynamic maximal voluntary contractions, participants had to repeat fifty MVC_{CONC} at $180^{\circ}.s^{-1}$. Participants were instructed to give an all-out effort during each concentric action and to relax their leg during flexion back to the starting position at same angular velocity.

Muscular architecture

Muscular echography was realized on vastus lateralis and rectus femoris muscles of the right leg using a B-mode ultrasonography system (Z.one SmartCart, Zonare medical system INC). Muscular imaging was assessed longitudinally using a 6-cm linear array ultrasound probe. Participants should be lying down on their backs with their leg fully extended. Both medial and distal myotendinous junction were found to determine muscle length. Thus, three screenshots were taken in the middle of each muscle.

Data analysis

Maximal torque amplitude was analyzed for Dt100, Dt10, single twitch and MVC before and after cycling exercises. The contraction time (Ct) of Dt100, Dt10 was measured from the onset of torque increase to its peak value. The rate of torque development (RTD, $N.s^{-1}$) was calculated by dividing the torque value by Ct, while the half-relaxation rate (HRR, $N.s^{-1}$) was measured from the peak torque plateau to the point it fell to half its peak value. Both variables were the ratio between the change of torque upon the time. Strojnik and Komi's formula (1998) was used to obtain the voluntary activation level (VAL), which includes the torque values at the moment of the stimulation and added by the stimulation. M_{MAX} duration, amplitude, and area for RF and VL muscles were investigated. RMS EMG during MVC was measured during 500 ms around the peak torque and divided by M_{MAX} area ($EMG\ RMS_{MAX}/M_{MAX}$) to estimate the magnitude of voluntary neural drive. For each participant, the slope of decrease of torque throughout the Thorstensson test was determined using a linear function. While muscle

thickness was reported for both vastus lateralis and rectus femoris muscles, pennation angle and fibers length were reported for vastus lateralis only.

Results (Without statistical analysis)

Neuromuscular parameters

Variable	Condition	PRE	POST
VAL (%)	ECC30	87.6 ± 9.6	91.3 ± 6.5
	ECC60	88.4 ± 9.2	93.7 ± 3.5
EMG _{MAX} RMS/M _{MAX} Vastus lateralis	ECC30	0.062 ± 0.024	0.046 ± 0.013
	ECC60	0.059 ± 0.022	0.055 ± 0.019
EMG _{MAX} RMS/M _{MAX} Rectus femoris	ECC30	0.080 ± 0.046	0.102 ± 0.040
	ECC60	0.078 ± 0.025	0.104 ± 0.024
Dt100 amplitude (N.m)	ECC30	78.5 ± 17.6	83.1 ± 20.3
	ECC60	77.9 ± 13.6	86.5 ± 16.8
Dt100 Ct (ms)	ECC30	99 ± 33	107 ± 27
	ECC60	110 ± 28	116 ± 23
Dt100 RTD (N.s ⁻¹)	ECC30	886 ± 320	826 ± 182
	ECC60	721 ± 190	772 ± 301
Dt100 HRR (N.s ⁻¹)	ECC30	499 ± 114	563 ± 219
	ECC60	455 ± 79	508 ± 99
Dt10 amplitude (N.m)	ECC30	72.9 ± 17.2	68.0 ± 23.9
	ECC60	69.3 ± 9.2	77.5 ± 20.4
Dt10 Ct (ms)	ECC30	163 ± 14	165 ± 9
	ECC60	172 ± 8	169 ± 8
Dt10 RTD (N.s ⁻¹)	ECC30	457 ± 104	446 ± 123
	ECC60	410 ± 41	458 ± 120
Dt10 HRR (N.s ⁻¹)	ECC30	572 ± 124	585 ± 199
	ECC60	525 ± 145	545 ± 310
Tw (N.m)	ECC30	48.9 ± 9.6	44.2 ± 13.9
	ECC60	44.1 ± 5.9	45.8 ± 14.9
M _{MAX} duration Vastus lateralis (ms)	ECC30	24.8 ± 5.5	23.6 ± 5.0
	ECC60	25.4 ± 5.9	24.9 ± 3.8
M _{MAX} amplitude Vastus lateralis (mV)	ECC30	6.9 ± 3.4	7.5 ± 2.4
	ECC60	6.7 ± 2.5	7.2 ± 1.7
M _{MAX} area Vastus lateralis (mV.ms)	ECC30	41 ± 15	42 ± 10
	ECC60	40 ± 18	45 ± 13
M _{MAX} duration Rectus femoris (ms)	ECC30	21.6 ± 3.7	22.3 ± 1.5
	ECC60	21.0 ± 4.3	21.6 ± 3.7
M _{MAX} amplitude Rectus femoris (mV)	ECC30	4.1 ± 2.8	2.6 ± 0.6
	ECC60	3.9 ± 0.8	3.8 ± 1.8
Rectus femoris	ECC30	21 ± 12	14 ± 3
M _{MAX} area (mV.ms)	ECC60	22 ± 5	22 ± 11

Table : Changes in neuromuscular parameters before (PRE) to after (POST) cycling exercise. Dt100: doublet 100Hz, Dt10: doublet 10Hz, Ct: contraction time, RTD: rate of torque development, HRR: half relaxation rate.

Thorstensson test

	Condition	Pre	Post
MVC _{CONC} 180°s ⁻¹ (N.m)	ECC ₃₀	149.3 ± 17.2	165.2 ± 22.5
	ECC ₆₀	162.4 ± 22.7	174.8 ± 22.5
Slope of torque decrease (N.m per contraction)	ECC ₃₀	-1,3 ± 0,3	-1,3 ± 0,4
	ECC ₆₀	-1,5 ± 0,4	-1,8 ± 0,5

Table : *Thorstensson test before and after training.*

Muscular Architecture

Variable	Group	PRE	POST
Vastus lateralis			
Thickness (cm)	ECC ₃₀	2.60 ± 0.23	2.8 ± 0.28
	ECC ₆₀	2.55 ± 0.21	2.63 ± 0.23
Pennation angle (degree °)	ECC ₃₀	17.53 ± 3.83	20.13 ± 2.89
	ECC ₆₀	20.06 ± 2.36	20.51 ± 1.32
Length fiber (cm)	ECC ₃₀	8.91 ± 1.69	8.36 ± 0.93
	ECC ₆₀	7.58 ± 1.44	7.31 ± 1.09
Rectus femoris			
Thickness	ECC ₃₀	2.36 ± 0.36	2.56 ± 0.39
	ECC ₆₀	2.38 ± 0.23	2.42 ± 0.27

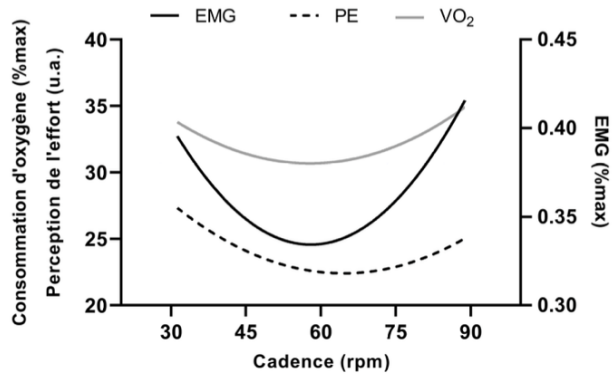
Table : *Change in architecture of the vastus lateralis and rectus femoris muscles.*

VI Discussion générale

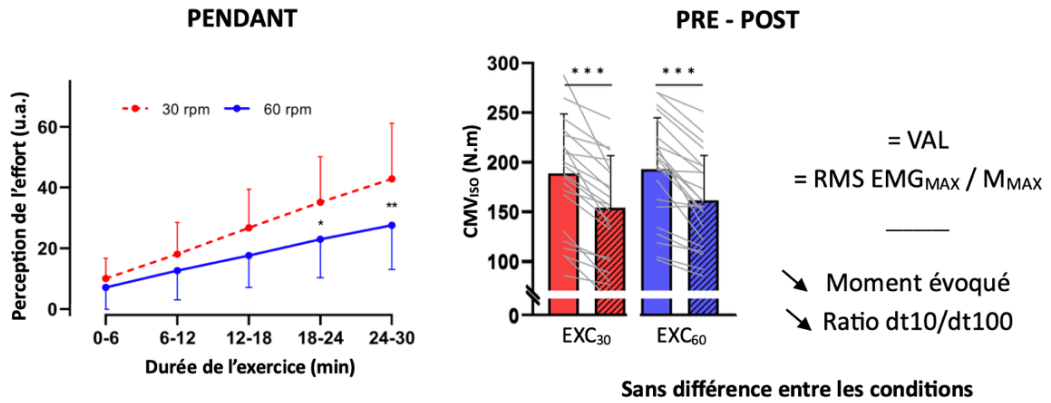
Étude 1 – Objectif : Décrire la relation entre les réponses physiologiques et perceptives, et la cadence de pédalage.



30 – 45 – 60 – 75 – 90 rpm
40 et 60% de PMA



Étude 2 – Objectif : Évaluer l'effet de la cadence sur les altérations neuromusculaires à la suite d'un exercice de pédalage excentrique prolongé.



Étude 3 – Objectif : Évaluer l'effet de la cadence sur les adaptations fonctionnelles après une période d'entraînement de 6 semaines en pédalage excentrique

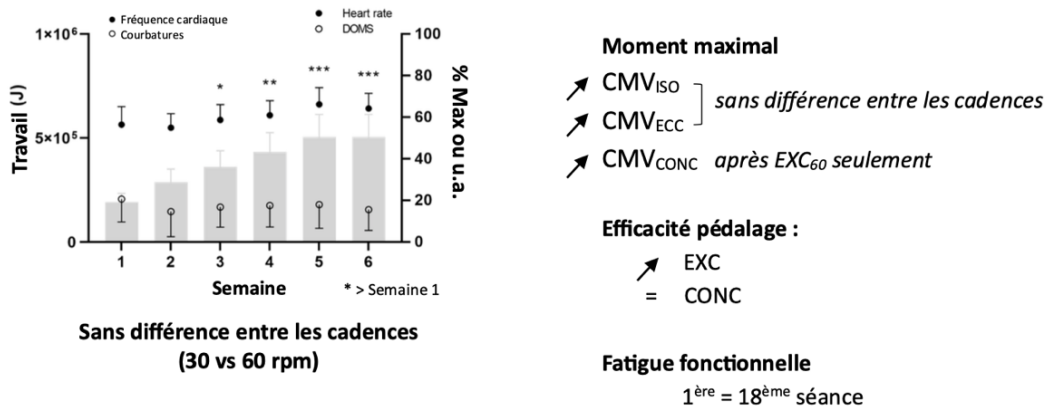


Figure 19 : Résultats principaux tirés de la contribution expérimentale de cette thèse.

L'objectif de ce travail de thèse était d'étudier l'effet de la cadence de pédalage sur le système neuromusculaire mais aussi les réponses cardiorespiratoires et perceptives lors d'un exercice de pédalage excentrique. Les études décrivant les réponses physiologiques et perceptives permettent de prescrire l'intensité de l'exercice de pédalage excentrique par rapport à des exercices en pédalage concentrique. De plus, étant donné les spécificités de la contraction excentrique, et malgré la durée des séances prescrites en réadaptation, le pédalage excentrique s'apparente plus à un exercice visant à améliorer la fonction neuromusculaire, que la fonction cardiorespiratoire, comme c'est le cas en pédalage concentrique (Peñailillo et al., 2022). Cependant, la raison du choix d'une cadence en pédalage excentrique plutôt qu'une autre n'était pas clarifié. De plus, l'impact d'un exercice de pédalage excentrique prolongé, en prenant en compte le contexte de réadaptation, c'est-à-dire en s'intéressant à des exercices réalisés à une intensité sous-maximale à différentes cadences, n'avait pas encore été étudié. Nous avons donc mené trois études. Les puissances mécaniques utilisées dans nos études sont généralement considérées comme allant d'intensité élevée (60% de PMA) à sévère (105% de PMA) (c.-à-d., qui peuvent être maintenue sur une période de 30 à 2 minutes, respectivement) lorsqu'elles sont utilisées dans le mode de pédalage concentrique. Cependant, indépendamment de la cadence de pédalage, les réponses physiologiques et perceptives, mesurées lors des différentes études en pédalage excentrique, étaient faibles à modérées. La première étude a permis de décrire l'impact de différentes cadences de pédalage (de 30 à 90 rpm) sur les réponses physiologiques et perceptives à deux intensités d'exercices. Alors que cette étude a montré que les réponses physiologiques et perceptives étaient différentes entre les cadences, les études 2 et 3 n'ont montré aucune différence d'altération de la capacité de production de force après un exercice prolongé, et d'adaptations fonctionnelles, respectivement après une période d'entraînement de 6 semaines, respectivement (figure 19).

VI.1 Effet de la cadence de pédalage sur les réponses aiguës pendant et après l'exercice

VI.1.1 Pendant l'exercice

Les études 1 et 2 ont évalué les réponses physiologiques et perceptives à différentes cadences en pédalage excentrique à une même puissance mécanique. Pour une puissance mécanique donnée, augmenter la cadence entraîne une diminution du moment appliqué sur les pédales, et vice versa. Alors que les relations entre les réponses physiologiques et perceptives, et la cadence de pédalage était largement connue en pédalage concentrique, les études en pédalage excentrique ne permettaient pas jusqu'à présent d'observer des relations entre la cadence et les réponses physiologiques et perceptives. Ainsi, l'étude 1 a montré qu'il existait une relation curvilinéaire spécifique pour chacun des paramètres étudiés (ex. la perception de l'effort, l'activité EMG, la consommation d'oxygène). Dans cette étude, nous avons moyenné l'activité des muscles du membre inférieur pour considérer une activité musculaire globale lors de la tâche de pédalage excentrique à deux puissances mécaniques (40 et 60% de PMA). L'activité EMG globale des muscles du membre inférieur suivait une courbe en U par rapport à la cadence, suggèrent qu'il existe une cadence « optimale », qui minimise cette réponse. Cette augmentation d'activité musculaire serait dû au recrutement d'unités motrices supplémentaire. Lors que la tension augmente à basse cadence, le recrutement des fibres s'opèrerait selon la loi de Henneman. À l'inverse, lorsque la cadence augmente, la fréquence des mouvements imposerait le besoin de recruter des fibres de type II, dont le cycle contraction-relâchement est plus rapide (Ruff et Whittlesey, 1991 ; Sargeant et al., 1994 ; Canepari et al., 2010).

Cette étude n'a cependant pas montré de décalage de la cadence optimale vers les cadences plus élevées avec l'augmentation de la puissance mécanique, comme cela avait été montré en pédalage concentrique (Anlsey et Cangle, 2009). Cette absence de décalage pourrait s'expliquer par la faible différence des puissances utilisées cette étude, comparé à la réserve de puissance qu'il est possible d'absorber en pédalage excentrique (Green et al, 2018, Lipski et al., 2018). Cependant, l'analyse statistique a révélé qu'à 40% de PMA, seules les cadences hautes engendraient une augmentation de l'activité musculaire globale, alors qu'à 60% de PMA, les cadences basses et hautes occasionnaient une augmentation de l'activité musculaire. Une suggestion émise dans les études en pédalage concentrique pour expliquer

cette absence d'augmentation des réponses physiologiques aux cadences basses, était que, les cadences (pas assez basses) et puissances mécaniques (trop faibles) considérées, ne permettaient pas de mettre en évidence cette augmentation des réponses physiologiques, et c'est pourquoi seule une courbe en J était observée (Faria et al., 1982 ; Sidossis et al., 1992). Autrement dit, à ces niveaux de puissance mécanique en pédalage concentrique, si les cadences sélectionnées avaient été plus basses, les réponses physiologiques auraient augmenté (Ansley et Cangley, 2009). Il se peut que dans l'étude 1 de cette thèse, l'utilisation de cadences inférieures à 30 rpm auraient aussi mis en évidence une augmentation de l'activité musculaire. L'évolution de l'activité de chacun des muscles du membre inférieur n'est cependant pas la même. Une courbe en U était observable pour les muscles les plus impliqués dans l'absorption du moment appliqué sur les pédales. Ainsi, le muscle vastus lateralis montrait cette augmentation de l'activité EMG aux cadences basse (30 rpm) et haute (90 rpm) comparées à la cadence de 60 rpm. Cependant, bien que le rectus femoris fasse parti des muscles extenseur du genou, son caractère bi-articulaire lui donne un rôle spécifique d'orientation des forces lors de l'extension (Alkner et al., 2000), ainsi la cadence de 30 rpm entraînait une activité EMG plus importante que toutes les autres cadences. Le muscle biceps femoris, quant à lui, est antagoniste à l'action des muscles extenseurs du genou, son activité relèverait plus de la co-activation que d'une réelle activation engendrée par son implication dans l'absorption de la puissance mécanique (Elmer et Martin 2013 ; Green et al., 2018) mais elle montrait quand même une relation en L avec la cadence (c.-à-d. une activité EMG supérieure à 30 rpm comparée aux autres cadences). Enfin, bien que les muscles fléchisseurs et extenseurs plantaires soient moins impliqués dans l'absorption de la puissance (Elmer et al., 2010), l'activité EMG du gastrocnemius medialis et tibialis anterior augmentait avec la cadence.

L'existence de cette relation en U avec la cadence, a aussi été reportée pour la consommation d'oxygène et la perception de l'effort. Bien que chaque relation soit spécifique pour l'activité musculaire, la consommation d'oxygène et la perception de l'effort, les cadences optimales estimées ne diffèrent pas avec une forme comparable aux résultats rencontrés en pédalage concentrique (Figure 18). Il a été suggéré qu'il n'existerait pas une seule cadence optimale en pédalage concentrique. En effet, la cadence qui minimiserait la perception de l'effort reflèterait un compromis entre la cadence qui minimise la

consommation d'oxygène et l'activité EMG des muscles extenseurs du genou (Ansley et Cangle, 2009). En pédalage excentrique, les cadences optimales estimées se rapprocheraient de la cadence de 60 rpm. Cependant, bien que la différence entre les cadences paraisse minimale d'un point de vue pratique, la cadence qui minimise la consommation d'oxygène (65 rpm) est statistiquement supérieure à celles qui minimisent la perception de l'effort (62 rpm) et de l'activité musculaire (56 rpm).

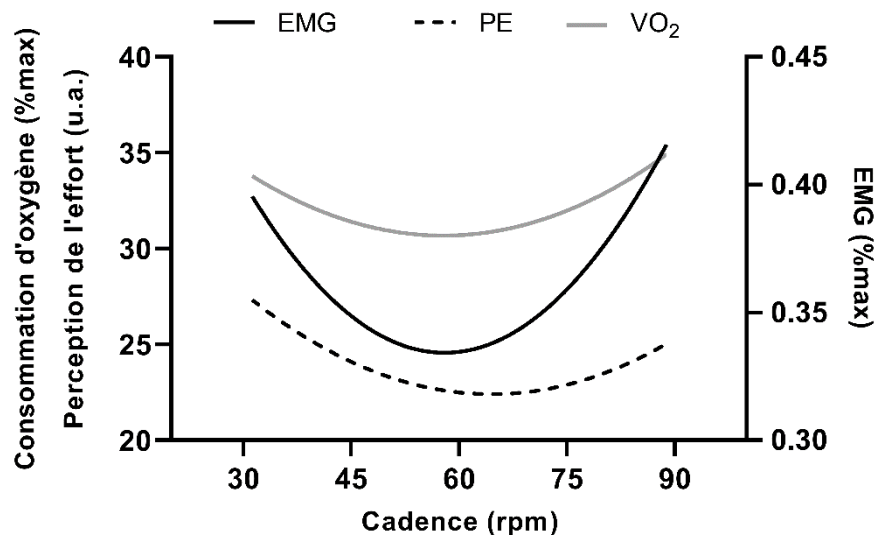


Figure 20 : Évolution des réponses physiologiques et perceptives en fonction de la cadence de pédalage excentrique. La perception de l'effort (PE) serait plus associée à l'activité globale des muscles (EMG), qu'à la consommation d'oxygène. Ce graphique est inspiré de Ansley et Cangle, (2009).

Pour l'étude 2, nous nous sommes focalisés sur les cadences de 30 et 60 rpm, car c'est à ces cadences que les différences d'activité EMG des muscles extenseurs du genou (vastus lateralis et rectus femoris), de consommation d'oxygène et de perception de l'effort, étaient les plus élevées lors de l'étude 1. Dans l'étude 2, comme dans l'étude 1, les réponses physiologiques et perceptives étaient accrues à la cadence de 30 rpm comparée à la cadence de 60 rpm. Cette demande perceptive plus élevée proviendrait de mécanismes d'origine centrale associée à une commande descendante des muscles extenseurs du genou à 30 rpm mais aussi à une fréquence respiratoire plus importantes. En effet, l'activité EMG des muscles vastus lateralis et rectus femoris était corrélée à la perception de l'effort, dont on sait qu'elle est une copie d'efférence de la commande volontaire en direction des muscles (Morree et al., 2012). De plus, bien que la perception de l'effort renvoyait à « la difficulté pour respirer et contrôler ses jambes pendant l'exercice », il est possible que le besoin de maintenir la position

du tronc fixe sur le dossier de l'ergomètre ait aussi été pris en compte. En effet, l'activité EMG du muscle biceps brachii était modérément corrélée à la perception de l'effort à 30 rpm. Ce phénomène, d'augmentation de l'activité du muscles biceps brachii, a aussi été mis en avant par Lechauve et al. (2014). Le maintien du tronc sur le siège, nécessaire à haute intensité, pourrait induire une limitation de l'amplitude de la respiration, ce qui pour un même débit ventilatoire engendrait une augmentation de la fréquence respiratoire. Seule l'étude 2, a montré une augmentation de la fréquence respiratoire à la cadence de 30 rpm, à la fin de l'exercice. Bien qu'aucune corrélation n'ait été réalisée, l'activité EMG du biceps brachii augmentait en fin d'exercice seulement pour la condition à 30 rpm. Il est possible que l'apparition de la fatigue fonctionnelle, induisait une crispation supplémentaire pour maintenir le tronc en position. Ainsi, dans le cadre d'un programme de réadaptation, il paraît important de prendre en compte ce phénomène pour des patient·es qui présenteraient des limitations respiratoires, dès lors que la puissance augmente et que la cadence utilisée est basse.

VI.1.2 Après l'exercice

Il a été suggéré d'utiliser des cadences faibles (Besson et al., 2013 ; Laroche et al., 2013) dans le but de minimiser les dommages musculaires observées après un exercice de pédalage excentrique (Peñailillo et al., 2013). Cependant, le protocole de l'étude de Chapman et al. (2006) (c.-à-d. des contractions maximales volontaire excentrique des fléchisseurs du coude), utilisé pour justifier ce choix, était très éloigné de la tâche de pédalage excentrique sous-maximale habituellement proposée en réadaptation. *A contrario*, dans l'étude 1, la demande physiologique et perceptive accrue à une cadence de 30 rpm, considérée comme basse dans ces études, laissait supposer qu'un exercice prolongé, induirait une baisse de la capacité fonctionnelle supérieure comparé à un exercice réalisé à une cadence de 60 rpm. De plus, l'augmentation plus importante de la perception de l'effort à 30 rpm lors de l'étude 2, laissait supposer que l'évaluation de la capacité maximale de production de force volontaire pourrait être impactée par la cadence de pédalage. Cependant, la baisse de moment maximale volontaire (-17 %) évaluée en isométrique, n'était pas différente après les deux exercices de pédalage excentrique réalisé à 30 ou 60 rpm pendant 30 min à 60% de PMA. Cette différence entre les valeurs subjectives reportées durant l'exercice et les marqueurs objectifs de la fatigue fonctionnelle évalués après l'exercice, mettent en évidence l'importance de considérer

différents marqueurs de la fatigue, sous peine de passer à côté d'effets spécifiques de l'exercice sur chacune de ces mesures (Behrens et al., 2022).

Par ailleurs, lors de l'étude 3, la première séance d'entraînement a aussi été utilisée pour évaluer l'effet de la cadence sur la baisse de moment musculaire maximale isométrique chez des personnes naïves au pédalage excentrique, dans les mêmes conditions, mais après 20 minutes de pédalage. Comme pour l'étude 2, cette première séance a mis en évidence une baisse de moment similaire entre les deux conditions (-15%). Ces baisses de moment maximal volontaire mesurées dans les études 2 et 3 étaient de même amplitude que celles mesurées après des exercices de pédalage excentrique réalisé à la même puissance mécanique (Clos et al., 2021 ; Peñailillo et al., 2013, 2015), lorsque les participant·es étaient familiarisé·es une première fois au pédalage excentrique. Nous avons aussi mesuré la perte de force lors de la dernière séance d'entraînement de l'étude 3, cependant cette baisse de la capacité fonctionnelle sera discutée plus tard.

Cette diminution de moment maximal volontaire isométrique similaire entre les conditions (30 et 60 rpm), observée à la suite d'un exercice de pédalage excentrique réalisé à 30 et 60 rpm, était associée à des altérations neuromusculaires d'origine périphérique, elles aussi, similaires entre les cadences de pédalage.

VI.1.2.A Altérations neuromusculaires

Dans l'étude 2, la baisse de moment maximal volontaire isométrique n'était pas accompagnée d'altérations nerveuses. En effet, l'étude 2 ne montrait, ni diminution du niveau d'activation volontaire, ni baisse de la commande descendante ($\text{RMS EMG}_{\text{MAX}}/\text{M}_{\text{MAX}}$) envoyée vers les muscles vastus lateralis et rectus femoris, pour les deux exercices (30 et 60 rpm). L'absence de baisse du niveau d'activation volontaire contrastait avec celle mis en avant par Clos et al. (2021). Cependant, dans cette étude, cette baisse du niveau d'activation volontaire n'était pas accompagnée d'une baisse de commande descendante vers les muscles vastus lateralis et rectus femoris. Dans l'étude 2, il est possible que la large variabilité des réponses interindividuelles concernant le niveau d'activation volontaire ne permette pas de faire ressortir d'altérations au niveau nerveux. Il est possible que la familiarisation plus longue dans notre étude que dans l'étude de Clos et al. (2021), ait induit des adaptations de la fonction nerveuse, associé à un effet répété (i.e. repeated bout effect) plus importantes (Hyldahl et al., 2017). Il a par exemple été proposé, que lors d'un second exercice en mode excentrique, les

unités motrices à faible seuil de dépolarisation étaient recrutées préférentiellement (McHugh, 2003), et que leur recrutement était réalisé de façon plus synchrone (Dartnall et al., 2011). Dans ce cas, la moindre sollicitation de la commande descendante pourrait permettre de préserver la fonction nerveuse.

A l'inverse, la baisse de moment évoqué par les stimulations percutanées (Dt100, Dt10, Tw) ainsi que les paramètres associés à la réponse mécanique (RTD, rate of torque development) ont mis en évidence des altérations de nature contractile. Comme la baisse de moment maximale volontaire, ces marqueurs d'altération périphérique n'étaient pas impactés différemment entre les conditions (30 et 60 rpm). De plus, nous avons observé une diminution du ratio entre le moment évoqué par une stimulation à basse et haute fréquence (Dt10/Dt100) indépendamment de la cadence de pédalage. Cette baisse de ratio témoignerait d'une altération du couplage excitation-contraction (Millet et al., 2012), qui serait induite par une baisse de libération du calcium par les réticulums sarcoplasmiques (Edward et al., 1977, Allen, 2001). Cette baisse de ratio entre les moments évoqués par des stimulations à basse et haute fréquence, est en cohérence avec les études qui ont évalué l'effet de la contraction excentrique, lors d'exercices de course ou marche en descente (Giandolini et al., 2016, Garnier et al., 2019) et de pédalage excentrique (Clos et al., 2021). Par ailleurs, la vitesse de demi-relaxation, dont les mécanismes ne dépendent pas du couplage excitation-contraction, évaluée lors de la contraction évoquée au travers d'un doublet à haute fréquence (Dt100), était plus rapide après les exercices de pédalage excentrique prolongés, indépendamment de la cadence. Ces résultats vont à l'encontre de la théorie de la sagesse musculaire (Enoka et Stuart, 1992), selon laquelle un exercice fatigant entraînerait une diminution de la fréquence de décharge des unités motrices et une baisse simultanée de la vitesse de relaxation du muscle afin d'épargner de l'énergie. Ce phénomène pourrait s'expliquer par une hausse plus importante de la température musculaire (Strojnik et Komi, 1998) et de la vitesse de réabsorption du calcium (Allen et al., 2008). Une étude a mis en évidence une augmentation de la vitesse de relaxation similaire, après un exercice de pédalage excentrique prolongé (réalisé à même puissance mécanique, ou à même perception de l'effort que le pédalage concentrique) (Clos et al., 2021). L'explication de ce phénomène par la hausse de la température musculaire avait été mise de côté par Pierre Clos dans sa thèse, faute d'étude mettant en avant ce phénomène. Eiken et al. (2021) a, depuis, montré que la température

musculaire était supérieure lors du pédalage excentrique comparé à du pédalage concentrique réalisé à même fréquence cardiaque. La puissance mécanique absorbée est plus importante lors de l'exercice de pédalage excentrique. La tension musculaire plus élevée en mode excentrique pour des cadences similaires entre les modes de pédalage, était donc largement à l'origine de cette production accrue de chaleur au niveau musculaire. Ainsi, il est possible d'expliquer cette augmentation de la vitesse de demi-relaxation pour la condition de pédalage excentrique, réalisée à la même perception de l'effort que le mode de pédalage concentrique (Clos et al., 2021). Cependant, ce phénomène n'a pas été mis en avant pour des exercices de pédalage concentrique et excentrique, réalisés à une même puissance mécanique, ce qui ne permet pas de conclure sur l'existence de ce mécanisme pour l'étude 2 de cette thèse et la comparaison réalisée à même puissance mécanique, dans l'étude de Clos et al. (2021).

VI.2 *Adaptations fonctionnelles* après une période d'entraînement

Le pédalage excentrique est connu pour sa faible demande cardiorespiratoire malgré des niveaux de puissance supérieurs, comparé à un exercice de pédalage concentrique. Lors de la première et la dernière séance d'entraînement de l'étude 3, la consommation d'oxygène atteignait environ 32 et 38% de la valeur maximale atteinte lors du test incrémental concentrique réalisé avant l'entraînement. Dans ce contexte, il n'est pas surprenant que nous n'ayons pas observé d'amélioration de la puissance maximale aérobie et de la consommation maximale d'oxygène chez des participant·es sain·es. En effet, seules les études chez des participant·es atteint·es de pathologie cardiorespiratoire ont montré une amélioration de la fonction cardiorespiratoire maximale (Barreto et al., 2023).

VI.2.1 À une intensité sous-maximale

Dès lors qu'une séance d'exercice physique est considérée au sein d'un entraînement, il est intéressant de pouvoir suivre l'évolution de la charge interne car elle permet de monitorer la tolérance des participant·es à l'augmentation de la charge externe (ici la puissance mécanique). Dans l'étude 3, l'entraînement a été réalisé à la même puissance mécanique pour les deux groupes. Dans cette étude, la charge interne renvoyait aux réponses physiologiques (charge interne objective, mesurée dans nos études au travers de la demande cardiorespiratoire comme la fréquence cardiaque) et perceptives (charge interne subjective, mesurée à l'aide de la perception de l'effort) (Impellizzeri et al., 2019). D'après les études 1 et

2, nous supposons que la charge interne serait plus élevée à 30 rpm, comparée à la condition à 60 rpm. Cette différence n'a pourtant pas été observée durant les séances durant les six semaines d'entraînement. Cette différence a pu être gommée par la faible puissance statistique dû à la répétition des mesures et au faible nombre de participant-es. Les deux groupes d'entraînement ont montré une adaptation similaire à l'augmentation de la charge d'entraînement proposée dans l'étude 3 (de 60 à 105% de PMA, sur une durée allant de 20 à 30 min, a raison de trois séances par semaine). La fréquence cardiaque moyenne augmentait à la troisième semaine puis stagnait jusqu'à la fin de l'entraînement pour atteindre environ 65% de fréquence cardiaque maximale et une perception de l'effort 38 sur l'échelle CR100 de Borg, correspondant à une perception de l'effort « plutôt forte ». En parallèle, la stabilité des douleurs musculaires et de la fatigue à niveaux modéré, reportées 24h après chaque séance, mettait en évidence la tolérance des participant-es à l'entraînement en pédalage excentrique. En effet, l'augmentation de l'intensité était assez progressive pour éviter la présence des courbatures pendant toute la période d'entraînement (Lastayo et al., 2014, Pageaux et al., 2020). Cette adaptation est d'autant plus intéressante quand on sait qu'il n'est possible de pédaler en mode concentrique qu'environ 30 minutes à une puissance mécanique de 60% de PMA (Peñailillo et al., 2013).

On l'a évoqué lors de la partie précédente « VI.1.2. Après l'exercice », la perte de moment maximal volontaire lors de la première séance d'entraînement était similaire à celle des études réalisées précédemment. Nous supposons que la baisse de force mesurée lors de la dernière séance serait plus importante malgré les adaptations en force. Cependant, malgré l'augmentation de la charge d'entraînement, la baisse de moment évaluée lors de la dernière séance n'était pas différente de celle observée à la fin de la première séance d'entraînement. On peut légitimement se poser la question de la transférabilité de ce résultat pour un exercice dans un autre mode de contraction. Il est possible que la fatigue fonctionnelle après un exercice prolongé, réalisé en pédalage concentrique ne soit pas moins importante après un entraînement en pédalage excentrique. En effet, dans l'étude 3 ainsi que dans l'étude de Lastayo et al. (2008), l'efficacité de pédalage (mesuré respectivement au travers de la dépense énergétique, et de l'activité EMG du muscle vastus lateralis) n'était améliorée que pour le pédalage en mode excentrique et pas pour le mode concentrique. Ce résultat suggère que la quantité d'énergie et le recrutement d'unités motrices moins importants pour une quantité

de travail similaire, serait spécifique au mode excentrique lorsque l'entraînement est réalisé en pédalage excentrique. De plus, on sait que l'intensité et la durée d'un exercice influencent largement la nature des altérations neuromusculaires (Thomas et al., 2016, Brownstein et al., 2020). Dans l'étude 3, la première et la dernière semaine d'entraînement étaient réalisées à environ 30 et 40% de la consommation maximale d'oxygène, pour des durées respectivement de 20 et 30 minutes. Il serait alors pertinent de compléter l'analyse associée à la perte de moment maximal volontaire en décrivant la nature des altérations neuromusculaires lors de la première et la dernière séance d'entraînement.

VI.2.2 Gain de moment maximal volontaire

Cette étude était la première à évaluer l'effet de la cadence de pédalage en excentrique sur les adaptations fonctionnelles. Elle n'a pas révélé d'amélioration claire de la fonction neuromusculaire en fonction de la cadence utilisée. Alors que tous les tests ont montré une amélioration indifférenciée de la performance, seul l'entraînement réalisé à 60 rpm a entraîné une augmentation du moment maximal volontaire en concentrique. Deux études ont montré des résultats similaires pour un entraînement réalisé à 60 rpm et un moment maximal volontaire concentrique mesuré à une vitesse de contraction de $60^\circ \cdot s^{-1}$ (Bourbeau et al., 2020 ; Julian et al., 2018). En parallèle, la seule étude qui a testé une cadence de 40 rpm en pédalage excentrique et le moment maximal volontaire concentrique à 60 rpm, ne rendait pas directement compte des gains mesurés, mais les comparait avec ceux obtenus après un entraînement en pédalage concentrique réalisé à même perception de l'effort (Paulsen et al., 2019). Il est donc nécessaire de poursuivre ces recherches pour décrire la présence, ou non, d'une spécificité des adaptations mesurées lors de contractions maximales à différentes vitesses angulaires, après un entraînement réalisé à différentes cadences en pédalage excentrique. En parallèle, les gains de performance en saut n'ont pas montré d'effet spécifique de la cadence de pédalage après la période d'entraînement.

Enfin, il sera nécessaire de compléter l'analyse des données des tests neuromusculaires associés aux stimulations électriques percutanées, à l'échographie et au test de Thorstenson, pour pouvoir mettre en évidence la nature des adaptations. Nous nous attendons à observer des adaptations nerveuses. Ces adaptations sont les premières observées lors d'un entraînement en force (Sale, 1988). Elles se traduiraient par une augmentation du niveau d'activation volontaire, qui met en avant la capacité maximale d'une personne à activer

volontairement ses muscles. Cette augmentation pourrait s'accompagner d'une augmentation de la commande descendante associée aux muscles agonistes (Aagaard et al., 2000), analysée au travers de la $RMS\ EMG_{MAX}/M_{MAX}$ des muscles vastus lateralis et rectus femoris. Puisque la période d'entraînement était de 6 semaines, nous nous attendons à observer une hypertrophie des muscles vastus lateralis et rectus femoris. L'échographie devrait mettre en évidence une augmentation de l'épaisseur musculaire. D'après la revue de littérature de Franchi et al. (2017), si nous observons une hypertrophie musculaire, celle-ci serait médiée par un ajout de sarcomère en série. Enfin, le moment évoqué par la stimulation électrique ne devrait pas augmenter après notre période d'entraînement de 6 semaines.

VI.3 Conclusion & perspectives

L'objectif de ce travail de thèse était d'étudier l'effet de la cadence de pédalage sur les modulations physiologiques et perceptives lors d'un exercice de pédalage excentrique. La première étude a montré qu'il existe, comme en pédalage concentrique, une cadence spécifique qui minimise le paramètre considéré (i.e. la consommation d'oxygène, l'activité EMG ou la perception de l'effort). Ainsi, augmenter ou diminuer la cadence de pédalage, par rapport à cette cadence optimale, entraîne une augmentation des réponses physiologiques et perceptives. D'un point de vue pratique, ces cadences optimales, proches de 60 rpm, ne semblent pas éloignées les unes des autres, comme c'est le cas pour le pédalage concentrique. Bien que les réponses physiologiques et perceptives soient plus importantes à la cadence de 30 rpm comparée à la cadence de 60 rpm, la seconde étude a montré que la fatigue fonctionnelle et les perturbations neuromusculaire associées, ne différaient pas entre les cadences, après un exercice de pédalage excentrique prolongé. Ces dernières seraient de nature musculaire et associées à une altération du couplage excitation-contraction. En outre, les adaptations fonctionnelles, mesurées à la suite d'un entraînement en pédalage excentrique de 6 semaines, ne semblent pas affectées par la cadence. Alors que la capacité cardiorespiratoire maximale n'était pas améliorée, la capacité de production de force était améliorée par l'entraînement. De plus, l'efficacité de pédalage, lors d'un exercice sous-maximal, n'était améliorée qu'en pédalage excentrique. En parallèle, la fatigue fonctionnelle, mesurée après la première et la dernière séance d'entraînement, n'était pas différente. Par ailleurs, comme l'étude de l'entraînement n'est pas terminée, il est bien entendu que celle-ci sera complétée pour discuter de la nature des adaptations neuromusculaires.

Dans un contexte de réadaptation, il apparaît donc nécessaire de prendre en compte la cadence de pédalage. Cependant, les résultats de la première étude sont à reproduire chez des patient·es pour vérifier si les relations entre les réponses physiologiques et perceptives sont les mêmes que chez des personnes saines. En parallèle, comme la cadence a un effet sur la perception de l'effort lors d'une tâche de pédalage excentrique, et qu'un certain nombre d'études utilisent la perception de l'effort pour déterminer l'intensité de l'exercice pour son côté pratique, il serait pertinent de comparer l'effet de la cadence de pédalage sur les altérations neuromusculaires, lorsque l'intensité de pédalage est déterminée selon une perception de l'effort sous-maximale donnée. Il est vraisemblable de penser qu'utiliser une cadence de 60 rpm plutôt qu'une cadence de 30 rpm, puisse permettre d'absorber une puissance mécanique plus importante. Dans ce contexte, utiliser une cadence de 60 rpm, induirait des altérations et adaptations fonctionnelles plus importantes qu'une cadence de 30 rpm pour une même perception de l'effort. Cependant, en réadaptation, le pédalage excentrique est proposé à des patient·es, dont certain·es n'ont probablement pas pratiqué d'activités physiques depuis une longue période. Ainsi, il avait été suggéré qu'une cadence faible (15 rpm) serait plus abordable pour des patients dont la capacité de coordination était faible (Casillas et al. 2015, Pageaux et al., 2020). Cependant, les résultats de cette thèse suggèrent que pédaler en excentrique à une cadence proche de 60 rpm pourrait être plus avantageux pour minimiser la perception de l'effort et peut-être maximiser l'adhésion des patients à un programme de réadaptation. Il faudrait idéalement proposer une familiarisation qui comporte plusieurs cadences et d'utiliser celle qui minimise la perception de l'effort pour le·a patient·e dès le début de la période de réadaptation. Il serait alors possible de tester à nouveau l'effet de la cadence sur la perception de l'effort mais aussi les paramètres physiologiques, une fois les patient·es habitué·es à l'exercice de pédalage excentrique.

Enfin, la marche en descente a déjà montré son efficacité sur l'amélioration des capacités physiques (contraction maximale volontaire, chair stand-test, 6 minutes walking-test) de personnes âgées obèses (Chen et al., 2017). Parce que l'achat d'un cyclo-ergomètre n'est pas toujours possible pour beaucoup de professionnel·les de santé, réaliser des programmes de réadaptations dans des conditions écologiques permettrait de le proposer à plus de patient·es. Ainsi, il faudrait comparer l'effet de la marche en descente et du vélo

excentrique réalisé à une même charge de travail interne sur la fonction neuromusculaire après un exercice prolongé ou une période d'entraînement.

VII Bibliographie

- Aagaard, P., Andersen, J. L., Dyhre-Poulsen, P., Leffers, A.-M., Wagner, A., Magnusson, S. P., Halkjaer-Kristensen, J., & Simonsen, E. B. (2001). A mechanism for increased contractile strength of human pennate muscle in response to strength training : Changes in muscle architecture. *The Journal of Physiology*, *534*(2), 613-623. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.2001.t01-1-00613.x>
- Aagaard, P., Simonsen, E. B., Andersen, J. L., Magnusson, S. P., Halkjær-Kristensen, J., & Dyhre-Poulsen, P. (2000). Neural inhibition during maximal eccentric and concentric quadriceps contraction : Effects of resistance training. *Journal of Applied Physiology*, *89*(6), 2249-2257. <https://doi.org/10.1152/jappl.2000.89.6.2249>
- Abbott, B. C., & Bigland, B. (1953). The effects of force and speed changes on the rate of oxygen consumption during negative work. *The Journal of Physiology*, *120*(3), 319-325. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1953.sp004897>
- Abbott, B. C., Bigland, B., & Ritchie, J. M. (1952). The physiological cost of negative work. *The Journal of Physiology*, *117*(3), 380-390. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1952.sp004755>
- Achten, J., Gleeson, M., & Jeukendrup, A. E. (2002). Determination of the exercise intensity that elicits maximal fat oxidation. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *34*(1), 92-97. <https://doi.org/10.1097/00005768-200201000-00015>
- Actualisation des repères du PNNS - Révisions des repères relatifs à l'activité physique et à la sédentarité.* (2016, février 1). Anses - Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail. <https://www.anses.fr/fr/content/actualisation-des-rep%C3%A8res-du-pnns-r%C3%A9visions-des-rep%C3%A8res-relatifs-%C3%A0-l%E2%80%99activit%C3%A9-physique-et-%C3%A0>
- Adrian, E. D., & Bronk, D. W. (1928). The discharge of impulses in motor nerve fibres : Part I. Impulses in single fibres of the phrenic nerve. *The Journal of Physiology*, *66*(1), 81-101. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1928.sp002509>
- Ahlquist, L. E., Bassett, D. R., Sufit, R., Nagle, F. J., & Thomas, D. P. (1992). The effect of pedaling frequency on glycogen depletion rates in type I and type II quadriceps muscle fibers during submaximal cycling exercise. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, *65*(4), 360-364. <https://doi.org/10.1007/BF00868141>
- Alkner, B. A., Tesch, P. A., & Berg, H. E. (2000). Quadriceps EMG/force relationship in knee extension and leg press: *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *32*(2), 459. <https://doi.org/10.1097/00005768-200002000-00030>
- Allen, D. G. (2001). Eccentric muscle damage : Mechanisms of early reduction of force: Eccentric muscle damage. *Acta Physiologica Scandinavica*, *171*(3), 311-319. <https://doi.org/10.1046/j.1365-201x.2001.00833.x>
- Allen, D. G., Lamb, G. D., & Westerblad, H. (2008). Impaired calcium release during fatigue. *Journal of Applied Physiology*, *104*(1), 296-305. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00908.2007>
- Allen, D. G., Lee, J. A., & Westerblad, H. (1989). Intracellular calcium and tension during fatigue in isolated single muscle fibres from *Xenopus laevis*. *The Journal of Physiology*, *415*, 433-458.

- Amiridis, I. G., Martin, A., Morlon, B., Martin, L., Cometti, G., Pousson, M., & van Hoecke, J. (1996). Co-activation and tension-regulating phenomena during isokinetic knee extension in sedentary and highly skilled humans. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 73(1-2), 149-156. <https://doi.org/10.1007/BF00262824>
- Anderson, E., & Durstine, J. L. (2019). Physical activity, exercise, and chronic diseases : A brief review. *Sports Medicine and Health Science*, 1(1), 3-10. <https://doi.org/10.1016/j.smhs.2019.08.006>
- Ando, R., Saito, A., Umemura, Y., & Akima, H. (2015). Local architecture of the vastus intermedius is a better predictor of knee extension force than that of the other quadriceps femoris muscle heads. *Clinical Physiology and Functional Imaging*, 35(5), 376-382. <https://doi.org/10.1111/cpf.12173>
- Ansley, L., & Cangley, P. (2009). Determinants of “optimal” cadence during cycling. *European Journal of Sport Science*, 9(2), 61-85. <https://doi.org/10.1080/17461390802684325>
- Babault, N., Pousson, M., Ballay, Y., & Van Hoecke, J. (2001). Activation of human quadriceps femoris during isometric, concentric, and eccentric contractions. *Journal of Applied Physiology*, 91(6), 2628-2634. <https://doi.org/10.1152/jap.2001.91.6.2628>
- Balsalobre-Fernández, C., Glaister, M., & Lockey, R. A. (2015). The validity and reliability of an iPhone app for measuring vertical jump performance. *Journal of Sports Sciences*, 33(15), 1574-1579. <https://doi.org/10.1080/02640414.2014.996184>
- Balshaw, T. G., Maden-Wilkinson, T. M., Massey, G. J., & Folland, J. P. (2021). The Human Muscle Size and Strength Relationship : Effects of Architecture, Muscle Force, and Measurement Location. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 53(10), 2140-2151. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000002691>
- Balshaw, T. G., Massey, G. J., Maden-Wilkinson, T. M., Lanza, M. B., & Folland, J. P. (2022). Effect of long-term maximum strength training on explosive strength, neural, and contractile properties. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 32(4), 685-697. <https://doi.org/10.1111/sms.14120>
- Balshaw, T. G., Massey, G. J., Maden-Wilkinson, T. M., Tillin, N. A., & Folland, J. P. (2016). Training-specific functional, neural, and hypertrophic adaptations to explosive- vs. Sustained-contraction strength training. *Journal of Applied Physiology*, 120(11), 1364-1373. <https://doi.org/10.1152/jap.2016.120.11.1364>
- Barbero, M., Merletti, R., & Rainoldi, A. (2012). *Atlas of Muscle Innervation Zones : Understanding Surface Electromyography and Its Applications*. Springer Science & Business Media.
- Barreto, R. V., de Lima, L. C. R., & Denadai, B. S. (2021). Moving forward with backward pedaling : A review on eccentric cycling. *European Journal of Applied Physiology*, 121(2), 381-407. <https://doi.org/10.1007/s00421-020-04548-6>
- Barreto, R. V., Lima, L. C. R. de, Borszcz, F. K., de Lucas, R. D., & Denadai, B. S. (2023). Chronic Adaptations to Eccentric Cycling Training : A Systematic Review and Meta-Analysis. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 20(4), 2861. <https://doi.org/10.3390/ijerph20042861>

- Barreto, R. V., Lima, L. C. R., Borszcz, F. K., De Lucas, R. D., & Denadai, B. S. (2023). Acute physiological responses to eccentric cycling : A systematic review and meta-analysis. *The Journal of Sports Medicine and Physical Fitness*. <https://doi.org/10.23736/S0022-4707.23.14971-1>
- Barroso, R., Roschel, H., Ugrinowitsch, C., Araújo, R., Nosaka, K., & Tricoli, V. (2010). Effect of eccentric contraction velocity on muscle damage in repeated bouts of elbow flexor exercise. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, 35(4), 534-540. <https://doi.org/10.1139/H10-042>
- Beelen, A., & Sargeant, A. J. (1993). Effect of prior exercise at different pedalling frequencies on maximal power in humans. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 66(2), 102-107. <https://doi.org/10.1007/BF01427049>
- Behm, D. G., Anderson, K., & Curnew, R. S. (2002). Muscle Force and Activation Under Stable and Unstable Conditions. *The Journal of Strength & Conditioning Research*, 16(3), 416.
- Behrens, M., Gube, M., Chaabene, H., Prieske, O., Zenon, A., Broscheid, K.-C., Schega, L., Husmann, F., & Weippert, M. (2022). Fatigue and Human Performance : An Updated Framework. *Sports Medicine*. <https://doi.org/10.1007/s40279-022-01748-2>
- Behrens, M., Husmann, F., Gube, M., Felser, S., Weippert, M., Bruhn, S., Zschorlich, V., & Mau-Moeller, A. (2017). Intersession reliability of the interpolated twitch technique applied during isometric, concentric, and eccentric actions of the human knee extensor muscles. *Muscle & Nerve*, 56(2), 324-327. <https://doi.org/10.1002/mus.25498>
- Bemben, M. G., Clasey, J. L., & Massey, B. H. (1990). The Effect of the Rate of Muscle Contraction on the Force-Time Curve Parameters of Male and Female Subjects. *Research Quarterly for Exercise and Sport*, 61(1), 96-99. <https://doi.org/10.1080/02701367.1990.10607484>
- Besomi, M., Hodges, P. W., Clancy, E. A., Van Dieën, J., Hug, F., Lowery, M., Merletti, R., Søgaard, K., Wrigley, T., Besier, T., Carson, R. G., Disselhorst-Klug, C., Enoka, R. M., Falla, D., Farina, D., Gandevia, S., Holobar, A., Kiernan, M. C., McGill, K., ... Tucker, K. (2020). Consensus for experimental design in electromyography (CEDE) project : Amplitude normalization matrix. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 53, 102438. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2020.102438>
- Besson, D., Jousain, C., Gremeaux, V., Morisset, C., Laurent, Y., Casillas, J.-M., & Laroche, D. (2013). Eccentric training in chronic heart failure : Feasibility and functional effects. Results of a comparative study. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 56(1), 30-40. <https://doi.org/10.1016/j.rehab.2013.01.003>
- Bessot, N., Moussay, S., Laborde, S., Gauthier, A., Sesboüé, B., & Davenne, D. (2008). The role of the slope of oxygen consumption and EMG activity on freely chosen pedal rate selection. *European Journal of Applied Physiology*, 103(2), 195-202. <https://doi.org/10.1007/s00421-008-0688-8>
- Bessot, N., Nicolas, A., Moussay, S., Gauthier, A., Sesboüé, B., & Davenne, D. (2006). The Effect of Pedal Rate and Time of Day on the Time to Exhaustion from High-Intensity Exercise. *Chronobiology International*, 23(5), 1009-1024. <https://doi.org/10.1080/07420520600920726>

- Bigland, B., & Lippold, O. C. J. (1954). The relation between force, velocity and integrated electrical activity in human muscles. *The Journal of Physiology*, *123*(1), 214-224. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1954.sp005044>
- Bigland-Ritchie, B. (1981). EMG and fatigue of human voluntary and stimulated contractions. *Ciba Foundation Symposium*, *82*, 130-156. <https://doi.org/10.1002/9780470715420.ch9>
- Bigland-Ritchie, B., & Woods, J. J. (1976). Integrated electromyogram and oxygen uptake during positive and negative work. *The Journal of Physiology*, *260*(2), 267-277. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1976.sp011515>
- Blair, S. N., Kohl, H. W., III, Paffenbarger, R. S., Jr, Clark, D. G., Cooper, K. H., & Gibbons, L. W. (1989). Physical Fitness and All-Cause Mortality : A Prospective Study of Healthy Men and Women. *JAMA*, *262*(17), 2395-2401. <https://doi.org/10.1001/jama.1989.03430170057028>
- Blazevich, A. J., Cannavan, D., Coleman, D. R., & Horne, S. (2007). Influence of concentric and eccentric resistance training on architectural adaptation in human quadriceps muscles. *Journal of Applied Physiology*, *103*(5), 1565-1575. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00578.2007>
- Bojsen-Møller, J., Magnusson, S. P., Rasmussen, L. R., Kjaer, M., & Aagaard, P. (2005). Muscle performance during maximal isometric and dynamic contractions is influenced by the stiffness of the tendinous structures. *Journal of Applied Physiology*, *99*(3), 986-994. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01305.2004>
- Borg, E. (2007). *On perceived exertion and its measurement : (529832013-001)* [jeu de données]. American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/e529832013-001>
- Borg, G. A. V. (1962). *Physical performance and perceived exertion* (p. 64). Univer. Lund.
- Borot, L., Vergotte, G., & Perrey, S. (2018). Different Hemodynamic Responses of the Primary Motor Cortex Accompanying Eccentric and Concentric Movements : A Functional NIRS Study. *Brain Sciences*, *8*(5), Article 5. <https://doi.org/10.3390/brainsci8050075>
- Bottinelli, R., Pellegrino, M. A., Canepari, M., Rossi, R., & Reggiani, C. (1999). Specific contributions of various muscle fibre types to human muscle performance : An in vitro study. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, *9*(2), 87-95. [https://doi.org/10.1016/S1050-6411\(98\)00040-6](https://doi.org/10.1016/S1050-6411(98)00040-6)
- Boullosa, D., Dragutinovic, B., Deutsch, J.-P., Held, S., Donath, L., Bloch, W., & Schumann, M. (2021). Acute and Delayed Effects of Time-Matched Very Short “All Out” Efforts in Concentric vs. Eccentric Cycling. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, *18*(15), Article 15. <https://doi.org/10.3390/ijerph18157968>
- Bourbeau, J., De Sousa Sena, R., Taivassalo, T., Richard, R., Jensen, D., Baril, J., Rocha Vieira, D. S., & Perrault, H. (2020). Eccentric versus conventional cycle training to improve muscle strength in advanced COPD : A randomized clinical trial. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, *276*, 103414. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2020.103414>
- Brisswalter, Hausswirth, Smith, Vercruyssen, & Vallier. (2000). Energetically Optimal Cadence vs. Freely-Chosen Cadence During Cycling : Effect of Exercise Duration. *International Journal of Sports Medicine*, *21*(1), 60-64. <https://doi.org/10.1055/s-2000-8857>

- Brooks, S. V., & Faulkner, J. A. (2001). Severity of contraction-induced injury is affected by velocity only during stretches of large strain. *Journal of Applied Physiology*, *91*(2), 661-666. <https://doi.org/10.1152/jappl.2001.91.2.661>
- Brownstein, C. G., Millet, G. Y., & Thomas, K. (2021). Neuromuscular responses to fatiguing locomotor exercise. *Acta Physiologica*, *231*(2). <https://doi.org/10.1111/apha.13533>
- Canepari, M., Pellegrino, M. A., D'Antona, G., & Bottinelli, R. (2010). Skeletal muscle fibre diversity and the underlying mechanisms: Skeletal muscle fibre diversity. *Acta Physiologica*, *199*(4), 465-476. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.2010.02118.x>
- Carney, K. R., Brown, L. E., Coburn, J. W., Spiering, B. A., & Bottaro, M. (2012). Eccentric torque–velocity and power–velocity relationships in men and women. *European Journal of Sport Science*, *12*(2), 139-144. <https://doi.org/10.1080/17461391.2011.566372>
- Casillas, J., Besson, D., Hannequin, A., Gremeaux, V., Morisset, C., Tordi, N., Laurent, Y., & Laroche, D. (2016). Effects of an eccentric training personalized by a low rate of perceived exertion on the maximal capacities in chronic heart failure : A randomized controlled trial. *European Journal of Physical and Rehabilitation Medicine*, *52*(2), 159-168.
- Chalchat, E., Gaston, A.-F., Charlot, K., Peñailillo, L., Valdés, O., Tardo-Dino, P.-E., Nosaka, K., Martin, V., Garcia Vicencio, S., & Siracusa, J. (2022). Appropriateness of indirect markers of muscle damage following lower limbs eccentric-biased exercises : A systematic review with meta-analysis. *PLOS ONE*, *17*, e0271233. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0271233>
- Chapman, D., Newton, M., Sacco, P., & Nosaka, K. (2006). Greater Muscle Damage Induced by Fast Versus Slow Velocity Eccentric Exercise. *International Journal of Sports Medicine*, *27*(8), 591-598. <https://doi.org/10.1055/s-2005-865920>
- Chapman, D. W., Newton, M. J., Zainuddin, Z., Sacco, P., & Nosaka, K. (2008). Work and peak torque during eccentric exercise do not predict changes in markers of muscle damage. *British Journal of Sports Medicine*, *42*(7), 585-591. <https://doi.org/10.1136/bjsm.2007.037929>
- Chen, T. C., Hsieh, C.-C., Tseng, K.-W., Ho, C.-C., & Nosaka, K. (2017). Effects of Descending Stair Walking on Health and Fitness of Elderly Obese Women. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *49*(8), 1614-1622. <https://doi.org/10.1249/mss.0000000000001267>
- Chung, F., Dean, E., & Ross, J. (1999). Cardiopulmonary Responses of Middle-Aged Men Without Cardiopulmonary Disease to Steady-Rate Positive and Negative Work Performed on a Cycle Ergometer. *Physical Therapy*, *79*(5), 476-487. <https://doi.org/10.1093/ptj/79.5.476>
- Clos, P., Garnier, Y., Martin, A., & Lepers, R. (2020). Corticospinal excitability is altered similarly following concentric and eccentric maximal contractions. *European Journal of Applied Physiology*, *120*(6), 1457-1469. <https://doi.org/10.1007/s00421-020-04377-7>
- Clos, P., Laroche, D., Stapley, P. J., & Lepers, R. (2019). Neuromuscular and Perceptual Responses to Sub-Maximal Eccentric Cycling. *Frontiers in Physiology*, *10*, 354. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00354>
- Clos, P., Mater, A., Laroche, D., & Lepers, R. (2021). Concentric versus eccentric cycling at equal power output or effort perception : Neuromuscular alterations and muscle pain.

Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports, sms.14053.
<https://doi.org/10.1111/sms.14053>

- Coast, J. R., Cox, R. H., & Welch, H. G. (1986). Optimal pedalling rate in prolonged bouts of cycle ergometry. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 18(2), 225-230.
- Colliander, E. B., & Tesch, P. A. (1989). Bilateral eccentric and concentric torque of quadriceps and hamstring muscles in females and males. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 59(3), 227-232. <https://doi.org/10.1007/BF02386192>
- Convertino, V. A., Bloomfield, S. A., & Greenleaf, J. E. (1997). An overview of the issues : Physiological effects of bed rest and restricted physical activity. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 29(2), 187-190. <https://doi.org/10.1097/00005768-199702000-00004>
- Cureton, K. J., Collins, M. A., Hill, D. W., & McElhannon, F. M. (1988). Muscle hypertrophy in men and women. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 20(4), 338-344. <https://doi.org/10.1249/00005768-198808000-00003>
- Dartnall, T. J., Nordstrom, M. A., & Semmler, J. G. (2011). Adaptations in biceps brachii motor unit activity after repeated bouts of eccentric exercise in elbow flexor muscles. *Journal of Neurophysiology*, 105(3), 1225-1235. <https://doi.org/10.1152/jn.00854.2010>
- de Araújo Ruas, V. D., Figueira, T. R., Denadai, B. S., & Greco, C. C. (2011). Effect of Cycling Exercise at Different Pedal Cadences on Subsequent Muscle Strength. *Journal of Exercise Science & Fitness*, 9(2), 93-99. [https://doi.org/10.1016/S1728-869X\(12\)60004-5](https://doi.org/10.1016/S1728-869X(12)60004-5)
- D'Emanuele, S., Maffiuletti, N. A., Tarperi, C., Rainoldi, A., Schena, F., & Boccia, G. (2021). Rate of Force Development as an Indicator of Neuromuscular Fatigue : A Scoping Review. *Frontiers in Human Neuroscience*, 15, 701916. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2021.701916>
- Dideriksen, J. L., Del Vecchio, A., & Farina, D. (2020). Neural and muscular determinants of maximal rate of force development. *Journal of Neurophysiology*, 123(1), 149-157. <https://doi.org/10.1152/jn.00330.2019>
- Douglas, J., Pearson, S., Ross, A., & McGuigan, M. (2017a). Chronic Adaptations to Eccentric Training : A Systematic Review. *Sports Medicine*, 47(5), 917-941. <https://doi.org/10.1007/s40279-016-0628-4>
- Douglas, J., Pearson, S., Ross, A., & McGuigan, M. (2017b). Eccentric Exercise : Physiological Characteristics and Acute Responses. *Sports Medicine*, 47(4), 663-675. <https://doi.org/10.1007/s40279-016-0624-8>
- Drazan, J. F., Hullfish, T. J., & Baxter, J. R. (2019). Muscle structure governs joint function : Linking natural variation in medial gastrocnemius structure with isokinetic plantar flexor function. *Biology Open*, 8(12), bio048520. <https://doi.org/10.1242/bio.048520>
- Duchateau, J., & Baudry, S. (2010). Training Adaptation of the Neuromuscular System. In P. V. Komi (Éd.), *Neuromuscular Aspects of Sport Performance* (1^{re} éd., p. 216-253). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781444324822.ch13>
- Duchateau, J., Stragier, S., Baudry, S., & Carpentier, A. (2021). Strength Training : In Search of Optimal Strategies to Maximize Neuromuscular Performance. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 49(1), 2-14. <https://doi.org/10.1249/JES.0000000000000234>

- Duclay, J., & Martin, A. (2005). Evoked H-Reflex and V-Wave Responses During Maximal Isometric, Concentric, and Eccentric Muscle Contraction. *Journal of Neurophysiology*, 94(5), 3555-3562. <https://doi.org/10.1152/jn.00348.2005>
- Duclay, J., Pasquet, B., Martin, A., & Duchateau, J. (2014). Specific modulation of spinal and cortical excitabilities during lengthening and shortening submaximal and maximal contractions in plantar flexor muscles. *Journal of Applied Physiology*, 117(12), 1440-1450. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00489.2014>
- Dufour, S. P., Doutreleau, S., Lonsdorfer-Wolf, E., Lampert, E., Hirth, C., Piquard, F., Lonsdorfer, J., Geny, B., Mettauer, B., & Richard, R. (2007). Deciphering the metabolic and mechanical contributions to the exercise-induced circulatory response : Insights from eccentric cycling. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 292(4), R1641-R1648. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00567.2006>
- Dufour, S. P., Lampert, E., Doutreleau, S., Lonsdorfer-Wolf, E., Billat, V. L., Piquard, F., & Richard, R. (2004). Eccentric Cycle Exercise : Training Application of Specific Circulatory Adjustments: *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 36(11), 1900-1906. <https://doi.org/10.1249/01.MSS.0000145441.80209.66>
- Edwards, R. H., Hill, D. K., Jones, D. A., & Merton, P. A. (1977). Fatigue of long duration in human skeletal muscle after exercise. *The Journal of Physiology*, 272(3), 769-778. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1977.sp012072>
- Eiken, T., Harrison, A. J., Burdon, C. A., Groeller, H., & Peoples, G. E. (2021). Elevated body temperature contributes to the increased heart rate response during eccentric compared to concentric cycling when matched for oxygen consumption. *Temperature*, 8(1), 30-38. <https://doi.org/10.1080/23328940.2020.1810199>
- Ekkekakis, P., Parfitt, G., & Petruzzello, S. J. (2011). The pleasure and displeasure people feel when they exercise at different intensities : Decennial update and progress towards a tripartite rationale for exercise intensity prescription. *Sports Medicine (Auckland, N.Z.)*, 41(8), 641-671. <https://doi.org/10.2165/11590680-000000000-00000>
- Elmer, S., Hahn, S., McAllister, P., Leong, C., & Martin, J. (2012). Improvements in multi-joint leg function following chronic eccentric exercise : Functional changes following exercise. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 22(5), 653-661. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0838.2011.01291.x>
- Elmer, S. J., & LaStayo, P. C. (2014). Revisiting the positive aspects of negative work. *Journal of Experimental Biology*, 217(14), 2434-2436. <https://doi.org/10.1242/jeb.092247>
- Elmer, S. J., & Martin, J. C. (2013). Construction of an isokinetic eccentric cycle ergometer for research and training. *Journal of Applied Biomechanics*, 29(4), 490-495. <https://doi.org/10.1123/jab.29.4.490>
- Elmer, S. J., McDaniel, J., & Martin, J. C. (2010). Alterations in neuromuscular function and perceptual responses following acute eccentric cycling exercise. *European Journal of Applied Physiology*, 110(6), 1225-1233. <https://doi.org/10.1007/s00421-010-1619-z>
- Ema, R. (2022). Unique neuromuscular activation of the rectus femoris during concentric and eccentric cycling. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 63, 102638. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2022.102638>

- Enoka, R. M. (1996). Eccentric contractions require unique activation strategies by the nervous system. *Journal of Applied Physiology*, 81(6), 2339-2346. <https://doi.org/10.1152/jappl.1996.81.6.2339>
- Enoka, R. M., & Duchateau, J. (2016). Translating Fatigue to Human Performance. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 48(11), 2228-2238. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000000929>
- Enoka, R. M., & Stuart, D. G. (1992). Neurobiology of muscle fatigue. *Journal of Applied Physiology (Bethesda, Md.: 1985)*, 72(5), 1631-1648. <https://doi.org/10.1152/jappl.1992.72.5.1631>
- Ericson, M. O., Nisell, R., Arborelius, U. P., & Ekholm, J. (1985). Muscular activity during ergometer cycling. *Scandinavian Journal of Rehabilitation Medicine*, 17(2), 53-61.
- Ermilov, L. G., Mantilla, C. B., Rowley, K. L., & Sieck, G. C. (2007). Safety factor for neuromuscular transmission at type-identified diaphragm fibers. *Muscle & Nerve*, 35(6), 800-803. <https://doi.org/10.1002/mus.20751>
- Ernst, A., & Pigeassou, C. (2005). « Être seuls ensemble » : Une figure moderne du lien social dans les centres de remise en forme. *Movement & Sport Sciences*, 56(3), 65-74. <https://doi.org/10.3917/sm.056.0065>
- Fang, Y., Siemionow, V., Sahgal, V., Xiong, F., & Yue, G. H. (2004). Distinct brain activation patterns for human maximal voluntary eccentric and concentric muscle actions. *Brain Research*, 1023(2), 200-212. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2004.07.035>
- Faria, I., Sjøgaard, G., & Bonde-Petersen, F. (1982). Oxygen cost during different pedalling speeds for constant power output. *The Journal of Sports Medicine and Physical Fitness*, 22(3), 295-299.
- Farina, D., Merletti, R., & Enoka, R. M. (2004). The extraction of neural strategies from the surface EMG. *Journal of Applied Physiology*, 96(4), 1486-1495. <https://doi.org/10.1152/japplphysiol.01070.2003>
- Fath, F., Blazeovich, A. J., Waugh, C. M., Miller, S. C., & Korff, T. (2013). Interactive effects of joint angle, contraction state and method on estimates of achilles tendon moment arms. *Journal of Applied Biomechanics*, 29(2), 241-244. <https://doi.org/10.1123/jab.29.2.241>
- Folland, J. P., Buckthorpe, M. W., & Hannah, R. (2014). Human capacity for explosive force production : Neural and contractile determinants: Determinants of explosive force production. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 24(6), 894-906. <https://doi.org/10.1111/sms.12131>
- Foss, Oivind, & Hallen, J. (2004). The most economical cadence increases with increasing workload. *European Journal of Applied Physiology*, 92(4-5). <https://doi.org/10.1007/s00421-004-1175-5>
- Franchi, M. V., Atherton, P. J., Reeves, N. D., Flück, M., Williams, J., Mitchell, W. K., Selby, A., Beltran Valls, R. M., & Narici, M. V. (2014). Architectural, functional and molecular responses to concentric and eccentric loading in human skeletal muscle. *Acta Physiologica*, 210(3), 642-654. <https://doi.org/10.1111/apha.12225>
- Franchi, M. V., Raiteri, B. J., Longo, S., Sinha, S., Narici, M. V., & Csapo, R. (2018). Muscle Architecture Assessment : Strengths, Shortcomings and New Frontiers of in Vivo Imaging

- Techniques. *Ultrasound in Medicine & Biology*, 44(12), 2492-2504. <https://doi.org/10.1016/j.ultrasmedbio.2018.07.010>
- Franchi, M. V., Reeves, N. D., & Narici, M. V. (2017). Skeletal Muscle Remodeling in Response to Eccentric vs. Concentric Loading: Morphological, Molecular, and Metabolic Adaptations. *Frontiers in Physiology*, 8, 447. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00447>
- Franchi, M. V., Wilkinson, D. J., Quinlan, J. I., Mitchell, W. K., Lund, J. N., Williams, J. P., Reeves, N. D., Smith, K., Atherton, P. J., & Narici, M. V. (2015). Early structural remodeling and deuterium oxide-derived protein metabolic responses to eccentric and concentric loading in human skeletal muscle. *Physiological Reports*, 3(11), e12593. <https://doi.org/10.14814/phy2.12593>
- Frontera, W. R., Meredith, C. N., O'Reilly, K. P., Knuttgen, H. G., & Evans, W. J. (1988). Strength conditioning in older men : Skeletal muscle hypertrophy and improved function. *Journal of Applied Physiology (Bethesda, Md.: 1985)*, 64(3), 1038-1044. <https://doi.org/10.1152/jappl.1988.64.3.1038>
- Fukunaga, T., Ichinose, Y., Ito, M., Kawakami, Y., & Fukashiro, S. (1997). Determination of fascicle length and pennation in a contracting human muscle in vivo. *Journal of Applied Physiology*, 82(1), 354-358. <https://doi.org/10.1152/jappl.1997.82.1.354>
- Garnier, Y. M., Lepers, R., Dubau, Q., Pageaux, B., & Paizis, C. (2018). Neuromuscular and perceptual responses to moderate-intensity incline, level and decline treadmill exercise. *European Journal of Applied Physiology*, 118(10), 2039-2053. <https://doi.org/10.1007/s00421-018-3934-8>
- Gerber, J. P., Marcus, R. L., Dibble, L. E., Greis, P. E., Burks, R. T., & LaStayo, P. C. (2009). Effects of Early Progressive Eccentric Exercise on Muscle Size and Function After Anterior Cruciate Ligament Reconstruction : A 1-Year Follow-up Study of a Randomized Clinical Trial. *Physical Therapy*, 89(1), 51-59. <https://doi.org/10.2522/ptj.20070189>
- Gergley, J. (2011). Concurrent Training : A Comparison of High and Low Cadence Cycle Ergometry on Lower-body Strength in Young Moderately Trained Males. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 43, 836. <https://doi.org/10.1249/01.MSS.0000402329.86597.e4>
- Ghena, D. R., Kurth, A. L., Thomas, M., & Mayhew, J. (1991). Torque Characteristics of the Quadriceps and Hamstring Muscles during Concentric and Eccentric Loading. *The Journal of Orthopaedic and Sports Physical Therapy*, 14(4), 149-154. <https://doi.org/10.2519/jospt.1991.14.4.149>
- Giandolini, M., Horvais, N., Rossi, J., Millet, G. Y., Morin, J.-B., & Samozino, P. (2016). Acute and delayed peripheral and central neuromuscular alterations induced by a short and intense downhill trail run. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 26(11), 1321-1333. <https://doi.org/10.1111/sms.12583>
- Gordon, A. M., Huxley, A. F., & Julian, F. J. (1966). The variation in isometric tension with sarcomere length in vertebrate muscle fibres. *The Journal of Physiology*, 184(1), 170-192.
- Green, D. J., Thomas, K., Ross, E. Z., Green, S. C., Pringle, J. S. M., & Howatson, G. (2018). Torque, power and muscle activation of eccentric and concentric isokinetic cycling. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 40, 56-63. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2018.03.005>

- Gremeaux, V., Duclay, J., Deley, G., Philipp, J., Laroche, D., Pousson, M., & Casillas, J. (2010). Does eccentric endurance training improve walking capacity in patients with coronary artery disease? A randomized controlled pilot study. *Clinical Rehabilitation*, 24(7), 590-599. <https://doi.org/10.1177/0269215510362322>
- Gruber, M., Linnamo, V., Strojnik, V., Rantalainen, T., & Avela, J. (2009). Excitability at the Motoneuron Pool and Motor Cortex Is Specifically Modulated in Lengthening Compared to Isometric Contractions. *Journal of Neurophysiology*, 101(4), 2030-2040. <https://doi.org/10.1152/jn.91104.2008>
- Guadagnin, E. C., Stoelben, K. J. V., Carpes, F. P., & Vaz, M. A. (2022). Neuromuscular and functional responses to concentric and eccentric strength training in older adults : A systematic review. *Kinesiology*, 54(2), 357-367. <https://doi.org/10.26582/k.54.2.17>
- Hansen, E. A., Raastad, T., & Hallén, J. (2007). Strength training reduces freely chosen pedal rate during submaximal cycling. *European Journal of Applied Physiology*, 101(4), 419-426. <https://doi.org/10.1007/s00421-007-0515-7>
- Hansen, E. A., & Rønnestad, B. R. (2017). Effects of Cycling Training at Imposed Low Cadences : A Systematic Review. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 12(9), 1127-1136. <https://doi.org/10.1123/ijsp.2016-0574>
- Harridge, S. D. R., Bottinelli, R., Canepari, M., Pellegrino, M. A., Reggiani, C., Esbjörnsson, M., & Saltin, B. (1996). Whole-muscle and single-fibre contractile properties and myosin heavy chain isoforms in humans. *Pflügers Archiv - European Journal of Physiology*, 432(5), 913-920. <https://doi.org/10.1007/s004240050215>
- Harry, J. D., Ward, A. W., Heglund, N. C., Morgan, D. L., & McMahon, T. A. (1990). Cross-bridge cycling theories cannot explain high-speed lengthening behavior in frog muscle. *Biophysical Journal*, 57(2), 201-208. [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(90\)82523-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(90)82523-6)
- He, Z.-H., Bottinelli, R., Pellegrino, M. A., Ferenczi, M. A., & Reggiani, C. (2000). ATP Consumption and Efficiency of Human Single Muscle Fibers with Different Myosin Isoform Composition. *Biophysical Journal*, 79(2), 945-961. [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(00\)76349-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(00)76349-1)
- Heckman, C. J., & Enoka, R. M. (2012). Motor unit. *Comprehensive Physiology*, 2(4), 2629-2682. <https://doi.org/10.1002/cphy.c100087>
- Henneman, E., Somjen, G., & Carpenter, D. O. (1965). EXCITABILITY AND INHIBITIBILITY OF MOTONEURONS OF DIFFERENT SIZES. *Journal of Neurophysiology*, 28(3), 599-620. <https://doi.org/10.1152/jn.1965.28.3.599>
- Henriksson-Larsen, K., Wretling, M.-L., Lorentzon, R., & Öberg, L. (1992). Do muscle fibre size and fibre angulation correlate in pennated human muscles? *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 64(1), 68-72. <https://doi.org/10.1007/BF00376443>
- Herzog, W. (2014). The role of titin in eccentric muscle contraction. *Journal of Experimental Biology*, 217(16), 2825-2833. <https://doi.org/10.1242/jeb.099127>
- Herzog, W. (2018). The multiple roles of titin in muscle contraction and force production. *Biophysical Reviews*, 10(4), 1187-1199. <https://doi.org/10.1007/s12551-017-0395-y>

- Hirano, M., Shindo, M., Mishima, S., Morimura, K., Higuchi, Y., Yamada, Y., Higaki, Y., & Kiyonaga, A. (2015). Effects of 2 weeks of low-intensity cycle training with different pedaling rates on the work rate at lactate threshold. *European Journal of Applied Physiology*, *115*(5), 1005-1013. <https://doi.org/10.1007/s00421-014-3081-9>
- Howatson, G., Taylor, M. B., Rider, P., Motawar, B. R., McNally, M. P., Solnik, S., DeVita, P., & Hortobágyi, T. (2011). Ipsilateral motor cortical responses to TMS during lengthening and shortening of the contralateral wrist flexors. *European Journal of Neuroscience*, *33*(5), 978-990. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2010.07567.x>
- Huang, Y.-C., Cheng, M.-L., Tang, H.-Y., Huang, C.-Y., Chen, K.-M., & Wang, J.-S. (2021). Eccentric Cycling Training Improves Erythrocyte Antioxidant and Oxygen Releasing Capacity Associated with Enhanced Anaerobic Glycolysis and Intracellular Acidosis. *Antioxidants*, *10*(2), 285. <https://doi.org/10.3390/antiox10020285>
- Hug, F., Decherchi, P., Marqueste, T., & Jammes, Y. (2004). EMG versus oxygen uptake during cycling exercise in trained and untrained subjects. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, *14*(2), 187-195. [https://doi.org/10.1016/S1050-6411\(03\)00081-6](https://doi.org/10.1016/S1050-6411(03)00081-6)
- Hughes, D. C., Ellefsen, S., & Baar, K. (2018). Adaptations to Endurance and Strength Training. *Cold Spring Harbor Perspectives in Medicine*, *8*(6), a029769. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a029769>
- Huxley, A. (1998). How molecular motors work in muscle. *Nature*, *391*(6664), Article 6664. <https://doi.org/10.1038/34567>
- Huxley, A. F., Simmons, R. M., & Huxley, H. E. (2000). Past, present and future experiments on muscle. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *355*(1396), 539-543. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0595>
- Hyldahl, R. D., Chen, T. C., & Nosaka, K. (2017). Mechanisms and Mediators of the Skeletal Muscle Repeated Bout Effect. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, *45*(1), 24-33. <https://doi.org/10.1249/JES.0000000000000095>
- Illich, I. (1982). *Medical nemesis : The expropriation of health*. Pantheon Books.
- Impellizzeri, F. M., Marcora, S. M., & Coutts, A. J. (2019). Internal and External Training Load : 15 Years On. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, *14*(2), 270-273. <https://doi.org/10.1123/ijsp.2018-0935>
- Inostroza, M., Valdés, O., Tapia, G., Núñez, O., Kompen, M. J., Nosaka, K., & Peñailillo, L. (2022). Effects of eccentric vs concentric cycling training on patients with moderate COPD. *European Journal of Applied Physiology*, *122*(2), 489-502. <https://doi.org/10.1007/s00421-021-04850-x>
- Isacco, L., Ritter, O., Tordi, N., Laroche, D., Degano, B., Bouhaddi, M., Rakobowchuk, M., & Mourrot, L. (2016). Similar substrate oxidation rates in concentric and eccentric cycling matched for aerobic power output. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, *41*(11), 1204-1207. <https://doi.org/10.1139/apnm-2016-0107>
- Jameson, C., & Ring, C. (2000). Contributions of local and central sensations to the perception of exertion during cycling : Effects of work rate and cadence. *Journal of Sports Sciences*, *18*(4), 291-298. <https://doi.org/10.1080/026404100365027>

- Jeukendrup, A. E., & Wallis, G. A. (2005). Measurement of substrate oxidation during exercise by means of gas exchange measurements. *International Journal of Sports Medicine*, 26 Suppl 1, S28-37. <https://doi.org/10.1055/s-2004-830512>
- Jones, D. A. (1996). High- and low-frequency fatigue revisited. *Acta Physiologica Scandinavica*, 156(3), 265-270. <https://doi.org/10.1046/j.1365-201X.1996.192000.x>
- Julian, F. J., & Morgan, D. L. (1979). The effect on tension of non-uniform distribution of length changes applied to frog muscle fibres. *The Journal of Physiology*, 293(1), 379-392. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1979.sp012895>
- Julian, V., Thivel, D., Costes, F., Touron, J., Boirie, Y., Pereira, B., Perrault, H., Duclos, M., & Richard, R. (2018). Eccentric Training Improves Body Composition by Inducing Mechanical and Metabolic Adaptations : A Promising Approach for Overweight and Obese Individuals. *Frontiers in Physiology*, 9, 1013. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.01013>
- Julian, V., Thivel, D., Miguët, M., Pereira, B., Costes, F., Coudeyre, E., Duclos, M., & Richard, R. (2019). Eccentric cycling is more efficient in reducing fat mass than concentric cycling in adolescents with obesity. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 29(1), 4-15. <https://doi.org/10.1111/sms.13301>
- Kaufman, K. R., An, K.-N., & Chao, E. Y. S. (1989). Incorporation of muscle architecture into the muscle length-tension relationship. *Journal of Biomechanics*, 22(8), 943-948. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(89\)90078-X](https://doi.org/10.1016/0021-9290(89)90078-X)
- Keenan, K. G., Farina, D., Maluf, K. S., Merletti, R., & Enoka, R. M. (2005). Influence of amplitude cancellation on the simulated surface electromyogram. *Journal of Applied Physiology*, 98(1), 120-131. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00894.2004>
- Kent-Braun, J. A., & Le Blanc, R. (1996). Quantitation of central activation failure during maximal voluntary contractions in humans. *Muscle & Nerve*, 19(7), 861-869. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4598\(199607\)19:7<861::AID-MUS8>3.0.CO;2-7](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4598(199607)19:7<861::AID-MUS8>3.0.CO;2-7)
- Kernell, D. (2006). Muscle unit properties and specializations. In D. Kernell (Éd.), *The Motoneurone and its Muscle Fibres* (p. 0). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198526551.003.0003>
- Knuttgen, H. G., Petersen, F. B., & Klausen, K. (1971). Oxygen uptake and heart rate responses to exercise performed with concentric and eccentric muscle contractions. *Medicine and Science in Sports*, 3(1), 1-5.
- Koninckx, E., Van Leemputte, M., & Hespel, P. (2010). Effect of isokinetic cycling versus weight training on maximal power output and endurance performance in cycling. *European Journal of Applied Physiology*, 109(4), 699-708. <https://doi.org/10.1007/s00421-010-1407-9>
- Koral, J., Fanget, M., Imbert, L., Besson, T., Kennouche, D., Parent, A., Foschia, C., Rossi, J., & Millet, G. Y. (2022). Fatigue Measured in Dynamic Versus Isometric Modes After Trail Running Races of Various Distances. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 17(1), 67-77. <https://doi.org/10.1123/ijsp.2020-0940>
- Kristoffersen, M., Gundersen, H., Leirdal, S., & Iversen, V. V. (2014). Low cadence interval training at moderate intensity does not improve cycling performance in highly trained veteran cyclists. *Frontiers in Physiology*, 5. <https://doi.org/10.3389/fphys.2014.00034>

- Kubo, K., Kanehisa, H., & Fukunaga, T. (2001). Is passive stiffness in human muscles related to the elasticity of tendon structures? *European Journal of Applied Physiology*, *85*(3-4), 226-232. <https://doi.org/10.1007/s004210100463>
- Lago, P., & Jones, N. B. (1977). Effect of motor-unit firing time statistics on e.m.g. Spectra. *Medical & Biological Engineering & Computing*, *15*(6), 648-655. <https://doi.org/10.1007/BF02457923>
- Laroche, D., Jousain, C., Espagnac, C., Morisset, C., Tordi, N., Gremeaux, V., & Casillas, J.-M. (2013). Is It Possible to Individualize Intensity of Eccentric Cycling Exercise From Perceived Exertion on Concentric Test? *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *94*(8), 1621-1627.e1. <https://doi.org/10.1016/j.apmr.2012.12.012>
- LaStayo, P. C., Pierotti, D. J., Pifer, J., Hoppeler, H., & Lindstedt, S. L. (2000). Eccentric ergometry : Increases in locomotor muscle size and strength at low training intensities. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, *278*(5), R1282-R1288. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.278.5.R1282>
- Lastayo, P. C., Reich, T. E., Urquhart, M., Hoppeler, H., & Lindstedt, S. L. (1999). Chronic eccentric exercise : Improvements in muscle strength can occur with little demand for oxygen. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, *276*(2), R611-R615. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1999.276.2.R611>
- LaStayo, P., Marcus, R., Dibble, L., Frajacom, F., & Lindstedt, S. (2014). Eccentric exercise in rehabilitation : Safety, feasibility, and application. *Journal of Applied Physiology*, *116*(11), 1426-1434. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00008.2013>
- LaStayo, P., Pifer, J., Pierotti, D., & Lindstedt, S. (2008). Electromyographic Adaptations Elicited by Submaximal Exercise in Those Naive to and in Those Adapted to Eccentric Exercise : A descriptive Report. *Journal of Strength and Conditioning Research*, *22*(3), 833-838. <https://doi.org/10.1519/JSC.0b013e31816a5825>
- Lechave, J. B., Perrault, H., Aguilaniu, B., Isner-Horobeti, M. E., Martin, V., Coudeyre, E., & Richard, R. (2014). Breathing patterns during eccentric exercise. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, *202*, 53-58. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2014.07.007>
- Leong, C., McDermott, W., Elmer, S., & Martin, J. (2013). Chronic Eccentric Cycling Improves Quadriceps Muscle Structure and Maximum Cycling Power. *International Journal of Sports Medicine*, *35*(07), 559-565. <https://doi.org/10.1055/s-0033-1358471>
- Lepers, R., Hausswirth, C., Maffiuletti, N., Brisswalter, J., & Van Hoecke, J. (2000). Evidence of neuromuscular fatigue after prolonged cycling exercise: *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *32*(11), 1880-1886. <https://doi.org/10.1097/00005768-200011000-00010>
- Lepers, R., Millet, G. Y., & Maffiuletti, N. A. (2001). Effect of cycling cadence on contractile and neural properties of knee extensors: *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *33*(11), 1882-1888. <https://doi.org/10.1097/00005768-200111000-00013>
- Lewis, M. C., Peoples, G. E., Groeller, H., & Brown, M. A. (2018). Eccentric cycling emphasising a low cardiopulmonary demand increases leg strength equivalent to workload matched concentric cycling in middle age sedentary males. *Journal of Science and Medicine in Sport*, *21*(12), 1238-1243. <https://doi.org/10.1016/j.jsams.2018.05.009>

- Lieber, R. L. (2018). Biomechanical response of skeletal muscle to eccentric contractions. *Journal of Sport and Health Science*, 7(3), 294-309. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2018.06.005>
- Lieber, R. L. (2022). Can we just forget about pennation angle? *Journal of Biomechanics*, 132, 110954. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2022.110954>
- Lieber, R. L., & Friden, J. (2000). Functional and clinical significance of skeletal muscle architecture. *Muscle & Nerve*, 23(11), 1647-1666. [https://doi.org/10.1002/1097-4598\(200011\)23:11<1647::AID-MUS1>3.0.CO;2-M](https://doi.org/10.1002/1097-4598(200011)23:11<1647::AID-MUS1>3.0.CO;2-M)
- Lieber, R. L., Roberts, T. J., Blemker, S. S., Lee, S. S. M., & Herzog, W. (2017). Skeletal muscle mechanics, energetics and plasticity. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, 14(1), 108. <https://doi.org/10.1186/s12984-017-0318-y>
- Lieber, R. L., Shah, S., & Friden, J. (2002). Cytoskeletal Disruption After Eccentric Contraction-Induced Muscle Injury: *Clinical Orthopaedics and Related Research*, 403, S90-S99. <https://doi.org/10.1097/00003086-200210001-00011>
- Linari, M., Bottinelli, R., Pellegrino, M. A., Reconditi, M., Reggiani, C., & Lombardi, V. (2004). The mechanism of the force response to stretch in human skinned muscle fibres with different myosin isoforms. *The Journal of Physiology*, 554(2), 335-352. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2003.051748>
- Linari, M., Lucii, L., Reconditi, M., Casoni, M. E. V., Amenitsch, H., Bernstorff, S., Piazzesi, G., & Lombardi, V. (2000). A combined mechanical and X-ray diffraction study of stretch potentiation in single frog muscle fibres. *The Journal of Physiology*, 526(3), 589-596. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.2000.00589.x>
- Lindstedt, S. L., LaStayo, P. C., & Reich, T. E. (2001). When Active Muscles Lengthen : Properties and Consequences of Eccentric Contractions. *Physiology*, 16(6), 256-261. <https://doi.org/10.1152/physiologyonline.2001.16.6.256>
- Lipski, M., Abbiss, C. R., & Nosaka, K. (2018). Cardio-pulmonary responses to incremental eccentric and concentric cycling tests to task failure. *European Journal of Applied Physiology*, 118(5), 947-957. <https://doi.org/10.1007/s00421-018-3826-y>
- Löllgen, H., Graham, T., & Sjogaard, G. (1980). Muscle metabolites, force, and perceived exertion bicycling at varying pedal rates: *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 12(5), 345-351. <https://doi.org/10.1249/00005768-198025000-00008>
- Lucas, K. (1909). The "all or none" contraction of the amphibian skeletal muscle fibre. *The Journal of Physiology*, 38(2-3), 113-133.
- Ludyga, S., Gronwald, T., & Hottenrott, K. (2016). Effects of high vs. Low cadence training on cyclists' brain cortical activity during exercise. *Journal of Science and Medicine in Sport*, 19(4), 342-347. <https://doi.org/10.1016/j.jsams.2015.04.003>
- MacIntosh, B. R., Neptune, R. R., & Horton, J. F. (2000). Cadence, power, and muscle activation in cycle ergometry: *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 32(7), 1281-1287. <https://doi.org/10.1097/00005768-200007000-00015>
- MacMillan, N. J., Kapchinsky, S., Konokhova, Y., Gousspillou, G., de Sousa Sena, R., Jagoe, R. T., Baril, J., Carver, T. E., Andersen, R. E., Richard, R., Perrault, H., Bourbeau, J., Hepple, R. T., & Taivassalo, T. (2017). Eccentric Ergometer Training Promotes Locomotor Muscle Strength

- but Not Mitochondrial Adaptation in Patients with Severe Chronic Obstructive Pulmonary Disease. *Frontiers in Physiology*, 8. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00114>
- Maden-Wilkinson, T. M., Balshaw, T. G., Massey, G. J., & Folland, J. P. (2021). Muscle architecture and morphology as determinants of explosive strength. *European Journal of Applied Physiology*, 121(4), 1099-1110. <https://doi.org/10.1007/s00421-020-04585-1>
- Maeo, S., Shan, X., Otsuka, S., Kanehisa, H., & Kawakami, Y. (2018). Neuromuscular Adaptations to Work-matched Maximal Eccentric versus Concentric Training. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 50(8), 1629-1640. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000001611>
- Maffiuletti, N. A., Aagaard, P., Blazevich, A. J., Folland, J., Tillin, N., & Duchateau, J. (2016). Rate of force development: Physiological and methodological considerations. *European Journal of Applied Physiology*, 116(6), 1091-1116. <https://doi.org/10.1007/s00421-016-3346-6>
- Marcora, S. (2009). Perception of effort during exercise is independent of afferent feedback from skeletal muscles, heart, and lungs. *Journal of Applied Physiology*, 106(6), 2060-2062. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.90378.2008>
- Marquez, G. J., Mon, J., Acero, R. M., Sanchez, J. A., & Fernandez-del-Olmo, M. (2009). Low-Intensity Cycling Affects the Muscle Activation Pattern of Consequent Countermovement Jumps. *Journal of Strength and Conditioning Research*, 23(5), 1470-1476. <https://doi.org/10.1519/JSC.0b013e3181a517f3>
- Marsh, A. P., & Martin, P. E. (1993). The association between cycling experience and preferred and most economical cadences. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 25(11), 1269-1274.
- Marsh, A. P., & Martin, P. E. (1995). The relationship between cadence and lower extremity EMG in cyclists and noncyclists. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 27(2), 217-225.
- Marsh, A. P., & Martin, P. E. (1998). Perceived exertion and the preferred cycling cadence. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 30(6), 942.
- Marsh, A. P., Martin, P. E., & Sanderson, D. J. (2000). Is a joint moment-based cost function associated with preferred cycling cadence? *Journal of Biomechanics*, 33(2), 173-180. [https://doi.org/10.1016/S0021-9290\(99\)00155-4](https://doi.org/10.1016/S0021-9290(99)00155-4)
- Maruyama, K. (1976). Connectin, an Elastic Protein from Myofibrils¹. *The Journal of Biochemistry*, 80(2), 405-407. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jbchem.a131291>
- Mater, A., Clos, P., & Lepers, R. (2021). Effect of Cycling Cadence on Neuromuscular Function: A Systematic Review of Acute and Chronic Alterations. *Int. J. Environ. Res. Public Health*, 14.
- Mavropalias, G., Koeda, T., Barley, O. R., Poon, W. C. K., Fisher, A. J., Blazevich, A. J., & Nosaka, K. (2020). Comparison between high- and low-intensity eccentric cycling of equal mechanical work for muscle damage and the repeated bout effect. *European Journal of Applied Physiology*, 120(5), 1015-1025. <https://doi.org/10.1007/s00421-020-04341-5>
- McCully, K. K., & Faulkner, J. A. (1986). Characteristics of lengthening contractions associated with injury to skeletal muscle fibers. *Journal of Applied Physiology*, 61(1), 293-299. <https://doi.org/10.1152/jappl.1986.61.1.293>

- 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: Repeated bout effect. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, *13*(2), 88-97. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0838.2003.02477.x>
- Merletti, R., & Farina, D. (2016). *Surface Electromyography : Physiology, Engineering, and Applications*. John Wiley & Sons.
- Merrifield, H. H., & Caliel, R. J. (1970). Effect of an « overload » concentric training of the quadriceps on strength and limb circumference in females. *Perceptual and Motor Skills*, *31*(2), 563-568. <https://doi.org/10.2466/pms.1970.31.2.563>
- Meyer, K., Steiner, R., Lastayo, P., Lippuner, K., Allemann, Y., Eberli, F., Schmid, J., Saner, H., & Hoppeler, H. (2003). Eccentric Exercise in Coronary Patients : Central Hemodynamic and Metabolic Responses: *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *35*(7), 1076-1082. <https://doi.org/10.1249/01.MSS.0000074580.79648.9D>
- Millet, G. Y., Bachasson, D., Temesi, J., Wuyam, B., Féasson, L., Vergès, S., & Lévy, P. (2012). Potential interests and limits of magnetic and electrical stimulation techniques to assess neuromuscular fatigue. *Neuromuscular Disorders*, *22*, S181-S186. <https://doi.org/10.1016/j.nmd.2012.10.007>
- Millet, G. Y., & Lepers, R. (2004). Alterations of Neuromuscular Function After Prolonged Running, Cycling and Skiing Exercises. *Sports Medicine*, *34*(2), 105-116. <https://doi.org/10.2165/00007256-200434020-00004>
- Milner-Brown, H. S., Stein, R. B., & Yemm, R. (1973). Changes in firing rate of human motor units during linearly changing voluntary contractions. *The Journal of Physiology*, *230*(2), 371-390. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1973.sp010193>
- Monte, A., & Franchi, M. V. (2023). Regional muscle features and their association with knee extensors force production at a single joint angle. *European Journal of Applied Physiology*. <https://doi.org/10.1007/s00421-023-05237-w>
- Morree, H. M., Klein, C., & Marcora, S. M. (2012). Perception of effort reflects central motor command during movement execution : Neurophysiology of perceived effort. *Psychophysiology*, *49*(9), 1242-1253. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2012.01399.x>
- Narici, M., Franchi, M., & Maganaris, C. (2016). Muscle structural assembly and functional consequences. *Journal of Experimental Biology*, *219*(2), 276-284. <https://doi.org/10.1242/jeb.128017>
- Narici, M. V., Roi, G. S., Landoni, L., Minetti, A. E., & Cerretelli, P. (1989). Changes in force, cross-sectional area and neural activation during strength training and detraining of the human quadriceps. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, *59*(4), 310-319. <https://doi.org/10.1007/BF02388334>
- Neptune, R. R., Kautz, S. A., & Hull, M. L. (1997). The effect of pedaling rate on coordination in cycling. *Journal of Biomechanics*, *30*(10), 1051-1058. [https://doi.org/10.1016/S0021-9290\(97\)00071-7](https://doi.org/10.1016/S0021-9290(97)00071-7)
- Nickel, R., Troncoso, F., Flores, O., Gonzalez-Bartholin, R., Mackay, K., Diaz, O., Jalon, M., & Peñailillo, L. (2020). Physiological response to eccentric and concentric cycling in patients

- with chronic obstructive pulmonary disease. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, 45(11), 1232-1237. <https://doi.org/10.1139/apnm-2020-0149>
- Nicolò, A., Marcora, S. M., & Sacchetti, M. (2016). Respiratory frequency is strongly associated with perceived exertion during time trials of different duration. *Journal of Sports Sciences*, 34(13), 1199-1206. <https://doi.org/10.1080/02640414.2015.1102315>
- Nimmerichter, A., Eston, R., Bachl, N., & Williams, C. (2012). Effects of low and high cadence interval training on power output in flat and uphill cycling time-trials. *European Journal of Applied Physiology*, 112(1), 69-78. <https://doi.org/10.1007/s00421-011-1957-5>
- Nogueira, F. R. D., Conceição, M. S., Vechin, F. C., Junior, E. M. M., Rodrigues, G. F. C., Fazolin, M. A., Chacon-Mikahil, M. P. T., & Libardi, C. A. (2013). The effect of eccentric contraction velocity on muscle damage : A review. *Isokinetics and Exercise Science*, 21(1), 1-9. <https://doi.org/10.3233/IES-2012-0465>
- O'Brien, T. D., Reeves, N. D., Baltzopoulos, V., Jones, D. A., & Maganaris, C. N. (2010). Muscle-tendon structure and dimensions in adults and children. *Journal of Anatomy*, 216(5), 631-642. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2010.01218.x>
- Paddon-Jones, D., Keech, A., Lonergan, A., & Abernethy, P. (2005). Differential expression of muscle damage in humans following acute fast and slow velocity eccentric exercise. *Journal of Science and Medicine in Sport*, 8(3), 255-263. [https://doi.org/10.1016/S1440-2440\(05\)80036-2](https://doi.org/10.1016/S1440-2440(05)80036-2)
- Pageaux, B. (2016). Perception of effort in Exercise Science : Definition, measurement and perspectives. *European Journal of Sport Science*, 16(8), 885-894. <https://doi.org/10.1080/17461391.2016.1188992>
- Pageaux, B., Besson, D., Casillas, J.-M., Lepers, R., Gremeaux, V., Ornetti, P., Gouteron, A., & Laroche, D. (2020). Progressively increasing the intensity of eccentric cycling over four training sessions : A feasibility study in coronary heart disease patients. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 63(3), 241-244. <https://doi.org/10.1016/j.rehab.2019.09.007>
- Parada, A., Klaassen, J., Lisboa, C., Saldías, F., Mendoza, L., & Díaz, O. (2011). [Reduction of physical activity in patients with chronic obstructive pulmonary disease]. *Revista medica de Chile*, 139(12), 1562-1572.
- Paschalis, V., Nikolaidis, M. G., Theodorou, A. A., Panayiotou, G., Fatouros, I. G., Koutedakis, Y., & Jamurtas, A. Z. (2011). A Weekly Bout of Eccentric Exercise Is Sufficient to Induce Health-Promoting Effects. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 43(1), 64-73. <https://doi.org/10.1249/MSS.0b013e3181e91d90>
- Paterson, D. J. (2014). Defining the neurocircuitry of exercise hyperpnoea. *The Journal of Physiology*, 592(3), 433-444. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2013.261586>
- Paulsen, G., Eidsheim, H. Ø., Helland, C., Seynnes, O., Solberg, P. A., & Rønnestad, B. R. (2019). Eccentric cycling does not improve cycling performance in amateur cyclists. *PLOS ONE*, 14(1), e0208452. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208452>
- Pavlin, L., Fernandez, F., Lowgreen, R., Ohresser, I., Cristol, J.-P., Turc-Baron, C., Bernardi, H., & Candau, R. (2023). Feasibility and early effects of bed-cycling eccentric training : Potential

- clinical applications. *Clinical Physiology and Functional Imaging*, 43(3), 154-164. <https://doi.org/10.1111/cpf.12805>
- Peñailillo, L., Blazevich, A. J., & Nosaka, K. (2015). Muscle Fascicle Behavior during Eccentric Cycling and Its Relation to Muscle Soreness. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 47(4), 708-717. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000000473>
- Peñailillo, L., Blazevich, A., & Nosaka, K. (2014). Energy expenditure and substrate oxidation during and after eccentric cycling. *European Journal of Applied Physiology*, 114(4), 805-814. <https://doi.org/10.1007/s00421-013-2816-3>
- Peñailillo, L., Blazevich, A., Numazawa, H., & Nosaka, K. (2013). Metabolic and Muscle Damage Profiles of Concentric versus Repeated Eccentric Cycling. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 45(9), 1773-1781. <https://doi.org/10.1249/MSS.0b013e31828f8a73>
- Peñailillo, L., Guzmán, N., Cangas, J., Reyes, A., & Zbinden-Foncea, H. (2017). Metabolic demand and muscle damage induced by eccentric cycling of knee extensor and flexor muscles. *European Journal of Sport Science*, 17(2), 179-187. <https://doi.org/10.1080/17461391.2016.1217278>
- Peñailillo, L., Mackay, K., & Abbiss, C. R. (2018). Rating of Perceived Exertion During Concentric and Eccentric Cycling : Are We Measuring Effort or Exertion? *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 13(4), 517-523. <https://doi.org/10.1123/ijsp.2017-0171>
- Peñailillo, L., Valladares-Ide, D., Jannas-Velas, S., Flores-Opazo, M., Jalón, M., Mendoza, L., Nuñez, I., & Diaz-Patiño, O. (2022). Effects of eccentric, concentric and eccentric/concentric training on muscle function and mass, functional performance, cardiometabolic health, quality of life and molecular adaptations of skeletal muscle in COPD patients : A multicentre randomised trial. *BMC Pulmonary Medicine*, 22(1), 278. <https://doi.org/10.1186/s12890-022-02061-4>
- Perrey, S., Betik, A., Candau, R., Rouillon, J. D., & Hughson, R. L. (2001). Comparison of oxygen uptake kinetics during concentric and eccentric cycle exercise. *Journal of Applied Physiology*, 91(5), 2135-2142. <https://doi.org/10.1152/jappl.2001.91.5.2135>
- Piitulainen, H., Komi, P., Linnamo, V., & Avela, J. (2008). Sarcolemmal excitability as investigated with M-waves after eccentric exercise in humans. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 18(4), 672-681. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2007.01.004>
- Place, N., Maffiuletti, N. A., Martin, A., & Lepers, R. (2007). Assessment of the reliability of central and peripheral fatigue after sustained maximal voluntary contraction of the quadriceps muscle. *Muscle & Nerve*, 35(4), 486-495. <https://doi.org/10.1002/mus.20714>
- Proske, U., & Morgan, D. L. (2001). Muscle damage from eccentric exercise : Mechanism, mechanical signs, adaptation and clinical applications. *The Journal of Physiology*, 537(2), 333-345. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.2001.00333.x>
- Rakobowchuk, M., Isacco, L., Ritter, O., Represas, A. G., Bouhaddi, M., Degano, B., Tordi, N., & Mouro, L. (2018). Muscle Oxygenation Responses to Low-intensity Steady Rate Concentric and Eccentric Cycling. *International Journal of Sports Medicine*, 39(3), 173-180. <https://doi.org/10.1055/s-0043-121272>

- Rakobowchuk, M., Ritter, O., Wilhelm, E. N., Isacco, L., Bouhaddi, M., Degano, B., Tordi, N., & Mourot, L. (2017). Divergent endothelial function but similar platelet microvesicle responses following eccentric and concentric cycling at a similar aerobic power output. *Journal of Applied Physiology*, *122*(4), 1031-1039. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00602.2016>
- Rappelt, L., Held, S., & Donath, L. (2021). Concentric not eccentric cycling sprint intervals acutely impair balance and jump performance in healthy active young adults: A randomized controlled cross-over study. *Gait & Posture*, *90*, 55-60. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2021.08.006>
- Rasekaba, T., Lee, A. L., Naughton, M. T., Williams, T. J., & Holland, A. E. (2009). The six-minute walk test: A useful metric for the cardiopulmonary patient. *Internal Medicine Journal*, *39*(8), 495-501. <https://doi.org/10.1111/j.1445-5994.2008.01880.x>
- Reeves, N. D., Maganaris, C. N., Longo, S., & Narici, M. V. (2009). Differential adaptations to eccentric versus conventional resistance training in older humans. *Experimental Physiology*, *94*(7), 825-833. <https://doi.org/10.1113/expphysiol.2009.046599>
- Ritter, O., Isacco, L., Rakobowchuk, M., Tordi, N., Laroche, D., Bouhaddi, M., Degano, B., & Mourot, L. (2019). Cardiorespiratory and Autonomic Nervous System Responses to Prolonged Eccentric Cycling. *International Journal of Sports Medicine*, *40*(7), 453-461. <https://doi.org/10.1055/a-0783-2581>
- Rocha Vieira, D. S., Baril, J., Richard, R., Perrault, H., Bourbeau, J., & Taivassalo, T. (2011). Eccentric Cycle Exercise in Severe COPD: Feasibility of Application. *COPD: Journal of Chronic Obstructive Pulmonary Disease*, *8*(4), 270-274. <https://doi.org/10.3109/15412555.2011.579926>
- Rodriguez Rosell, D., Blanco, F., Aagaard, P., & González-Badillo, J. (2017). Physiological and methodological aspects of rate of force development assessment in human skeletal muscle. *Clinical physiology and functional imaging*, *38*. <https://doi.org/10.1111/cpf.12495>
- Rodriguez-Falces, J., & Place, N. (2018). Determinants, analysis and interpretation of the muscle compound action potential (M wave) in humans: Implications for the study of muscle fatigue. *European Journal of Applied Physiology*, *118*(3), 501-521. <https://doi.org/10.1007/s00421-017-3788-5>
- Roig, M., O'Brien, K., Kirk, G., Murray, R., McKinnon, P., Shadgan, B., & Reid, W. D. (2009). The effects of eccentric versus concentric resistance training on muscle strength and mass in healthy adults: A systematic review with meta-analysis. *British Journal of Sports Medicine*, *43*(8), 556-568. <https://doi.org/10.1136/bjism.2008.051417>
- Ruff, R. L., & Whittlesey, D. (1991). Ca-, Sr-tension relationships and contraction velocities of human muscle fibers. *Muscle & Nerve*, *14*(12), 1219-1226. <https://doi.org/10.1002/mus.880141214>
- Ryschon, T. W., Fowler, M. D., Wyson, R. E., Anthony, A.-R., & Balaban, R. S. (1997). Efficiency of human skeletal muscle in vivo: Comparison of isometric, concentric, and eccentric muscle action. *Journal of Applied Physiology*, *83*(3), 867-874. <https://doi.org/10.1152/jappl.1997.83.3.867>
- Sale, D. G. (1988). Neural adaptation to resistance training. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *20*(5 Suppl), S135-45. <https://doi.org/10.1249/00005768-198810001-00009>

- Sargeant, A. J. (1994). Human Power Output and Muscle Fatigue. *International Journal of Sports Medicine*, 15(3), 116-121. <https://doi.org/10.1055/s-2007-1021031>
- Sarre, G., & Lepers, R. (2005). Neuromuscular function during prolonged pedalling exercise at different cadences : Locomotor strategies during cycling. *Acta Physiologica Scandinavica*, 185(4), 321-328. <https://doi.org/10.1111/j.1365-201X.2005.01490.x>
- Sarre, G., Lepers, R., Maffiuletti, N., Millet, G., & Martin, A. (2003). Influence of cycling cadence on neuromuscular activity of the knee extensors in humans. *European Journal of Applied Physiology*, 88(4), 476-479. <https://doi.org/10.1007/s00421-002-0738-6>
- Sarre, G., Lepers, R., & van Hoecke, J. (2005). Stability of pedalling mechanics during a prolonged cycling exercise performed at different cadences. *Journal of Sports Sciences*, 23(7), 693-701. <https://doi.org/10.1080/02640410400021997>
- Schoenfeld, B. J. (2010). The Mechanisms of Muscle Hypertrophy and Their Application to Resistance Training. *Journal of Strength and Conditioning Research*, 24(10), 2857-2872. <https://doi.org/10.1519/JSC.0b013e3181e840f3>
- Shastri, L., Alkhalil, M., Forbes, C., El-Wadi, T., Rafferty, G., Ishida, K., & Formenti, F. (2019). Skeletal muscle oxygenation during cycling at different power output and cadence. *Physiological Reports*, 7(3), e13963. <https://doi.org/10.14814/phy2.13963>
- Shumway-Cook, A., Brauer, S., & Woollacott, M. (2000). Predicting the Probability for Falls in Community-Dwelling Older Adults Using the Timed Up & Go Test. *Physical Therapy*, 80(9), 896-903. <https://doi.org/10.1093/ptj/80.9.896>
- Sidhu, S. K., Weavil, J. C., Thurston, T. S., Rosenberger, D., Jessop, J. E., Wang, E., Richardson, R. S., McNeil, C. J., & Amann, M. (2018). Fatigue-related group III/IV muscle afferent feedback facilitates intracortical inhibition during locomotor exercise. *The Journal of Physiology*, 596(19), 4789-4801. <https://doi.org/10.1113/JP276460>
- Sidossis, L., Horowitz, J., & Coyle, E. (1992). Load and Velocity of Contraction Influence Gross and Delta Mechanical Efficiency. *International Journal of Sports Medicine*, 13(05), 407-411. <https://doi.org/10.1055/s-2007-1021289>
- Smith, A. E., Goldsworthy, M. R., Garside, T., Wood, F. M., & Ridding, M. C. (2014). The influence of a single bout of aerobic exercise on short-interval intracortical excitability. *Experimental Brain Research*, 232(6), 1875-1882. <https://doi.org/10.1007/s00221-014-3879-z>
- Snyder, K. L., & Farley, C. T. (2011). Energetically optimal stride frequency in running : The effects of incline and decline. *Journal of Experimental Biology*, 214(12), 2089-2095. <https://doi.org/10.1242/jeb.053157>
- Steiner, R., Meyer, K., Lippuner, K., Schmid, J.-P., Saner, H., & Hoppeler, H. (2004). Eccentric endurance training in subjects with coronary artery disease : A novel exercise paradigm in cardiac rehabilitation? *European Journal of Applied Physiology*, 91(5-6), 572-578. <https://doi.org/10.1007/s00421-003-1000-6>
- Strojnik, V., & Komi, P. V. (1998). Neuromuscular fatigue after maximal stretch-shortening cycle exercise. *Journal of Applied Physiology*, 84(1), 344-350. <https://doi.org/10.1152/jappl.1998.84.1.344>

- Takaishi, T., Yasuda, Y., & Moritani, T. (1994). Neuromuscular fatigue during prolonged pedalling exercise at different pedalling rates. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 69(2), 154-158. <https://doi.org/10.1007/BF00609408>
- Takaishi, T., Yasuda, Y., Ono, T., & Moritani, T. (1996). Optimal pedaling rate estimated from neuromuscular fatigue for cyclists: *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 28(12), 1492-1497. <https://doi.org/10.1097/00005768-199612000-00008>
- Talbot, J. A., & Morgan, D. L. (1998). The effects of stretch parameters on eccentric exercise-induced damage to toad skeletal muscle. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 19(3), 237-245. <https://doi.org/10.1023/a:1005325032106>
- Tesch, P. A. (1988). Skeletal muscle adaptations consequent to long-term heavy resistance exercise. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 20(5 Suppl), S132-4. <https://doi.org/10.1249/00005768-198810001-00008>
- Thesleff, S. (1959). Motor end-plate 'desensitization' by repetitive nerve stimuli. *The Journal of Physiology*, 148(3), 659-664.
- Thomas, K., Elmeua, M., Howatson, G., & Goodall, S. (2016). Intensity-Dependent Contribution of Neuromuscular Fatigue after Constant-Load Cycling. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 48(9), 1751-1760. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000000950>
- Thorstensson, A., & Karlsson, J. (1976). Fatiguability and Fibre Composition of Human Skeletal Muscle. *Acta Physiologica Scandinavica*, 98(3), 318-322. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1976.tb10316.x>
- Timmins, R. G., Ruddy, J. D., Presland, J., Maniar, N., & Williams, M. (2015). Architectural changes of the biceps femoris long head after concentric or eccentric training. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000000795>
- Tomabechi, N., Takizawa, K., Shibata, K., & Mizuno, M. (2018). Effects of 3-Week Work-Matched High-Intensity Intermittent Cycling Training with Different Cadences on VO2max in University Athletes. *Sports*, 6(4), 107. <https://doi.org/10.3390/sports6040107>
- Treize, J., Collier, N., & Blazevich, A. J. (2016). Anatomical and neuromuscular variables strongly predict maximum knee extension torque in healthy men. *European Journal of Applied Physiology*, 116(6), 1159-1177. <https://doi.org/10.1007/s00421-016-3352-8>
- Ueda, H., Saegusa, R., Tsuchiya, Y., & Ochi, E. (2023). Pedal cadence does not affect muscle damage to eccentric cycling performed at similar mechanical work. *Frontiers in Physiology*, 14, 1140359. <https://doi.org/10.3389/fphys.2023.1140359>
- Ueda, H., Tsuchiya, Y., & Ochi, E. (2020). Fast-Velocity Eccentric Cycling Exercise Causes Greater Muscle Damage Than Slow Eccentric Cycling. *Frontiers in Physiology*, 11. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.596640>
- Vagg, R., Mogyoros, I., Kiernan, M. C., & Burke, D. (1998). Activity-dependent hyperpolarization of human motor axons produced by natural activity. *The Journal of Physiology*, 507(3), 919-925. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.1998.919bs.x>
- Vercruyssen, F., Missenard, O., & Brisswalter, J. (2009). Relationship between oxygen uptake slow component and surface EMG during heavy exercise in humans : Influence of pedal rate. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 19(4), 676-684. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2008.02.005>

- Vernillo, G., Mater, A., Doucende, G., Cassirame, J., & Mourot, L. (2020). Effect of a Fatiguing Ultratrail on the Graded Energetically Optimal Stride Frequency. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 15(9), 1340-1343. <https://doi.org/10.1123/ijsp.2019-0666>
- Warren, G. L., Ingalls, C. P., Lowe, D. A., & Armstrong, R. B. (2001). Excitation-Contraction Uncoupling : Major Role in Contraction-Induced Muscle Injury: *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 29(2), 82-87. <https://doi.org/10.1097/00003677-200104000-00008>
- Watanabe, K., & Akima, H. (2011). Effect of knee joint angle on neuromuscular activation of the vastus intermedius muscle during isometric contraction. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 21(6), e412-e420. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0838.2011.01347.x>
- Wells, R., Morrissey, M., & Hughson, R. (1986). Internal work and physiological responses during concentric and eccentric cycle ergometry. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 55(3), 295-301. <https://doi.org/10.1007/BF02343802>
- Wenger, H. A., & Bell, G. J. (1986). The Interactions of Intensity, Frequency and Duration of Exercise Training in Altering Cardiorespiratory Fitness. *Sports Medicine*, 3(5), 346-356. <https://doi.org/10.2165/00007256-198603050-00004>
- Werkhausen, A., Gløersen, Ø., Nordez, A., Paulsen, G., Bojsen-Møller, J., & Seynnes, O. R. (2022). Rate of force development relationships to muscle architecture and contractile behavior in the human vastus lateralis. *Scientific Reports*, 12(1), 21816. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-26379-5>
- Werkhausen, A., Gløersen, Ø., Nordez, A., Paulsen, G., Bojsen-Møller, J., & Seynnes, O. R. (2023). Linking muscle architecture and function *in vivo* : Conceptual or methodological limitations? *PeerJ*, 11, e15194. <https://doi.org/10.7717/peerj.15194>
- Westing, S. H., Seger, J. Y., & Thorstensson, A. (1990). Effects of electrical stimulation on eccentric and concentric torque-velocity relationships during knee extension in man. *Acta Physiologica Scandinavica*, 140(1), 17-22. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1990.tb08971.x>
- Whitty, A., Murphy, A., Coutts, A., & Watsford, M. (2016). The effect of low- vs high-cadence interval training on the freely chosen cadence and performance in endurance-trained cyclists. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, 41. <https://doi.org/10.1139/apnm-2015-0562>
- Willems, M. E. T., & Stauber, W. T. (2000). Performance of plantar flexor muscles with eccentric and isometric contractions in intact rats: *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 32(7), 1293-1299. <https://doi.org/10.1097/00005768-200007000-00017>
- Woledge, R. C. (1998). Possible effects of fatigue on muscle efficiency. *Acta Physiologica Scandinavica*, 162(3), 267-273. <https://doi.org/10.1046/j.1365-201X.1998.0294e.x>
- Young, A., Stokes, M., Round, J. M., & Edwards, R. H. T. (1983). The effect of high-resistance training on the strength and cross-sectional area of the human quadriceps. *European Journal of Clinical Investigation*, 13(5), 411-417. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2362.1983.tb00122.x>

Zimmermann, H. B., MacIntosh, B. R., & Dal Pupo, J. (2020). Does postactivation potentiation (PAP) increase voluntary performance? *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, 45(4), 349-356. <https://doi.org/10.1139/apnm-2019-0406>

Annexes



Review

Effect of Cycling Cadence on Neuromuscular Function: A Systematic Review of Acute and Chronic Alterations

Adrien Mater *, Pierre Clos, and Romuald Lepers

INSERM UMR1093-CAPS, UFR des Sciences du Sport, Université Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France; pierre.clos@u-bourgogne.fr (P.C.); romuald.lepers@u-bourgogne.fr (R.L.)

* Correspondence: adrien.mater@u-bourgogne.fr; Tel.: +33-(0)660312007

Abstract: There is a wide range of cadence available to cyclists to produce power, yet they choose to pedal across a narrow one. While neuromuscular alterations during a pedaling bout at non-preferred cadences were previously reviewed, modifications subsequent to one fatiguing session or training intervention have not been focused on. We performed a systematic literature search of PubMed and Web of Science up to the end of 2020. Thirteen relevant articles were identified, among which eleven focused on fatigability and two on training intervention. Cadences were mainly defined as “low” and “high” compared with a range of freely chosen cadences for given power output. However, the heterogeneity of selected cadences, neuromuscular assessment methodology, and selected population makes the comparison between the studies complicated. Even though cycling at a high cadence and high intensity impaired more neuromuscular function and performance than low-cadence cycling, it remains unclear if cycling cadence plays a role in the onset of fatigue. Research concerning the effect of training at non-preferred cadences on neuromuscular adaptation allows us to encourage the use of various training stimuli but not to say whether a range of cadences favors subsequent neuromuscular performance.

Keywords: pedaling rate; pedaling frequency; fatigability; EMG; strength

Citation: Mater, A.; Clos, P.; Lepers, R. Effect of Cycling Cadence on Neuromuscular Function: A Systematic Review of Acute and Chronic Alterations. *Int. J. Environ. Res. Public Health* **2021**, *18*, 7912. <https://doi.org/10.3390/ijerph18157912>

Academic Editors:
José Alberto Frade Martins Parraca,
Bernardino Javier Sánchez-Alcaraz
Martínez, Diego Muñoz Marín
and Paul B. Tchounwou

Received: 29 May 2021

Accepted: 20 July 2021

Published: 26 July 2021

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright: © 2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

1. Introduction

Cycling is a common low-impact activity used for daily traveling, recreational practice, and professional competitive sport but also in rehabilitation programs. It appears that all cyclists spontaneously pedal across a narrow range of cadence. This is intriguing because work production per unit of time (i.e., power output), which is the product between pedaling rate and torque applied to the pedal, could theoretically be achieved using a wide range of cadence. Freely chosen cadences (FCC, or preferred cadence) are usually very close among individuals but influenced by practice level. Indeed, professional cyclists prefer cadences above 90 rpm, while active recreational cyclists rather use cadence around 80 rpm [1].

For a given power output, an upward shift of the pedaling cadence reduces the torque applied to the pedal, and vice versa, affecting the physiological and psychological demand of exercise [2]. Cadences can be considered low or high at a given power output when imposed pedaling frequencies were not included in a range of ± 25 rpm relative to FCC, usually adopted during training or competition [3]. Sport scientists have been trying to understand why individuals select a cadence rather than another based on physiological, biomechanical, and perceptual parameters. Studies also described acute alterations induced by imposing a pedaling rate below or above the preferred one. A review summarized studies that focused on participants' responses to exercise, such as oxygen consumption, joint torque, blood lactate accumulation, muscular activation, and perception of effort [2]. The authors reported that all these factors were specifically affected by pedaling

rate. Indeed, it appears that these variables follow a “J-curve” or “U-curve” in which the optimal cadence for blood lactate accumulation and oxygen consumption is lower than FCC. In contrast, for minimized mechanical joint torque, the optimal cadence seems above FCC. Then, preferred cadence seems to minimize perceived exertion and would reflect a trade-off between cadences below FCC, lowering oxygen consumption, and above FCC, minimizing mechanical load and thus the possible subsequent alterations of lower limb neuromuscular function.

Neuromuscular alterations could be the cause of a decrease in performance when the effort is prolonged. Indeed, a review investigated the role of pedaling rate on a time trial or time-to-exhaustion performances in relation to energy expenditure [4]. However, the disparity of exercise characteristics—intensities and durations—did not allow them to conclude about a cadence that would optimize performance. It nonetheless seems that cadence impacts performance, and this could occur through fatigue development. Fatigue is defined as “a disabling symptom in which physical and cognitive function is limited by interactions between performance fatigability and perceived fatigability” [5]. Mechanisms involved in the loss of maximal force are commonly investigated through neuromuscular function with the differentiation between muscular and neural components set below and above the neuromuscular junction, respectively.

Moreover, it is well known that fatigue is dependent on the characteristics of the task. Constant load exercise allows studying the impact of the duration and intensity of the task on neuromuscular function. Neural impairments are exacerbated as exercise duration increases (and the intensity that can be sustained decreases), whereas muscular disturbances are greater at higher intensities (and shorter durations of exercise) [6,7]. However, the effect of cadence on neuromuscular alteration after an acute cycling exercise remains to be clarified.

Interestingly, professional cyclists typically use cadences below FCC when training in order to increase muscle tension and provide resistance training-like adaptations, or above FCC to increase the metabolic demand and work on their pedaling gesture to improve their performance at FCC. While Hansen and Rønnestad [3] reported no evidence for a positive effect of training at low cadence, the authors did not emphasize the effect of cadence on chronic neuromuscular alterations while these could contribute to cycling performance [8]. This systematic review aimed to clarify how the utilization of different cycling cadences affects neuromuscular function (i) following a cycling bout, (ii) throughout a cycling exercise, and (iii) following a training period.

2. Materials and Methods

The present review was carried out following the “Preferred Reporting Items for Systematic review and Meta-analyses (PRISMA)” guidelines [9] by one scientist. The article search ended on 31 December 2020, and concerned all articles published since 1929. An advanced search was carried out in all files using key-word formulas on PubMed: “((cycling cadence) OR (Pedaling frequency) OR (Pedaling rate)) AND ((neuromuscular) OR (strength) OR (jump) OR (training))” and on Web of Science: “ALL = ((cycling cadence OR Pedaling frequency OR Pedaling rate) AND (neuromuscular OR jump OR training OR strength OR fatigue)).” The research results were added and filtered in Mendeley software (version 1.19.4, 2008-19). Studies were included if they met the following inclusion criteria: (i) participants performed cycling at different cadences, and (ii) neuromuscular adaptations either induced by one fatiguing exercise session or a training intervention were reported. Articles were excluded if: (i) the text was not written in English or French, (ii) the studies did not focus on cycling exercise, or (iii) the studies did not present data on neuromuscular function. Risk of bias assessment was carried out using the Revised Cochrane Risk of Bias Tool for randomized trials (RoB 2.0) independently by two of the authors, following the guideline. Each study was analyzed throughout the five domains proposed by the tool and described as presenting “low risk”, “some concerns”, or a “high risk” of bias. The two investigators then discussed until they found a consensus upon the risk

level. Results were then divided into two distinct sections: (1) adaptations caused by one bout of cycling and (2) chronic adaptations after a long-term intervention training. Moreover, to reduce the chance of missing relevant papers, studies' references were reviewed in order to find further studies of potential interest.

3. Results

A total of 4744 (PubMed: 4065, Web of Science: 1036) articles, including duplicates, were identified using electronic databases. After having filtered articles based on their titles and abstracts, 29 articles were included, among which 14 (12 focused on fatiguing bouts and two on training interventions) remained based on the inclusion criteria (including one conference presentation for which only the abstract was available) (Figure 1).

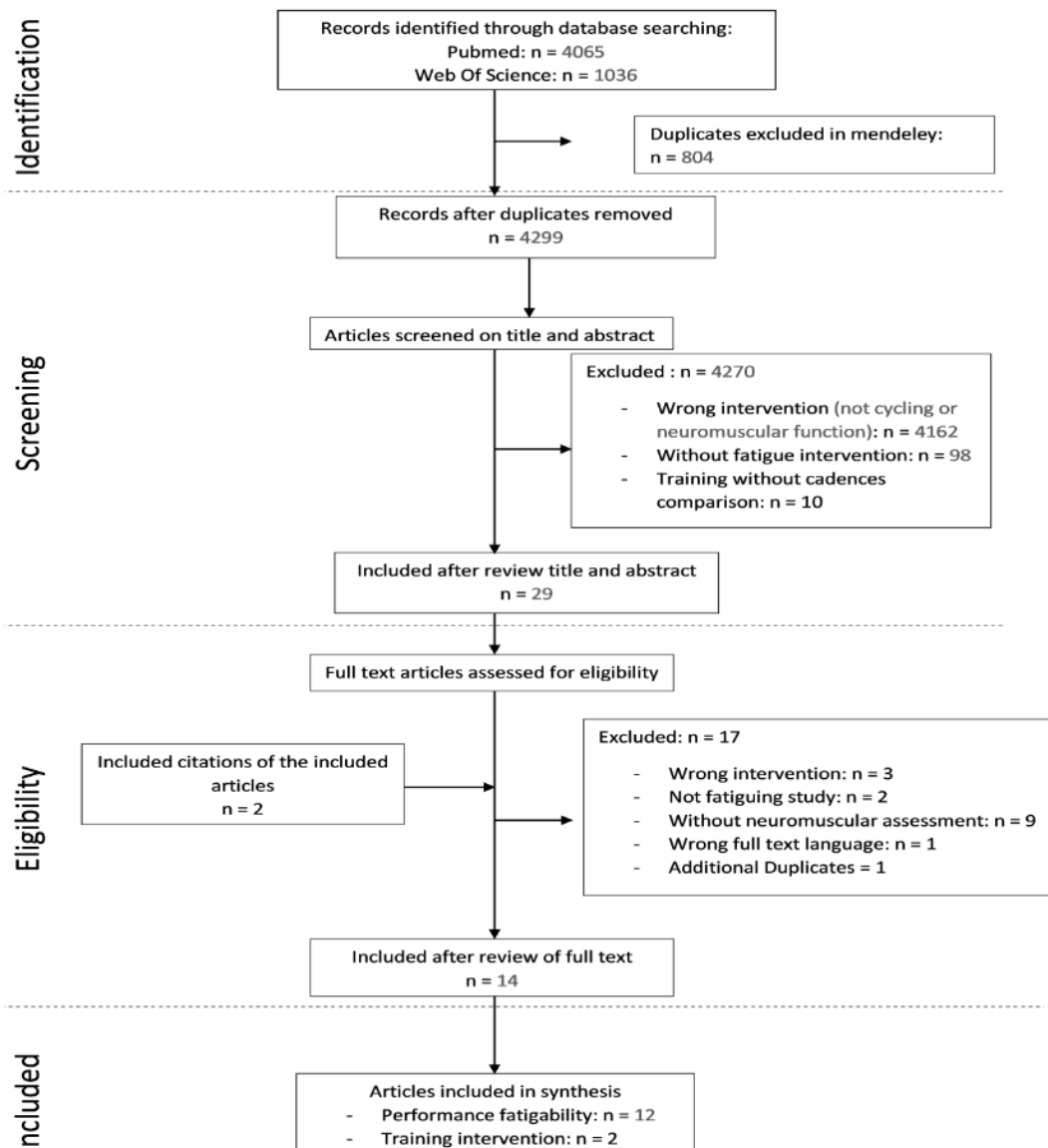


Figure 1. Flow diagram of the reviewing methods based on PRISMA guidelines.

3.1. Risk of Bias

Only one in all 14 included studies evaluated with the RoB 2-tool had a high risk of bias that dealt with an overall high risk of bias. Some concern of bias present in the two first items came from the impossibility to blind participants and personnel from cycling intervention because they had to control their cadence. A similar result in the last items resulted from the fact that no indication was mentioned in studies about the selection of the reported results. Low risk of bias due to missing or measurement of outcome data were scored for all studies except one that performed the pre-test one day before the cycling exercise and not immediately before as advised, which means it scored as high risk (Figures 2 and 3).

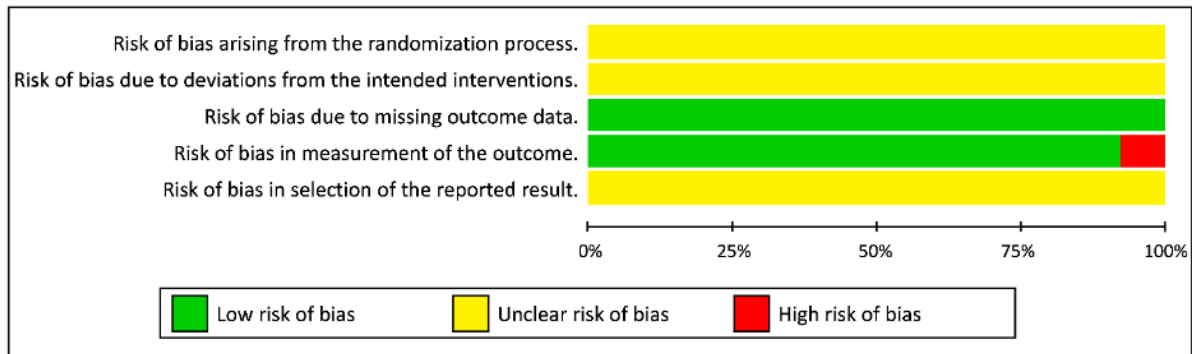


Figure 2. Risk of bias across studies.

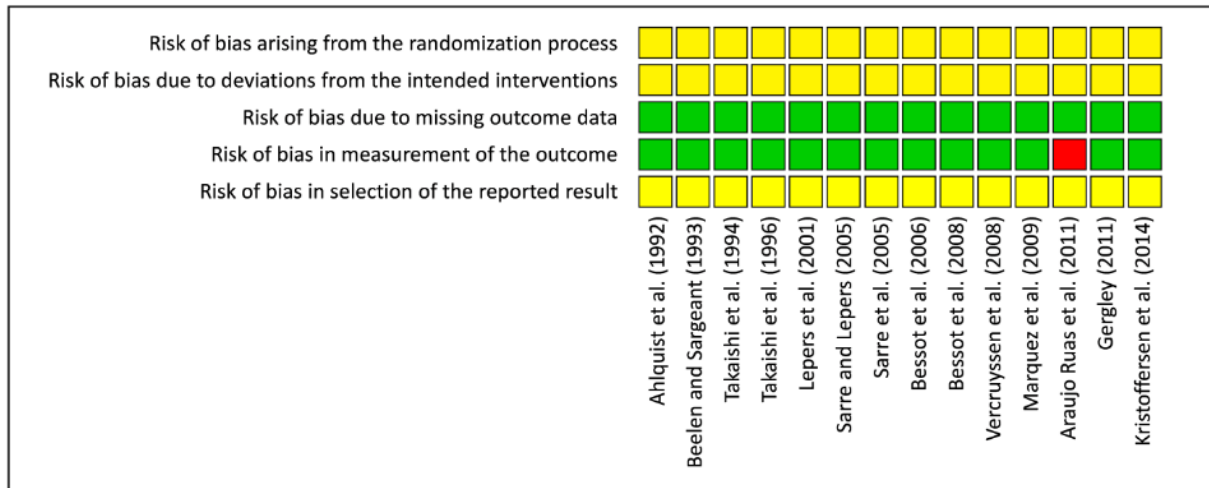


Figure 3. Risk of bias within studies.

3.2. Study Characteristics

Table 1 presents the main characteristics of studies that investigated neuromuscular impairments induced by one session at different pedaling cadences. Participants of seven studies were cyclists while others were merely healthy weightlifters or team sport players. Fatiguing bouts of pedaling lasted from ≈4 min—for a time-to-exhaustion—to 1 h at an intensity from ≈35% to 95% of peak power output (PPO) determined during an incremental test. In most studies, pedaling intensities were set as a percentage of PPO [10–14] or of

maximal oxygen consumption ($\text{VO}_{2\text{peak}}$) [15–18]. One study compared cadences at both the same relative metabolic and mechanical work rate [19] and another at power outputs corresponding to the onset of blood lactate accumulation above $3.5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ of lactate [20]. The utilized cadences ranged from 40 rpm to 110 rpm. A team opted for monitoring a large range of cadences without taking into account FCC [14,15] while all others favored cadences below and above the preferred cadence. In the latter case, cadences were considered as low or high with respect to FCC at the same power [3], except in the works of Beelen and Sargeant [19] and de Araujo Ruas et al. [20] who used the same absolute cadences for all participants.

Given the limited number of studies available on the neuromuscular alterations induced by chronic exposure to imposed low or high cadences, the two studies were presented at the end of Table 1. Kristoffersen et al. [21] and Gergley [22] recruited well-trained master and young moderate-trained cyclists for an intervention of 12 and 9 weeks, respectively. Participants trained twice a week with exercise intensity set from 65 to 82% of maximal heart rate. Cadences ranged from 40 to 90 rpm.

The methodology used to assess neuromuscular function differed between studies. First, studies compared values obtained before and after a cycling exercise or a training period. Maximal voluntary contractions (MVC) coupled with electrical stimulation, which was used in two studies [12,13], make it possible to distinguish between the neural and muscular components of performance fatigability [23]. An assessment with countermovement jump (CMJ), used in two others studies [14,20], provides the possibility to assess neuromuscular function in a more practical way [24]. Additional assessments were then used, such as the maximal power output during a 25 s cycling sprint [19] or the maximal number of leg press repetitions carried out with a given load [19,21]. Moreover, muscle biopsies served to determine glycogen depletion and distinguish the type of muscle fibers predominantly used during the exercise [18]. Second, using surface electromyography, studies evaluated the level of muscular activation during the exercise [10,11,15–17,25].

Table 1. Effect of pedaling cadence on the acute neuromuscular alteration (FCC: freely chosen cadence, PPO: peak power output, rpm: rotation per minute, EMG: electromyogram, RMS: root mean square, MPF: mean power frequency, MVC: maximal voluntary contraction, CON120 and CON240: concentric contraction at 120 and $240^\circ\cdot\text{s}^{-1}$, ISO: isometric contraction, VL: vastus lateralis, GL: gastrocnemius lateralis, RF: rectus femoris, iEMG: integrated electromyographic activity, HR_{max} : maximal heart rate, and RM: repetition maximal).

Study	Participants	Methods		Outcome
		During Cycling Exercise		
Takaishi et al., (1994)	8 healthy males Age: 20.7 ± 1.5 yrs Mass: 62.5 ± 3.1 kg	15 min at 75% $\text{VO}_{2\text{peak}}$ (from 140 to 210 W) at 40, 50, 60, 70, or 80 rpm Measures: iEMG increase (iEMG slope) in VL during pedaling bout	iEMG followed a quadratic curve with a bottom at about 70rpm iEMG slope 70 rpm < 50 rpm and 60 rpm, but no differences were found with 40 and 80 rpm	
Takaishi et al., (1996)	6 cyclists with 3–4 yrs of road racing experience Age: 20.7 ± 1.5 yrs Mass: 62.5 ± 3.1 kg	15 min at 85% $\text{VO}_{2\text{peak}}$ (from 200 to 240 W) at 50, 60, 70, 80, 90, or 100 rpm Measures: iEMG increase (iEMG slope) in VL during pedaling bout	iEMG slope demonstrated a quadratic curve with bottom near 80 rpm iEMG slope 80 rpm < than other cadences except 90 rpm iEMG slope 90 rpm < than at 100 rpm	
Sarre and Lepers, (2005)	11 well-trained male cyclists with at least 4 yrs of racing experience Age: 27.8 ± 5.6 yrs Mass: 71.1 ± 7.8 kg PPO = 382 ± 43 W	60 min at 65% PPO at: FCC (88 ± 11 rpm) 50 rpm 110 rpm Measures: EMG RMS and MPF during pedaling bouts (VL, RF, GL, and BF muscles)	EMG RMS of muscles were differently affected by cadence: EMG RMS of VL and RF \uparrow with time at 110 rpm only EMG RMS of BF \downarrow at 50 rpm EMG MPF of VL, RF, GL did not change EMG MPF of BF \uparrow whatever the cadence	
Bessot et al., (2006)	11 male cyclists with 6.5 ± 1.7 yrs of racing experience and 9.8 ± 2.2 h of training per week Age: 19.1 ± 1.8 yrs Mass: 65.9 ± 6.5 kg	Time to exhaustion at 95% PPO at: FCC +20% (72 rpm) FCC -20% (108 rpm) Measures: EMG RMS increase (EMG slope) in VM and BF during pedaling bouts	Time to exhaustion was greater at FCC -20% than FCC + 20%; no difference between FCC and other cadences EMG RMS of VM \uparrow regardless of cadence EMG RMS of BF \uparrow FCC +20% > FCC -20%	

Bessot et al., (2008)	9 competitive male cyclists with 9.8 ± 2.2 h of training per week Age: 21.4 ± 0.7 yrs Mass: 69.6 ± 6.8 kg PPO: 322 ± 32 W	21 min at 65% PPO FCC (86 ± 13 rpm) and 60, 75, 90, 105 rpm Measures: EMG RMS increase (EMG slope) in VM during pedaling bout	EMG slope 105 rpm > than at 75 rpm EMG slope 60 rpm > than at 75 and 90 rpm Optimal cadence to minimize EMG slope determined with regression analysis was 80 ± 7 rpm (not different from FCC)
Vercruyssen et al., (2008)	Well trained male cyclists Age: 25 ± 4 yrs Mass: 76 ± 6 kg VO ₂ peak = 64.7 ± 3.1 mL.kg ⁻¹ .min ⁻¹ PPO = 386 ± 38 W	6 min at 65 ± 7% VO ₂ peak at: 50 rpm 100 rpm Measures: iEMG and MPF EMG of VL and VM during pedaling bout	iEMG of VL and VM ↑ during 100 rpm bout only MPF of VL and VM did not change at any cadences
Pre vs. Post Cycling Exercise			
Ahlquist et al., (1992)	8 physically active males (4 runners, 4 cyclists) Age: 20–40 yrs Mass: 81 ± 3 kg VO ₂ peak = 56.8 mL.kg ⁻¹ .min ⁻¹	30 min at 85% VO ₂ peak (assessed at 75 rpm) at: 50 rpm 100 rpm Measures: muscle biopsy of VL—fiber glycogen depletion	No cadence effect on type I fiber Glycogen depletion 50 rpm > 100 rpm in type II fiber
Beelen and Sargeant (1993)	7 healthy males physically active Age: 27.9 ± 2.7 yrs Mass: 71.0 ± 11.6 kg	Pedaling 6 min at: 60 rpm and 90% VO ₂ peak (291 ± 31W) (A) 120 rpm and 90% VO ₂ peak (236 ± 30 W) (B) 60 rpm and same workrate as (B) (≈74 ± 11% of VO ₂ peak) Measures: 25 s of maximal sprint on cycle ergometer at 60 and 120 rpm	At same VO ₂ : ↓ peak power output or kinetic of power output during sprints without cadence effect At same workrate: Decrease in power output over the 25 s after bout at 120 rpm > 60 rpm
Lepers et al., (2001)	11 well-trained male cyclists with at least 4 yrs of racing experience Age: 28 ± 2 yrs Mass: 74 ± 5 kg Height = 183 ± 5 cm PPO = 384 ± 31 W VO ₂ peak = 64.1 ± 4.5 mL.kg ⁻¹ .min ⁻¹	30 min of cycling at 80% of PPO at: FCC (86 ± 4 rpm) FCC +20% (103 ± 5 rpm) FCC -20% (69 ± 3 rpm) Measures: Neuromuscular function of knee extensors muscles	MVC ISO and MVC CON120 ↓ without cadence effect MVC CON240 did not change at any cadence Voluntary activation level ↓ without cadence effect Mechanical evoked torque ↓ whatever the cadence M-wave amplitude did not change at any cadences
Sarre et al., (2005)	11 well-trained male cyclists with at least 4 yrs of racing experience Age: 27.8 ± 5.6 yrs Mass: 71.1 ± 7.8 kg PPO = 382 ± 43 W	60 min at 65% PPO at: FCC (88 ± 11 rpm) 50 rpm 110 rpm Measures: Neuromuscular function of knee extensors and knee flexors muscles	MVC of knee extensors ↓ without cadence effect MVC of knee flexors ↓ after 50 and 110 rpm pedaling bout VAL ↓ without cadence effect EMG RMS/M-wave amplitude of VL and RF ↓ after the 110-rpm bout No change of EMG RMS/M-wave amplitude of VM Evoked torque ↓ whatever the cadence Area of M-waves of VL and VM ↓ after cycling at 50 rpm and FCC
Marquez et al., (2009)	10 physically team sport player males Age: 21 ± 4 yrs Mass: 75 ± 6 kg 9.8 ± 2.2 h of training per week PPO = 310 ± 38 W	15 min of cycling at 35% PPO at: FCC (71 rpm) FCC +20% (57 rpm) FCC -20% (85 rpm) Measures: CMJ before and immediately after pedaling bout	CMJ ↓ directly after bout at FCC and FCC -20% but remain unchanged after FCC +20% CMJ return to baseline after 1min of rest at FCC and FCC -20%
Araujo Ruas et al., (2011)	13 weight lifter males Age: 23.0 ± 3.7 yrs Mass: 77.1 ± 8.8 kg 3 weight lifting sessions per week	30 min at onset of blood lactate accumulation (3.5 mmol.L ⁻¹) at: 50 rpm (82.5% PPO) 100 rpm (71.9% PPO) Measures: 3 sets of 10 RM leg press or 3 sets of 10 maximal countermovement jump	Leg press repetitions ↓ after 100 rpm compared with control condition and 50 rpm Mean CMJ height for all sets did not differed between condition
Training Interventions			
Gergley et al., (2011)	14 young moderately trained males Age: 18–23 yrs	2 groups of concurrent training: 90 rpm (65% HR _{max}) + resistance training 70 rpm (65% HR _{max}) + resistance training 2 sessions per week during 9 weeks	↑ lower body strength in 70rpm + resistance training group only

		Measures: 1RM leg press	
		2 groups:	
		40 rpm—5 × 6 min at a HR of 73–82%	
Kristoffersen et al., (2014)	22 well trained male veteran cyclists	HR _{max} measured (total of 91 ± 31h of training)	No significant difference in either 1RM leg press or leg extension
	Age: 47 ± 6 yrs	FCC (about 95 rpm) - (total of 88 ± 34h of training)	
	Mass: 78 ± 7 kg	2 sessions per week during 12 weeks	
	VO _{2max} : 57.9 ± 3.7 mL kg ⁻¹ min ⁻¹	Measures: 1RM leg press and leg extension	

3.3. Main Outcomes

3.3.1. Acute Neuromuscular Alteration

Studies were further distinguished through two main methodologies: evaluating neuromuscular function during and/or after a cycling exercise. Ahlquist et al. [18] first compared the effect of 30 min of cycling at 85% VO_{2peak} at 50 or 100 rpm on glycogen depletion. They found that cadence did not affect glycogen depletion in type I fibers while cycling at 50 rpm led to a greater glycogen depletion in type II fibers than cycling at 100 rpm. Cycling at 80% PPO for 30 min led to a loss of isometric and concentric (up to 120°.s⁻¹) knee extensors maximal voluntary contraction force (MVC) without a cadence effect when the pedaling rate was fixed at ± 20% FCC [12]. This finding was similar when cycling was performed at 65% PPO for 30 min at 50 or 110 rpm, corresponding to -43% and + 25% FCC [13]. Additionally, the latter study found that isometric knee flexors MVC decreased after pedaling at both low and high cadences but not at the preferred one. Moreover, these two studies applied percutaneous electrical stimulation on the femoral nerve to distinguish between muscular and neural components of force production failure. The maximal voluntary activation level decreased in both studies of Lepers et al. [12] and Sarre et al. [13] without difference between cadences. However, changes in the root mean square (RMS) of the electromyographic signal (EMG) during an MVC divided by the maximal muscle compound (M_{MAX}) amplitude—EMG_{MAX}/M_{MAX} ratio—which is used as a marker of neural drive, showed discrepancies between studies. This ratio decreased for the vastus lateralis (VL) and vastus medialis (VM) muscles after cycling at low and preferred cadences in the study of Lepers et al. [12]. It did not change at any cadences for the VM muscle and decreased for the VL and the rectus femoris (RF) muscles after high pedaling rate cycling in the study of Sarre et al. [13]. In both studies, the maximal torque evoked by motor nerve stimulation at rest decreased whatever the pedaling cadence. M_{MAX} amplitudes were reduced at FCC and low cadence in the study of Sarre et al. [13] but remained unchanged in that of Lepers et al. [12].

Neuromuscular function was also evaluated through high muscle coordination movements such as 25 s cycling sprints. Maximal power output during sprint and so-called rate of fatigue (decrement of power throughout the sprint) were affected by cycling 6 min at 90% VO_{2peak} without cadence effect when the pedaling rate was set at 60 and 120 rpm; power output at the high cadence represented 81% of that at the low cadence [19]. Nonetheless, when performed at an equal power output (236 ± 30W), there was no difference in the peak of power output, but a greater power output decrement during the sprint occurred after cycling at a cadence of 120 compared with 60 rpm. Furthermore, modulating pedaling cadence yielded heterogeneous countermovement jump (CMJ) results. When it was performed after cycling at 35% PPO for 15 min, maximal CMJ height decreased immediately after bouts at FCC -20% and FCC, and returned to pre-exercise values after 1 min of rest, while it remained constant after cycling at FCC +20% [14]. However, when cycling exercise was performed at power outputs corresponding to the onset of blood lactate accumulation (82.5 and 71.9% PPO at 50 and 100 rpm, respectively), the subsequent average height of 10 CMJs was unaltered whatever the pedaling cadence [20]. The latter authors also reported fewer leg press repetitions after cycling at 100 rpm than the control or 50 rpm. Only one study examined the time-to-exhaustion at 95% PPO for

different cadences [11]. It showed that FCC -20% yielded longer exercise durations than FCC+20%, while no differences were noticed with FCC.

A second way to assess modulations of neuromuscular function was the use of EMG during cycling. Bessot et al. [11] showed an increase in the EMG RMS of the VM muscle without difference for cadences corresponding to $\pm 20\%$ FCC during exercise. Conversely, both Sarre and Lepers [10] and Vercruyssen et al. [17] found that during 1 h of cycling at 65% PPO and 6 min at 65% VO_2peak , the EMG RMS of the VL and RF muscles as well as the integrated EMG of the VL and VM muscles raised with time at 110 and 100 rpm, respectively. Moreover, both studies conducted by Takaishi [15,16], which focused on the slope of integrated EMG drift of the VL muscle during 15 min of cycling at 75% and 85% VO_2peak , reported a quadratic curve with the lowest values at 70 and 80 rpm, respectively. Bessot et al. [25] also monitored the EMG RMS slope of the VM muscle during 21 min of cycling at 65% PPO. They found that the EMG RMS slope at 105 rpm was greater than at 75 rpm, and greater at 60 than 75 and 90 rpm. They also found that the lowest value of the mean quadratic regression was 80 ± 7 rpm, and did not differ from FCC. Additionally, two studies assessed the EMG of the biceps femoris. Bessot et al. [11] found a greater increase at 108 rpm than 72 rpm, while Sarre and Lepers [10] indicated a fall at 50 rpm only. Finally, EMG mean power frequency did not change in the VL, VM, RF, and gastrocnemius lateralis muscles [10,16] but increased for the biceps femoris muscle at all cadences [10].

3.3.2. Neuromuscular Adaptations Following a Training Period

The two interventions retained used different methodologies. Kristoffersen et al. [22] compared two groups of cyclists who added two 90-min sessions per week to their habitual training content. While the control group performed the additional training at moderate intensity (i.e., 73–85% of maximal heart rate) and FCC, the other group performed interval training (i.e., 5×6 min with 3 min of recovery) at the same relative intensity but at a cadence of 40 rpm. None of these interventions improved maximal strength assessed with leg extension and leg press movement. Gergley [22] compared two concurrent training programs with the same resistance training content but comprising cycling exercises that differed in terms of cadences (70 rpm or 90 rpm). They found that only the group performing concurrent training while cycling at 70 rpm improved its maximal leg press strength.

4. Discussion

This review aimed to summarize neuromuscular alterations following one bout of cycling or repetitive exposure to cycling performed at an imposed cadence, considered as low or high, primarily compared with the preferred one. Because of the heterogeneity of the variables measured and exercise characteristics (i.e., cadence, intensity, duration, and comparison criteria between cadences), the influence of pedaling cadence on neuromuscular function remains elusive yet offers perspectives for future research.

4.1. Methodological Considerations

Several precautions must be taken in the present review because of the relative heterogeneity of cadence for both acute and chronic interventions. Firstly, cycling exercises were always performed on a cycle ergometer that excluded contextual consideration, such as the effect of road gradient on cadence [26,27]. Then, the influence of the fitness level and sports background was limited because the freely chosen cadence (FCC) remains consistent within an individual [28], and all conditions (e.g., low cadence) were based on it. The most complicated factor to consider may be exercise intensity. Indeed, it is well known that FCC is intensity-dependent [29] and that, for a given percentage of peak oxygen consumption, shifting from one cadence to another affects power output. Conse-

quently, the conclusions from studies testing the effect of pedaling cadences based on different intensity criteria (e.g., given power output or oxygen uptake) should be compared with caution [29]. Moreover, the cadences considered as low or high are heterogeneous because some investigators chose absolute and other relative (e.g., $\pm 20\%$ FCC) cadences below and above the preferred one [11,12]. For instance, when comparing cadences such as 110 or 50 rpm with FCC, the “high cadence” was 25% above FCC, whereas the “low” one was 43% below FCC [10]. Therefore, cadences considered as low or high can reside within the range of preferred cadences and thus may not affect neuromuscular function distinctly from FCC.

Based on the revised Cochrane assessment method, most studies present an unclear risk of bias. Only one study [20] exhibited a high risk of bias due to baseline measurements having been performed on a separate day and the time delay to perform the tests after the end of the cycling exercise. In addition, biases due to deviations from the intended interventions appear hard to control using such paradigms. Indeed, interventions could not be blind to participants because they were the ones who had to maintain the requested cadences.

4.2. Performance Fatigability

Cycling exercise can affect neuromuscular performance such as maximal voluntary isometric force [24], and a shift from the preferred pedaling cadence could exacerbate this phenomenon. Millet and Lepers [23] hypothesized that a shift from the preferred cadence could alter the recruitment of motor units and thus cause a greater maximal voluntary force decrease. This hypothesis came after Ahlquist et al. [18] found that a low-cadence cycling exercise induced a greater glycogen depletion of type II fibers than a higher pedaling rate. Their results suggested that the force applied on the pedals determines the recruitment of motor units. However, while no real consensus emerges from the presently reviewed studies, it appears that when participants were regular cyclists, modulating cadence did not impact neuromuscular performance as expected. Indeed, some authors suggested that trained cyclists can adjust cadences within a range near those usually used during training sessions and competitions without exhibiting more performance fatigability [12]. Moreover, two studies tested performance fatigability and neuromuscular function through isometric contractions, which could likely hide possible alterations at other knee angles or during a dynamic contraction [10,12]. Indeed, Clos et al. [30] showed that a subsequent isometric evaluation did not reflect differences in dynamic torque losses induced by eccentric and concentric tasks. To avoid this limitation, three studies performed dynamic assessments of neuromuscular performance [14,19,20]. Beelen and Sargeant [19] used a sprint on a cycle ergometer before and after fatiguing cycling exercises and, in addition to cycling sprints, de Araujo Ruas et al. [20] used more functional movements such as leg press repetitions with a load corresponding to 10 maximum repetitions and 10 countermovement jumps. Beelen and Sargeant [19] found greater fatigability (i.e., decrease in peak and average power output during the sprint)—after high- than low-cadence cycling at the same work rate. Interestingly, de Araujo Ruas et al. [20] also found a decrease in the number of leg press repetitions after pedaling at a high cadence and not after pedaling at a low cadence performed at a greater power output. These results seem to be in favor of a greater fatigability with high- than low-cadence cycling exercises in non-cyclists. Lastly, Marquez et al. [14] used an exercise intensity and duration typically used for warm-up (15 min at 35% PPO). Nonetheless, jump performance fell directly after cycling at low and preferred cadence, yet returned to baseline after 1 min of rest. Although this result differs from those of the two previously cited studies, it seems that when exercise intensity is sufficient, only high-cadence exercises alter dynamic neuromuscular performance such as cycling sprints and jumps in untrained cyclists.

Other makers of performance fatigability include impaired time trial or a time-to-exhaustion performance [5]. Findings from Bessot et al. [11] allowed us to suppose no clear effect of cadence because time-to-exhaustion was longer at low- compared with

high-cadence cycling, but not different from FCC in any condition. A previous literature review supported the fact that cycling performance was altered by cadences higher than the preferred one [31], even if one study found a greater time-to-exhaustion duration at FCC compared with low cadence (50 rpm, without testing other cadences) [32].

4.3. Acute Neuromuscular Alterations

An upward drift of EMG RMS during a sustained task is commonly accepted as a marker of impaired muscle ability to produce power as additional motor units are probably recruited and/or firing rate increased despite a steady power output [33]. It appears that the cycling cadences used by all the studies included in this review induced an increase in central drive towards the knee extensors muscles, except the low cadence in the study of Vercruyssen et al. [17], and the low and preferred cadences in the study of Sarre and Lepers [10], where EMG remained constant. Divergences in the nature of cycling exercises (exhausting or not) and gaps between cadences used could lead to a misleading comparison of studies. However, muscular alterations and a decrease in maximal voluntary activation level after the exercise were not influenced by cadence [13,34]. A rise in knee extensor EMG RMS during the exercise was not related to subsequent muscular alterations. However, central drive (EMG_{MAX}/M_{MAX} ratio) decreased after cycling at high cadence only [13], which could be explained by a compensatory increase in the neural drive (i.e., EMG RMS) during the exercise, affecting the ability of supraspinal centers to drive the muscle. This is nonetheless speculative, and it should be noted that changes in the maximal neural drive after cycling did not mirror changes in maximal voluntary activation (i.e., torque). Despite some discrepancies, the results suggest that pedaling at FCC minimizes the rise in EMG RMS throughout a cycling task. Findings from dynamic neuromuscular evaluations after the exercise suggest that non-preferred cadences impact neuromuscular function. These results were supported by the lower increase in EMG RMS at preferred cadences in both studies of Takaiishi et al. [15,16] and one from Bessot et al. [25]. Of note, differences in FCC between these studies could be explained by the greater expertise of cyclists and power outputs selected in the second one [35].

The fall in knee flexors EMG RMS found at the low cadence in one study [10] may be explained by a decreased co-activation of this muscle group during the leg extension phase, allowing for a reduced knee extensors work. On the other hand, an increase in the activation of the biceps femoris at high cadence [11] might improve transition phases (at the end of downstroke and during the upstroke of the pedaling movement). It must be noted that despite distinct changes in knee flexors activation throughout low cadence cycling, both studies [10,11] tested trained cyclists. Then, this discrepancy may reflect different individual strategies prevailing in each one of the two moderate sample sizes ($n = 11$).

Complementary results concerning fiber recruitment patterns could be assessed with EMG methods. A rise in mean power frequency EMG during sustained task suggests recruiting additional muscle fibers and likely type II fibers [36]. Results indicate that motor unit recruitment during cycling did not change with cadence for most of the considered muscles (VL, VM, RF, and gastrocnemius lateralis) except for the biceps femoris, which showed an increased mean power frequency whatever the cadence used [10]. The confidence in the type of motor unit activated while pedaling could likely be improved using high-density EMG [37].

4.4. Training

Hansen and Rønnestad [3] already reviewed articles focusing on the effect of a training period at imposed cadences on cycling performance factors such as maximal power output and oxygen consumption or gross efficiency. Although muscular strength was considered as a performance factor and has mainly been focused on training for cyclists [8], only one study (out of seven in Rønnestad's review) considered it as the main outcome [21]. Then, we reported only one complete study and a conference paper that compared the effect of preferred and low cadences on lower limb muscle strength. It appears that,

although pedaling at 40 rpm must be considered as training at a low cadence, no effect was denoted on strength performance assessed with leg press and leg extension [21]. These results could be explained by the relatively low force development induced by sub-maximal low cadence cycling compared with heavy strength training, which is closer to maximal lower limb force capacity. Indeed, the low-cadence exercises used in the studies of Gergley [22] and Kristoffersen et al. [21] were performed over long durations that were closer to endurance than resistance training efforts. Similarly, Koninckx et al. [38] compared 12 weeks of maximal cycling at a relatively low cadence for a sprint—80 rpm for about 825 W over 12 pedal revolutions—with resistance training. While the authors found no improvement in maximal isometric strength, the maximal power output during a 5 s sprint increased after both low-cadence and resistance training periods. However, despite a high torque applied on pedals, maximal sprint cycling training at low cadence did not affect isometric MVC. This result strengthens the point that, when possible, assessments of neuromuscular performance should be realized through functional tests (e.g., cycling sprint, jumping) and/or corresponding to a training regime. Finally, when coupled with resistance training, cycling sessions at a low cadence allowed for greater improvements in lower limb muscle strength than when pedaling at FCC [22]. As the results from training studies that modulated pedaling cadence are scarce, there is a need to multiply such investigations and broaden the training regimens to determine one or several optimal methods [3].

5. Conclusions

This review highlights that the role of cycling cadence in performance fatigability and neuromuscular alterations is unclear. It seems that a high cadence at a sufficiently high exercise intensity impairs dynamic neuromuscular performance more than low or preferred cadences, at least in untrained cyclists. One practical consequence of this is that inexperienced cyclists should probably not pedal above their spontaneously chosen cadence if their workout comprises subsequent explosive exercises. Above all, the findings show the relevance of using specific or functional tests for fatigability assessment and of paying attention to the selected population when comparing the impact of pedaling rates. Although research on the effect of cadence during a training period on neuromuscular function is still lacking, it seems essential for coaches to multiply/diversify training regimes even if it means leaving the strict framework of training on the bike. In this perspective, it could be interesting to associate so-called sub-maximal cycling strength training with resistance training. Finally, a method known as eccentric pedaling—resisting against the torque produced by an engine [39]—has recently been spreading in rehabilitation centers [40] and makes it possible to train lower limb muscles at significantly higher levels of force than those allowed by concentric pedaling, leading to superior voluntary force gains [41,42].

Author Contributions: Conceptualization, A.M., R.L.; methodology, A.M. and R.L.; validation, A.M., R.L. and P.C.; writing and editing, A.M., P.C. and R.L.; All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research received no external funding.

Institutional Review Board Statement: Not applicable.

Informed Consent Statement: Not applicable.

Data Availability Statement: Not applicable.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

1. Marsh, A.P.; Martin, P.E.; Sanderson, D.J. Is a joint moment-based cost function associated with preferred cycling cadence? *J. Biomech.* **2000**, *33*, 173–180, doi:10.1016/s0021-9290(99)00155-4.
2. Ansley, L.; Cangle, P. Determinants of “optimal” cadence during cycling. *Eur. J. Sport Sci.* **2009**, *9*, 61–85, doi:10.1080/17461390802684325.
3. Hansen, E.A.; Rønnestad, B.R. Effects of cycling training at imposed low cadences: A systematic review. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* **2017**, *12*, 1127–1136, doi:10.1123/ijsp.2016-0574.
4. Hansen, E.A.; Smith, G. Factors Affecting Cadence Choice During Submaximal Cycling and Cadence Influence on Performance Brief Review; *International journal of sports physiology and performance* **4**, no. 1 **2009**: 3–17.
5. Enoka, R.M.; Duchateau, J. Translating fatigue to human performance. *Med. Sci. Sports Exerc.* **2016**, *48*, 2228–2238, doi:10.1249/MSS.0000000000000929.
6. Lepers, R.; Maffiuletti, N.A.; Rochette, L.; Brugniaux, J.; Millet, G.Y. Neuromuscular fatigue during a long-duration cycling exercise. *J. Appl. Physiol.* **2002**, *92*, 1487–1493, doi:10.1152/jappphysiol.00880.2001.
7. Thomas, K.; Elmeua, M.; Howatson, G.; Goodall, S. Intensity-Dependent Contribution of Neuromuscular Fatigue after Constant-Load Cycling. *Med. Sci. Sports Exerc.* **2016**, *48*, 1751–1760, doi:10.1249/MSS.0000000000000950.
8. Rønnestad, B.R.; Mujika, I. Optimizing strength training for running and cycling endurance performance: A review. *Scand. J. Med. Sci. Sports* **2014**, *24*, 603–612, doi:10.1111/sms.12104.
9. Liberati, A.; Altman, D.G.; Tetzlaff, J.; Mulrow, C.; Gøtzsche, P.C.; Ioannidis, J.P.A.; Clarke, M.; Devereaux, P.J.; Kleijnen, J.; Moher, D. The PRISMA statement for reporting systematic reviews and meta-analyses of studies that evaluate health care interventions: Explanation and elaboration. In Proceedings of the Journal of clinical epidemiology. *J. Clin. Epidemiol.* **2009**, *62*, e1–e34.
10. Sarre, G.; Lepers, R. Neuromuscular function during prolonged pedalling exercise at different cadences. *Acta Physiol. Scand.* **2005**, *185*, 321–328, doi:10.1111/j.1365-201X.2005.01490.x.
11. Bessot, N.; Nicolas, A.; Moussay, S.; Gauthier, A.; Sesboué, B.; Davenne, D. The effect of pedal rate and time of day on the time to exhaustion from high-intensity exercise. *Chronobiol. Int.* **2006**, *23*, 1009–1024, doi:10.1080/07420520600920726.
12. Lepers, R.; Millet, G.Y.; Maffiuletti, N.A. Effect of cycling cadence on contractile and neural properties of knee extensors. *Med. Sci. Sports Exerc.* **2001**, *33*, 1882–1888, doi:10.1097/00005768-200111000-00013.
13. Sarre, G.; Lepers, R.; van Hoecke, J. Stability of pedalling mechanics during a prolonged cycling exercise performed at different cadences. *J. Sports Sci.* **2005**, *23*, 693–701, doi:10.1080/02640410400021997.
14. Marquez, G.J.; Mon, J.; Acero, R.M.; Sanchez, J.A.; Fernandez-Del-Olmo, M. Low-intensity cycling affects the muscle activation pattern of consequent countermovement jumps. *J. Strength Cond. Res.* **2009**, *23*, 1470–1476, doi:10.1519/JSC.0b013e3181a517f3.
15. Takaishi, T.; Yasuda, Y.; Ono, T.; Moritani, T. Optimal pedaling rate estimated from neuromuscular fatigue for cyclists. *Med. Sci. Sports Exerc.* **1996**, *28*, 1492–1497, doi:10.1097/00005768-199612000-00008.
16. Takaishi, T.; Yasuda, Y.; Moritani, T. Neuromuscular fatigue during prolonged pedalling exercise at different pedalling rates. *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.* **1994**, *69*, 154–158, doi:10.1007/BF00609408.
17. Vercruyssen, F.; Missenard, O.; Brisswalter, J. Relationship between oxygen uptake slow component and surface EMG during heavy exercise in humans: Influence of pedal rate. *J. Electromyogr. Kinesiol. Off. J. Int. Soc. Electrophysiol. Kinesiol.* **2009**, *19*, 676–684, doi:10.1016/j.jelekin.2008.02.005.
18. Ahlquist, L.E.; Bassett, D.R.; Sufit, R.; Nagle, F.J.; Thomas, D.P. The effect of pedaling frequency on glycogen depletion rates in type I and type II quadriceps muscle fibers during submaximal cycling exercise. *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.* **1992**, *65*, 360–364, doi:10.1007/BF00868141.
19. Beelen, A.; Sargeant, A.J. Effect of prior exercise at different pedalling frequencies on maximal power in humans. *Eur. J. Appl. Physiol.* **1993**, *66*, 102–107, doi:10.1007/BF01427049.
20. de Araujo Ruas, V.D.; Figueira, T.R.; Denadai, B.S.S.; Greco, C.C.; de Araújo Ruas, V.D.; Figueira, T.R.; Denadai, B.S.S.; Greco, C.C. Effect of Cycling Exercise at Different Pedal Cadences on Subsequent Muscle Strength. *J. Exerc. Sci. Fit.* **2011**, *9*, 93–99, doi:10.1016/S1728-869X(12)60004-5.
21. Kristoffersen, M.; Gundersen, H.; Leirdal, S.; Iversen, V.V. Low cadence interval training at moderate intensity does not improve cycling performance in highly trained veteran cyclists. *Front. Physiol.* **2014**, *5*, 34, doi:10.3389/fphys.2014.00034.
22. Gergley, J.C. Concurrent Training: A Comparison of High and Low Cadence Cycle Ergometry on Lower-body Strength in Young Moderately Trained Males. *Med. Sci. Sports Exerc.* **2011**, *43*, 836, doi:10.1249/01.MSS.0000402329.86597.e4.
23. Millet, G.Y.; Lepers, R. Alterations of Neuromuscular Function after Prolonged Running, Cycling and Skiing Exercises. *Sport. Med.* **2004**, *34*, 105–116, doi:10.2165/00007256-200434020-00004.
24. Oliver, J.; Lloyd, R.; Whitney, A. Monitoring of in-season neuromuscular and perceptual fatigue in youth rugby players. *Eur. J. Sport Sci.* **2015**, *15*, 514–522, doi:10.1080/17461391.2015.1063700.
25. Bessot, N.; Moussay, S.; Laborde, S.; Gauthier, A.; Sesboué, B.; Davenne, D. The role of the slope of oxygen consumption and EMG activity on freely chosen pedal rate selection. *Eur. J. Appl. Physiol.* **2008**, *103*, 195–202, doi:10.1007/s00421-008-0688-8.
26. Lucía, A.; Hoyos, J.; Chicharro, J.L. Preferred pedalling cadence in professional cycling. *Med. Sci. Sports Exerc.* **2001**, *33*, 1361–1366, doi:10.1097/00005768-200108000-00018.
27. Vogt, S.; Roecker, K.; Schumacher, Y.O.; Pottgiesser, T.; Dickhuth, H.-H.; Schmid, A.; Heinrich, L. Cadence-power-relationship during decisive mountain ascents at the Tour de France. *Int. J. Sports Med.* **2008**, *29*, 244–250, doi:10.1055/s-2007-965353.

28. Albin, E.; Ann, H.; Ohnstad, E. Evidence for freely chosen pedalling rate during submaximal cycling to be a robust innate voluntary motor rhythm. *Exp. Brain Res.* **2008**, *186*, 365–373, doi:10.1007/s00221-007-1240-5.
29. Macintosh, B.R.; Neptune, R.R.; Horton, J.F. Cadence, power, and muscle activation in cycle ergometry. *Med. Sci. Sport. Exerc.* **2000**, *32*, 1281–1287.
30. Clos, P.; Garnier, Y.; Martin, A.; Lepers, R. Corticospinal excitability is altered similarly following concentric and eccentric maximal contractions. *Eur. J. Appl. Physiol.* **2020**, *120*, 1457–1469, doi:10.1007/s00421-020-04377-7.
31. Vercruyssen, F.; Brisswalter, J. Which factors determine the freely chosen cadence during submaximal cycling? *J. Sci. Med. Sport* **2010**, *13*, 225–231, doi:10.1016/j.jsams.2008.12.631.
32. Nickleberry, B.L.; Brooks, G.A. No effect of cycling experience on leg cycle ergometer efficiency. *Med. Sci. Sports Exerc.* **1996**, *28*, 1396–1401, doi:10.1097/00005768-199611000-00008.
33. Taylor, J.L.; Gandevia, S.C. A comparison of central aspects of fatigue in submaximal and maximal voluntary contractions. *J. Appl. Physiol.* **2008**, *104*, 542–550, doi:10.1152/jappphysiol.01053.2007.
34. Lepers, R.; Millet, G.Y.; Maffiuletti, N.A.; Hausswirth, C.; Brisswalter, J. Effect of pedalling rates on physiological response during endurance cycling. *Eur. J. Appl. Physiol.* **2001**, *85*, 392–395, doi:10.1007/s004210100465.
35. Lucia, A.; Balmer, J.; Davison, R.C.R.; Perez, M.; Santalla, A.; Smith, P.M. Effects of the rotor pedalling system on the performance of trained cyclists during incremental and constant-load cycle ergometer tests. *Int. J. Sports Med.* **2004**, *25*, 479–485, doi:10.1055/s-2004-820941.
36. Linnamo, V.; Moritani, T.; Nicol, C.; Komi, P.V. Motor unit activation patterns during isometric, concentric and eccentric actions at different force levels. *J. Electromyogr. Kinesiol.* **2003**, *13*, 93–101, doi:10.1016/S1050-6411(02)00063-9.
37. Heckman, C.J.J.; Enoka, R.M. Motor unit. *Compr. Physiol.* **2012**, *2*, 2629–2682, doi:10.1002/cphy.c100087.
38. Koninckx, E.; Leemputte, M. Van; Hespel, P. Effect of isokinetic cycling versus weight training on maximal power output and endurance performance in cycling. *Eur. J. Appl. Physiol.* **2010**, *109*, 699–708, doi:10.1007/s00421-010-1407-9.
39. Knuttgen, H.G.; Patton, J.F.; Vogel, J.A. An ergometer for concentric and eccentric muscular exercise. *J. Appl. Physiol. Respir. Environ. Exerc. Physiol.* **1982**, *53*, 784–788, doi:10.1152/jappl.1982.53.3.784.
40. Hoppeler, H. Moderate Load Eccentric Exercise; A Distinct Novel Training Modality. *Front. Physiol.* **2016**, *7*, 483, doi:10.3389/fphys.2016.00483.
41. Clos, P.; Laroche, D.; Stapley, P.J.; Lepers, R. Neuromuscular and perceptual responses to sub-maximal eccentric cycling. *Front. Physiol.* **2019**, *10*, 354, doi:10.3389/fphys.2019.00354.
42. Barreto, R.V.; de Lima, L.C.R.; Denadai, B.S. Moving forward with backward pedaling: A review on eccentric cycling. *Eur. J. Appl. Physiol.* **2020**, *121*, 381–407, doi:10.1007/s00421-020-04548-6.

Empreinte carbone

Chaque technique ou projet de recherche se doit de mettre en avant la balance coût-bénéfice pour la société. Alors que le bénéfice a été détaillé dans cette thèse du point de vue de la santé, le coût n'a pas été développé. Je n'entends pas ici pouvoir être exhaustif mais j'aimerais pouvoir rendre compte du coût environnemental de ce travail de recherche.

Je ne pourrai pas compter le renouvellement du matériel réalisé par le laboratoire lors de ma thèse, car celui-ci a et sera utilisé par un grand nombre de personnes pendant plusieurs années. Il est quand même nécessaire de citer l'achat (1) d'un système complet de mesure du moment musculaire comprenant un ergomètre isocinétique ainsi qu'un onduleur et ordinateur de bureau associé à une imprimante ; (2) un système d'analyse des échanges gazeux portable ainsi qu'un ordinateur portable. De plus la consommation d'énergie (électricité et gaz) et de ressources, associées au chauffage et à la production des consommables (électrodes en plastique, rasoir, ...) du laboratoire n'est pas quantifiable à mon échelle mais il s'avère nécessaire de rappeler qu'elle peut constituer une part non négligeable de l'empreinte environnementale de la recherche en sciences du sport.

Concernant mon empreinte carbone personnelle liée à mon activité de recherche, celle-ci s'articule entre mes déplacements (professionnels) ainsi que ceux du matériel et des personnes qui ont réalisées les maintenances sur les appareils, l'achat de matériel informatique et d'expérimentation. J'ai aussi estimé l'empreinte carbone de mon cloud ainsi que de ma consommation d'internet

Impact numérique

L'achat d'un ordinateur fixe (avec un seul écran) est estimé par l'ADEME* à environ 470kg de CO₂. En supposant qu'un écran est responsable d'un tiers des émissions du total, il faut donc ajouter environ 150kg de CO₂ pour le second écran, et donc un total de **620 kg de CO₂**.

L'ADEME suggère que l'utilisation d'internet sur un réseau fixe par personne s'élève à environ 4,1kg de CO₂/mois, soit environ **150 kg de CO₂** émis pour mon utilisation d'internet au laboratoire (sur 3 ans).

Il m'a été impossible de trouver l'impact carbone de la fabrication du vélo excentrique que j'ai utilisé, mais en cherchant l'impact d'un vélo électrique, j'ai trouvé que la marque de vélo TREK

l'estimait à 165 kg de CO₂. À la vue des 70 kg du vélo ainsi que des composants électroniques. J'estime l'impact de la construction du vélo excentrique à 5 fois celui d'un vélo électrique de 15 kg (5x pour le poids + 1x pour l'électronique intégré au l'ordinateur du vélo) soit environ **1t de CO₂**.

Impact des déplacements

La quasi-totalité de mes déplacements domicile travail ont été effectués à vélo, je ne comptabiliserais donc pas ces déplacements. J'ai participé à trois congrès dont deux en France (Montpellier et Reims), et un en Espagne (Séville). Les déplacements vers ces congrès ont été réalisés en train (Montpellier et Séville) et à vélo (Reims).

- Pour aller à Montpellier l'impact du train est estimé (par l'ADEME) entre **1,2 et 3 kg de CO₂** selon le type de train emprunté.
- Pour aller à Séville, j'ai pris un covoiturage entre Dijon et Lyon (aller-retour) ce qui revient à environ 42kg de CO₂ l'aller-retour par passager en voiture auquel il faut ajouter le train entre Lyon et Séville. Le trajet en train est estimé entre 8 et 20kg de CO₂ (aller-retour) selon le type de train emprunté, soit **60 kg de CO₂**.
- Pour aller à Reims et revenir, j'ai pris le vélo et les sacoches ce qui revient à une empreinte carbone, pour le transport, quasi nulle.

J'inclus dans mon impact, l'assistance nécessaire pour le vélo excentrique pendant les 3 années de thèse. Le vélo a réalisé 3 allers-retours vers l'Allemagne (Leipzig) dans un camion qui venait de Pologne. Le transporteur n'attendait (surement) pas la réparation du vélo sur place, j'ai estimé qu'il réalisait 3400 km à chaque assistance et qu'un camion émettait 1,5x plus qu'une voiture à cause de son poids, l'assistance du vélo revient à environ **3t de CO₂**.

Au total, les émissions de CO₂ associées à mon activité de recherche s'élèvent à environ **5t de CO₂, soit les émissions d'un français moyen pendant la moitié d'une année.**

*ADEME : Agence de l'environnement et de la maîtrise de l'énergie.

Résumé

Le pédalage excentrique est idéal pour les patient-es car il permet de produire une grande puissance mécanique pour une demande cardiorespiratoire plus faible, comparé à du pédalage conventionnel concentrique. L'effet de la cadence sur les modulations physiologiques et perceptives lors d'un exercice de pédalage excentrique, ainsi que sur la fatigue et les adaptations fonctionnelles à la suite d'une période d'entraînement restent à explorer. Notre première étude a montré qu'il existait des relations en U entre la cadence et la consommation d'oxygène, l'activité musculaire ou la perception de l'effort. Ainsi, accélérer ou ralentir la cadence de pédalage par rapport aux cadences optimales (proche de 60 rpm) entraîne des réponses physiologiques et perceptives accrues. Malgré ces différences reportées également lors de l'étude 2, pendant un exercice de 30 minutes (60% de PMA) réalisé à 30 ou 60 rpm, la fatigue fonctionnelle n'était pas différente entre les conditions et était accompagnée d'altérations musculaires dont le couplage excitation-contraction. Dans l'étude 3, la charge interne (i.e., fréquence cardiaque et perception de l'effort) n'était pas différente lors d'une période d'entraînement de 6 semaines réalisée à 30 ou 60 rpm. Bien que l'entraînement ait amélioré les capacités fonctionnelles neuromusculaires, cette étude n'a pas montré d'effet clair de la cadence. Néanmoins, l'efficacité de pédalage était améliorée seulement en mode excentrique. Dans un contexte de réadaptation, le pédalage excentrique à 60 rpm semble plus intéressant car il induirait une perception de l'effort plus faible pour une fatigue fonctionnelle similaire par rapport à 30 rpm. Il reste cependant à décrire l'effet de la cadence sur les réponses physiologiques et perceptives chez des patient-es avec pour objectif de préciser davantage les protocoles de réadaptation.

Mots clefs : pédalage excentrique, cadence de pédalage, fonction neuromusculaire, perception de l'effort, fonction cardiorespiratoire

Abstract

Eccentric cycling is ideal for patients as it allows for a lower cardiorespiratory demand despite a higher power out production compared to conventional concentric cycling. The effect of cadence on physiological and perceptual response during eccentric cycling, as well as on fatigue and functional adaptations following a training period, remains to be explored. Our first study showed U-shaped relationships between cadence and oxygen consumption, muscle activity, or perceived effort. Thus, accelerating or decelerating pedaling cadence compared to optimal ones (around 60 rpm) leads to increased physiological and perceptual response. Despite these differences were also reported in study 2, during a 30-minute exercise (60% of peak power output) performed at 30 or 60 rpm, functional fatigue was not different between conditions and was accompanied by muscular alterations, including excitation-contraction coupling. In study 3, internal load (i.e., heart rate and perceived effort) did not differ during a 6-week training period performed at 30 or 60 rpm. Although training improved neuromuscular functional capacities, this study did not show a clear effect of cadence. Nevertheless, pedaling efficiency was improved only in eccentric mode. In a rehabilitation context, eccentric cycling at 60 rpm appears more attractive as it would induce a lower perception of effort for a similar loss of strength compared to 30 rpm. a

Keywords : eccentric cycling, pedaling cadence, neuromuscular function, perception of effort, oxygen consumption