



HAL
open science

**Influence de la fatigue sur le contrôle postural :
spécificités des effets d'une fatigue musculaire volontaire
ou électro-induite et impact d'une fatigue mentale
occasionnée par une tâche cognitive prolongée.**

Betty Hachard

► **To cite this version:**

Betty Hachard. Influence de la fatigue sur le contrôle postural : spécificités des effets d'une fatigue musculaire volontaire ou électro-induite et impact d'une fatigue mentale occasionnée par une tâche cognitive prolongée.. Médecine humaine et pathologie. Université de Pau et des Pays de l'Adour, 2019. Français. NNT : 2019PAUU3055 . tel-04907619

HAL Id: tel-04907619

<https://theses.hal.science/tel-04907619v1>

Submitted on 23 Jan 2025

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 PAU ET DES PAYS DE L'ADOUR
COLLEGE SCIENCES SOCIALES ET HUMANITE – DEPARTEMENT STAPS

THÈSE EN CONTRAT DOCTORAL

En vue de l'obtention du grade de

Docteur de l'Université de Pau et des Pays de l'Adour

Discipline : STAPS, 74^{ème} Section CNU

École Doctorale Sciences Sociales et Humanités (ED 481)

Présentée et soutenue par **Betty HACHARD**

Le **05 septembre 2019**

**Influence de la fatigue sur le contrôle postural :
Spécificités des effets d'une fatigue musculaire volontaire ou
électro-induite et impact d'une fatigue mentale occasionnée par
une tâche cognitive prolongée.**

Sous la direction de :

NOÉ Frédéric, Maître de Conférences, Université de Pau et des Pays de l'Adour

PAILLARD Thierry, Professeur des Universités, Université de Pau et des Pays de l'Adour

Jury :

ASSAIANTE Christine, Directrice de recherche, CNRS/Université Aix-Marseille

Rapporteur

FORESTIER Nicolas, Professeur des Universités, Université Savoie Mont Blanc

Rapporteur

DESCHODT-ARSAC Véronique, Professeure des Universités, Université de Bordeaux

Examineur

NOÉ Frédéric, Maître de Conférences, Université de Pau et des Pays de l'Adour

Directeur

PAILLARD Thierry, Professeur des Universités, Université de Pau et des Pays de l'Adour

Directeur



Remerciements

Je souhaite tout d'abord remercier Messieurs Thierry Paillard et Frédéric Noé pour m'avoir permis de réaliser ce travail doctoral. Pendant ces trois années, j'ai découvert à vos côtés ce que représente l'activité de recherche scientifique. Thierry, vos exigences ont été une source d'amélioration constante et je ne peux être qu'admiration de l'étendue de vos connaissances. Fred, ta pédagogie m'a permis de progresser et ton optimisme en toute circonstance a été un appui dynamisant pour mener à bien ce travail.

Je souhaite exprimer toute ma gratitude envers Madame Christine Assaiante, Madame Véronique Deschodt-Arsac et Monsieur Nicolas Forestier, pour avoir accepté de participer à ce jury de thèse. Je vous remercie de rapporter et d'examiner le présent travail.

Je remercie également l'École Doctorale et plus généralement l'Université de Pau et des Pays de l'Adour pour l'accord d'un contrat doctoral, pour la qualité des formations proposées, ainsi que pour la disponibilité et la gentillesse des personnes qui y travaillent.

Je remercie Madame Noëlle Bru pour son aide précieuse en statistiques mais pas seulement... Nos rendez-vous étaient toujours un plaisir car ta bonne humeur, ta sympathie et ta bienveillance étaient un réconfort. En plus de ton expertise, tu as de grandes qualités humaines.

Merci à toutes les personnes travaillant au STAPS de Tarbes, les enseignants, les personnels administratifs et techniques... Certains d'entre vous m'ont donné l'envie de poursuivre ces années d'études jusqu'en doctorat. D'autres ont coloré le quotidien grâce à leur sympathie et leur motivation pendant nos séances de badminton.

Un grand merci à toutes celles et ceux qui ont participé à nos études. Les protocoles de fatigue sont parfois longs et pénibles ; sans vous ce travail n'aurait pas pu se faire.

Mes chers collègues et anciens collègues, j'aurais toujours une pensée pour vous... Hervé Farfal, Mohamed Kadri, Karim Korchi, Caroline Bernal, Sacha Zéronian, Kévin Beige, Lola Debove, merci pour tous ces moments de joie, d'échange, d'écoute et de soutien partagés. C'était un bonheur de travailler avec vous et de passer des moments ensemble en dehors du travail !

J'ai également une pensée pour Julien Piguet...toi mon ami qui est parti beaucoup trop tôt. Nos années de licence resteront gravées dans ma mémoire et dans mon coeur... Merci à tous mes amis, à toutes ces personnes que j'ai rencontrées au STAPS de Tarbes ou ailleurs, nos moments passés ensemble ont toujours été un réel plaisir.

À titre plus personnel, je tiens à remercier tous mes proches qui m'ont toujours soutenu dans ce parcours difficile. Merci à mes parents Evelyne et Gilles qui ont relu ce travail et qui m'ont appris à ne jamais baisser les bras. Vous m'avez enseigné de belles valeurs et je vous en suis très reconnaissante. Votre amour inconditionnel m'apporte beaucoup de réconfort. Merci à ma sœur Fanny, à Mathieu... et à Valentin qui a vu le jour il y a maintenant deux ans. Vous êtes une source de bonheur et d'inspiration pour moi !

Merci à Damien, mon compagnon... Tu m'as épaulé et encouragé dans les moments difficiles ; si ce travail abouti c'est aussi grâce à toi. Ton amour me rend plus forte chaque jour.

Je remercie également toute ma belle-famille, votre gentillesse et votre soutien me touchent. Enfin, je tiens à remercier Cathy et Fred de l'association « Les chiens du silence ». Vous faites travail formidable avec nos amis à quatre pattes, en étant toujours disponibles pour vos familles d'accueil. Vous êtes l'une de mes plus belles rencontres de ces dernières années. Ony, un futur chien d'assistance que nous accueillons chez nous, est une tempête d'affection... Il saura, j'en suis certaine, combler de bonheur sa future bénéficiaire comme c'est le cas avec nous.

Merci à tous...

Table des matières

RÉSUMÉ	8
LISTE DES ABRÉVIATIONS	9
Introduction générale	10

PARTIE I - Cadre théorique

1. Neurophysiologie du contrôle postural	13
1.1. Principes généraux	13
1.2. Composante sensorielle	15
1.3. Composante centrale	16
1.4. Composante motrice	21
2. La fatigue physique	23
2.1. Principes généraux	23
2.2. Fatigue centrale	24
2.3. Fatigue périphérique.....	26
2.4. Effets de la fatigue physique sur le contrôle postural.....	29
3. La fatigue mentale	31
3.1. Principes généraux	31
3.2. Fatigue cognitive	35
3.3. Fatigue subjective.....	36
3.4. Effets de la fatigue mentale sur les performances physiques et le contrôle postural.....	38
4. Problématiques	43

PARTIE II - Études expérimentales

Article 1 - Voluntary and electrically-induced muscle fatigue differently affect postural control mechanisms in unipedal stance	48
1. Abstract	48
2. Introduction	49
3. Methods.....	51
3.1 Ethical approval.....	51
3.2 Participants	51

3.3	Protocol	51
3.4	Postural control assessment.....	52
3.5	Maximal voluntary contraction assessment.....	53
3.6	Central activation ratio assessment	53
3.7	Fatiguing exercise.....	54
3.8	Statistical analysis	54
4.	Results	55
4.1	VOL exercise.....	55
4.2	ES exercise	59
4.3	VOL vs ES.....	59
5.	Discussion	60
Article 2 - Mental fatigue induced by a prolonged continuous demanding cognitive task impairs postural control only in the absence of vision.....		66
1.	Abstract	66
2.	Introduction	67
3.	Experimental procedures	69
3.1	Subjects	69
3.2	Protocol	69
3.3	Experimental treatments.....	69
3.4	Postural assessment	70
3.5	Subjective workload assessment	71
3.6	Statistical analysis	71
4.	Results	72
5.	Discussion	75
Article 3 - Clarifying the relation between mental fatigue induced by a prolonged cognitive task and postural control: a hierarchical cluster analysis		80
1.	Abstract	80
2.	Introduction	81
3.	Methods.....	82
3.1.	Subjects	82
3.2.	Experimental treatments.....	82
3.3.	Subjective workload assessment	83
3.4.	Postural assessment	84
3.5.	Statistical analysis	84
4.	Results	85
5.	Discussion	90

PARTIE III - Discussion et conclusion générales

1. Rappel des principaux résultats	93
1.1. Fatigue physique.....	93
1.2. Fatigue mentale	97
2. Conclusion et perspectives.....	106

Partie IV - Références bibliographiques

Partie V - Annexes

RÉSUMÉ

L'objectif général de ce travail doctoral était d'étudier les effets de la fatigue (physique et mentale) sur le contrôle postural. Tout d'abord, les effets de la fatigue musculaire du quadriceps fémoral induite par des contractions volontaires et des contractions électro-induites ont été comparés. Les résultats ont montré que des contractions volontaires altéraient davantage le contrôle postural que des contractions électro-induites pour une perte de force musculaire équivalente. Ceci s'expliquerait par la présence d'une fatigue centrale après les contractions volontaires, ainsi qu'une sollicitation différente des fibres musculaires entre les deux modalités de contraction. Des mécanismes compensatoires seraient mis en œuvre après ces deux modalités de contractions fatigantes, mais de façon plus prononcée pour les contractions volontaires. Concernant la fatigue mentale, les effets d'une tâche cognitive exigeante et prolongée sur ordinateur (induisant un état de fatigue mentale) et d'un visionnage de documentaire (tâche contrôle) sur le contrôle postural ont été comparés. De prime abord, la fatigue mentale affecterait le contrôle postural en condition de privation visuelle, en réduisant l'efficacité des stratégies d'attention associatives. De façon surprenante, visionner un documentaire conduirait également à une altération du contrôle postural, potentiellement en raison du maintien prolongé d'une posture assise affaissée. La posture assise pourrait ainsi constituer un facteur confondant dans les protocoles expérimentaux comportant une évaluation posturale. Une analyse statistique de classification en cluster hiérarchique a permis de mettre en évidence des sensibilités différentes au sein des individus à l'égard de la tâche mentalement fatigante. Le niveau de fatigue mentale serait associé au niveau de dégradation du contrôle postural sur un support stable avec les yeux ouverts. La réalisation d'une tâche cognitive prolongée exigeant une attention visuelle soutenue face à un écran d'ordinateur provoquerait une fatigue visuelle. Cette fatigue visuelle affecterait différemment les individus. Elle toucherait plus particulièrement les sujets les plus dépendants des informations visuelles, pour lesquels le contrôle postural se dégraderait davantage que les autres individus.

Mots-clés : fatigue, fatigue physique, fatigue musculaire, électrostimulation, fatigue mentale, fatigue cognitive, fatigue visuelle, attention, contrôle postural, mécanismes compensatoires, position assise prolongée.

LISTE DES ABRÉVIATIONS

ABL : amygdale basolatérale
ACP / PCA : analyse en composante principale / principal component analysis
ATP : adénosine triphosphate
AX-CPT : AX-continuous performance test
BF : biceps femoris
CAH / HCA : classification ascendante hiérarchique / hierarchical cluster analysis
CAR : central activation ratio
CCA / ACC : cortex cingulaire antérieur / anterior cingulate cortex
CG : centre de gravité
CMV / MVC : contraction maximale volontaire / voluntary maximal contraction
CONT : control
CP / COP : centre des pressions / centre of foot pressure
CR : correct responses
EEG : électroencéphalographie
EFFORT : effort
EMG : électromyographie / electromyography
ES : électro-stimulé / electrically stimulated
FCF / CCF : fréquence critique de fusion / critical fusion frequency
FL : frustration level
GM : gastrocnemius medialis
GS : global score
IQR : interquartile range
MD : mental demand
MEG : magnétoencéphalographie
MF : mental fatigue
NA : noyau accumbens
NASA-TLX : national aeronautics and space administration task load index
PD : physical demand
PERF : performance
POST : après
PRE : avant
RI : relative increase
RPE : rating of perceived exertion
RS : reticulum sarcoplasmique
SD : standard deviation
SNC : système nerveux central
SOL : soleus
TA : tibialis anterior
TCR : time of correct response
TD : temporal demand
TEP : tomographie par émission de positon
TMS : stimulation magnétique transcranienne
VM : vastus medialis
VOL : volontaire / voluntary

Introduction générale

La fatigue se définit comme une lassitude, une faiblesse ou un épuisement qui peut être physique, mental ou bien les deux à la fois (Pattyn, Van Cutsem, Dessy & Mairesse, 2018). Elle a pour conséquence une baisse de performance et affecterait l'ensemble de l'organisme quelle qu'en soit la cause (Volle, Brisson, Dion & Tanaka, 1980). D'après ces auteurs, elle représenterait un système d'alerte dont l'objectif serait de protéger l'homéostasie. Il paraît difficile de définir la fatigue de façon objective indépendamment de la façon dont elle est vécue par un individu (Loriol, 2003). En effet, la fatigue est presque toujours explicitée par l'individu à travers une augmentation de la perception de l'effort, une sensation d'épuisement et/ou de lassitude ou encore une baisse de la motivation (Ackerman, 2011 ; Boksem & Tops, 2008 ; Pattyn et al., 2018 ; Lee, Hicks & Nino-Murcia, 1991). Les manifestations d'un état de fatigue peuvent donc être objectives et subjectives.

Les travaux susmentionnés mettent en avant le caractère complexe de la fatigue (Aaronson, Teel, Cassmeyer, Neuberger & Pallikkathayil, 1999) qui relève d'un versant physiologique (fatigue dite physique) ou psychologique (fatigue dite mentale). La fatigue physique constitue une incapacité à maintenir un niveau de force (Bigland-Ritchie & Woods, 1984 ; Ewards, 1981). Une distinction est généralement faite entre la fatigue centrale et la fatigue périphérique (Bigland-Ritchie, Jones, Hosking & Edwards, 1978). La fatigue physique peut être générée par des exercices musculaires généraux ou locaux. Ces derniers peuvent être constitués de contractions volontaires ou électro-induites (Paillard, 2012). La fatigue mentale est un état biopsychologique caractérisé par une sensation d'épuisement, parfois associé à une dégradation de la performance cognitive (Boksem, Meijman & Lorist, 2005 ; Lorist, Boksem & Ridderinkhof, 2005 ; Rozand & Lepers, 2017). Elle peut être générée de différentes façons (privation de sommeil, tâche cognitive exigeante etc...). L'étude de la fatigue mentale peut s'opérer en mettant en place des tâches cognitives exigeantes qui s'avèrent relativement écologiques au regard de nos modes de vie et de nos conditions de travail actuels.

La fatigue concerne des mécanismes à la fois centraux et périphériques. Elle est donc susceptible d'affecter le rendement moteur et les habiletés motrices fondamentales. Parmi celles-ci, le contrôle postural pourrait être affecté. Le contrôle postural est une fonction indispensable dans les activités de la vie quotidienne et dans le domaine sportif. Un contrôle

postural convenable est crucial pour interagir avec l'environnement de façon efficace, tout en prévenant le risque de chute (Paillard, 2017b).

Dans ce travail de recherche, nous nous sommes intéressés aux conséquences de ces deux types de fatigue (physique et mentale) sur le contrôle postural de l'individu sain. Il est désormais reconnu que la fatigue physique altère le contrôle postural. Parmi les travaux sur la fatigue musculaire locale, les deux modalités de contractions (volontaires et électro-induites) ont révélé des effets délétères sur le contrôle postural. Néanmoins, plusieurs questions subsistent par rapport à la spécificité de l'impact de la fatigue sur le contrôle postural associée à chacune de ces deux modalités de contractions musculaires.

De plus, malgré un nombre croissant de travaux de recherches réalisés sur la fatigue mentale, il semblerait qu'aucune étude n'ait évalué à ce jour l'impact d'une tâche cognitive exigeante sur le contrôle postural. La question d'un effet de la fatigue mentale induite par une tâche cognitive exigeante sur le contrôle de la posture demeure donc toujours en suspens.

Le présent document s'articule autour de trois parties. La première partie constitue le cadre théorique, rendant compte de l'état actuel des connaissances au vu de la littérature scientifique. Elle présente également les problématiques et les objectifs du présent travail. Afin de répondre aux questions posées (objectifs fixés), trois études ont été réalisées et sont exposées dans la deuxième partie. Enfin, la troisième partie se compose d'une discussion générale, d'une conclusion et de perspectives de recherche afin d'approfondir les connaissances nouvellement acquises ou suggérées.

Partie I - Cadre théorique

1. Neurophysiologie du contrôle postural

1.1. Principes généraux

La posture peut être définie comme la position dans l'espace des différents segments corporels à un moment donné. En station orthostatique, rester en équilibre paraît aisé, principalement lorsque l'appui est bipodal. Cependant, de nombreux mécanismes interviennent car l'équilibre postural n'est jamais définitivement acquis. En effet, des oscillations continues du corps résultent des mouvements respiratoires, cardiaques et liquidiens (Conforto, Schmid, Camomilla, D'Alessio & Cappozzo, 2001). De plus, ces oscillations posturales émaneraient également de l'incapacité du système neuromusculaire à maintenir une tension constante en station debout (De Luca, LeFever, McCue & Xenakis, 1982). Des perturbations externes peuvent également déstabiliser un individu.

Le système postural est une fonction complexe indispensable aux activités de la vie quotidienne. Il a pour fonction de lutter contre la gravité et de maintenir la projection du centre de gravité (CG) du corps à l'intérieur du polygone de sustentation, c'est-à-dire de la surface d'appui au sol (Massion, 1994). En posturologie, on parle d'équilibre « statique » lorsque la surface d'appui du corps en contact avec le sol ne se déforme et ne se déplace pas (Paillard, 2016). En revanche, au cours de l'équilibre « dynamique », la surface d'appui se déforme et/ou se déplace (Paillard, 2016). Le maintien d'une position orthostatique chez l'homme nécessite une activité musculaire de base constante pour lutter contre la gravité. Il s'agit du tonus musculaire. En effet, c'est la contraction permanente des muscles extenseurs dits anti-gravitaires qui permet à l'homme d'adopter une posture érigée. Au-delà de sa fonction antigravitaire, cette posture sert également de cadre de référence pour la perception et l'action vis-à-vis du monde extérieur (Massion, 1994). Le système nerveux doit donc maintenir une activité musculaire tonique de base et déclencher, si besoin est, des contractions phasiques pour maintenir l'équilibre corporel (Dupui, 2016). Pour y parvenir, des informations sensorielles (visuelles, vestibulaires, cutanées et proprioceptives) sont conduites au système nerveux central (SNC) où elles seront intégrées afin de produire une réponse motrice appropriée. Les différents capteurs sensoriels permettent au SNC d'élaborer une représentation interne de l'orientation des segments corporels, de la cinétique corporelle et de la position du corps par rapport à la verticale (Massion, 1994). La stabilité du corps humain va dépendre de la capacité du système nerveux à mettre en place des ajustements posturaux. Ces derniers peuvent s'opérer par compensation, c'est-à-dire intervenir après que la perturbation posturale a eu lieu : ce sont les réactions posturales. Les ajustements posturaux peuvent également s'opérer par anticipation afin notamment de minimiser les effets

des perturbations à venir lors de l'initiation du mouvement volontaire : ce sont les ajustements posturaux anticipés (Massion, 1994 ; Noé, 2016).

Quatre grands types de stratégies permettant de maintenir l'équilibre face à divers types de contraintes ont été identifiées (cf figure 1) : la stratégie de cheville (à l'image d'un pendule inversé, des mouvements du corps rigidifié s'effectuent à partir d'un point d'ancrage situé au niveau des chevilles) ; la stratégie de hanche (inclinaison vers l'avant ou l'arrière du tronc et de la tête, avec un recul ou une avancée du bassin) ; la stratégie verticale (abaissement du CG par la flexion des genoux et la rotation antéropostérieure du tronc et de la tête) ; et la stratégie du pas en avant ou en arrière (Horak & Nashner, 1986 ; Nashner & McCollum, 1985).

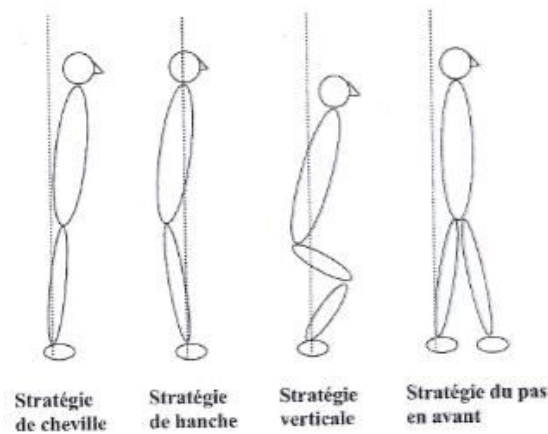


Figure 1 : Représentation des différentes stratégies posturales

D'un point de vue chronologique, ces stratégies peuvent être initiées selon 3 types de procédures : une stratégie descendante (débutant par des mouvements de la tête), une stratégie montante (initiée par les mouvements des pieds) et une stratégie mixte (pas de sens particulier de la régulation posturale) (Horak & Nashner, 1986).

Le contrôle postural peut être évalué par le biais de l'enregistrement des déplacements du CG ou du centre des pressions (CP). La plupart des études qui traitent de cette thématique font référence au CP. Le CG correspond au point d'application de la résultante des forces de gravité ; le CP représente le point d'application de la résultante des forces verticales au sol (Noé, 2016). En position orthostatique, c'est le déplacement du CP qui permet de contrôler la position du CG (Winter, 1995).

1.2. Composante sensorielle

Différents systèmes sensoriels sont impliqués dans la motricité humaine. La vision est un système sensoriel fondamental. Elle repose sur l'activité rétinienne laquelle est facilitée par l'activité des muscles oculomoteurs. Les photorécepteurs de la rétine nommés cônes et bâtonnets, captent les informations visuelles qui sont transmises au cortex cérébral occipital par le biais des voies optiques, où elles seront décodées. Ces informations donnent à l'Homme un repère visuel de verticalité, des informations relatives aux objets de son environnement, une sensibilité aux contrastes, la perception de la profondeur, ainsi que la perception du mouvement (Borel & Alescio-Lautier, 2016 ; Dupui, 2016).

Le système sensoriel vestibulaire fournit des informations relatives aux accélérations linéaires (horizontales et verticales) et angulaires de la tête dans l'espace (Dupui, 2016). Il renseigne sur les mouvements de la tête dans l'espace et apporte un repère sur l'orientation spatiale relative à la gravité. Pour se faire, l'appareil vestibulaire comprend les organes otolithiques (utricle et saccule) et les canaux semi-circulaires (horizontal, vertical antérieur et vertical postérieur) qui détectent respectivement les mouvements linéaires et angulaires.

Le système sensoriel somesthésique regroupe les récepteurs cutanés, musculaires, tendineux et articulaires. Ils rendent compte de la sensibilité tactile, la perception de l'interface sol-corps, la position des différents segments corporels, ainsi que leurs mouvements (Borel & Alescio-Lautier, 2016). Les récepteurs cutanés sont représentés par les récepteurs de Merkel et les corpuscules de Meissner, de Pacini et de Ruffini (Marieb, 2005). Parmi eux, les récepteurs de Pacini sont particulièrement importants dans le contrôle de la posture grâce aux renseignements qu'ils fournissent sur la pression des soles plantaires en position érigée et sur les irrégularités du sol (Dupui, 2016). Les récepteurs musculaires sont formés des fuseaux neuromusculaires, mécanorécepteurs sensibles à l'allongement des muscles. Ils sont à l'origine du réflexe myotatique (ou réflexe d'étirement), indispensable au maintien du tonus des muscles posturaux (Dupui, 2016). Les récepteurs tendineux appelés organes tendineux de Golgi sont sensibles à la traction que le muscle, étiré ou contracté, exerce sur le tendon et sont impliqués dans le réflexe myotatique inverse (ou réflexe tendineux). Enfin, les récepteurs articulaires sont composés de récepteurs extra-capsulaires ou ligamentaires (récepteurs de Golgi et de Pacini) et de récepteurs intra-capsulaires (récepteurs de Ruffini). Les corpuscules de Ruffini semblent constituer la majorité des récepteurs articulaires. Au niveau du rachis cervical (notamment de C1 à C4), ces récepteurs ont un rôle important dans la régulation de la motilité yeux-tête-cou et du tonus musculaire du tronc et des membres, au cours des modifications de l'inclinaison du cou (Dupui,

2016). De plus, les récepteurs musculaires et tendineux des muscles oculaires informent le cortex sur la direction du regard par la projection de leurs fibres afférentes sur les aires corticales somatosensorielles, et par des collatérales qui se projettent sur les noyaux vestibulaires et le cervelet (Dupui, 2016). Ces récepteurs contribuent donc fortement eux aussi à la motilité yeux-tête-cou et à la régulation du tonus musculaire du cou, du tronc et des membres. Des troubles de la posture ont d'ailleurs été mis en évidence dans des cas de strabisme, d'exophorie ou d'ésophorie (Dupui, 2016).

1.3. Composante centrale

Le SNC contrôle la posture à deux niveaux. Le premier contrôle est spinal (ou médullaire), tandis que le second est supra-spinal (cortical et sous-cortical).

Le contrôle spinal s'effectue via l'activité réflexe somatique, dont la moelle épinière constitue le lieu d'intégration. Les structures supra-spinales ont également un rôle de régulation (facilitation ou inhibition). Un réflexe est une réponse motrice rapide, prévisible, automatique et involontaire à un stimulus ; il peut être inné ou acquis (Marieb, 2005). Il se produit dans des voies nerveuses appelées « arcs réflexes », composées de cinq éléments fondamentaux : un récepteur, un neurone sensitif, un centre d'intégration (situé dans le SNC), un neurone moteur et un effecteur.

En station orthostatique, la gravité tend à mettre en jeu les muscles fléchisseurs et à allonger les muscles extenseurs. Pour lutter continuellement contre la force de gravité, une contraction permanente des muscles extenseurs est donc indispensable, grâce à l'excitation des motoneurones α (Dupui, 2016). Ce phénomène est à l'origine du tonus musculaire. Le réflexe d'étirement se trouve être à l'origine de ce tonus (cf figure2). En effet, soumis à la force de gravité, l'allongement des muscles extenseurs active les fuseaux neuromusculaires. Ces derniers déchargent via leurs afférences Ia et II, ce qui active en retour les motoneurones α des muscles extenseurs. De plus, par le biais des interneurones situés dans la moelle épinière, les motoneurones α des muscles fléchisseurs (antagonistes) sont inhibés ; il s'agit de l'inhibition réciproque. Ainsi, les muscles extenseurs se contractent tandis que leurs antagonistes se relâchent (Marieb, 2005). Il existe également une innervation fusimotrice γ qui permet aux structures supra-spinales du SNC de maintenir la sensibilité statique et dynamique des fuseaux neuromusculaires (Dupui, 2016). Par ailleurs, sans l'intervention des structures supra-spinales, le réflexe d'étirement provoquerait des contractions brusques et saccadées (Marieb, 2005).

Lors d'une mise en tension extrême des tendons, un autre réflexe entre en jeu afin de prévenir des altérations musculaires ; il s'agit du réflexe tendineux (Dupui, 2016) (cf figure 2). Il met en jeu les organes tendineux de Golgi (mécanorécepteurs encapsulés situés au niveau des jonctions myotendineuses) et leurs afférences Ib, qui par le biais d'interneurones inhibiteur induisent une baisse de la décharge des motoneurones α . Cela provoque alors un relâchement musculaire du muscle homonyme. De plus, la présence d'un interneurone excitateur entraîne la contraction du muscle antagoniste.

Un troisième réflexe provient de la sensibilité algique et thermique. Lors d'un stimulus nociceptif par exemple, les neurones afférents A δ et C vont communiquer avec des interneurones au niveau médullaire, provoquant l'inhibition des motoneurones α des muscles extenseurs et la facilitation des motoneurones des muscles fléchisseurs du côté ipsilatéral. De plus, du côté controlatéral, les motoneurones α des muscles extenseurs seront facilités alors que ceux des muscles fléchisseurs seront inhibés, grâce à des collatérales de neurones A δ et C et des interneurones. On désigne ce réflexe au pluriel sous le nom de réflexes de flexion ipsilatérale et d'extension controlatérale car ils sont plurisegmentaires (Dupui, 2016) (cf figure 2).

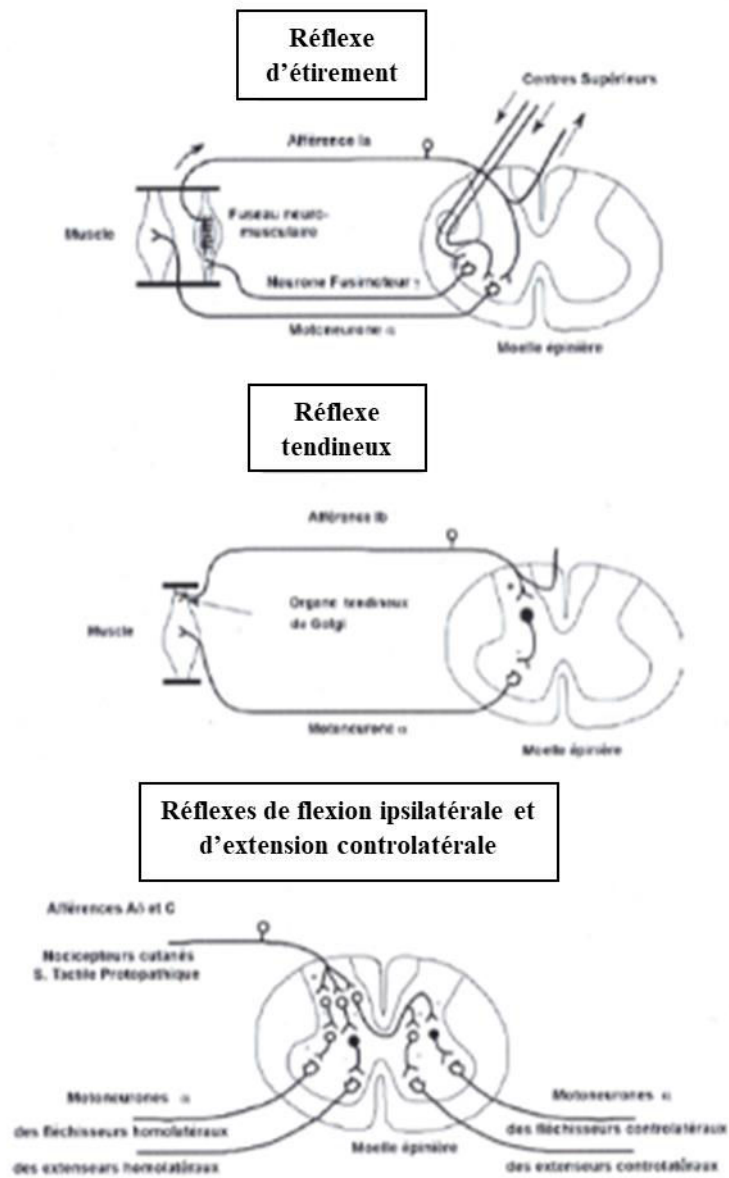


Figure 2 : Les différents réflexes spinaux, d'après Dupui (2016)

Outre le niveau médullaire, le contrôle de la posture est également régi par les structures supra-spinales. L'encéphale est constitué des hémisphères cérébraux, du diencephale (thalamus, hypothalamus et épithalamus), du tronc cérébral (mésencéphale, pont et bulbe rachidien) et du cervelet. Le cortex cérébral correspond à la partie superficielle des hémisphères cérébraux. Au début du XX^{ème} siècle, différentes aires cérébrales ont été définies par Brodmann, selon leur cytoarchitecture (le localisationnisme), avant que soient identifiées des régions basées sur des fonctions spécifiques (la ségrégation) (Messé, 2013). C'est dans les années 90 que l'interconnexion entre les différentes régions cérébrales est mise en évidence (le connexionnisme) (Messé, 2013). Ainsi, les processus cognitifs et comportementaux sont basés sur une spécificité d'organisation cérébrale et sur un fonctionnement plus global. Certaines aires interviennent dans la motricité volontaire (le cortex pré-moteur, le cortex moteur primaire et l'aire motrice supplémentaire). D'autres participent aux perceptions sensorielles somatiques et autonomes. Enfin, d'autres encore sont dites associatives, car elles intègrent les informations sensorielles et les mettent en relation avec les aires motrices (reconnaissance d'un objet à l'aide des sens, parole, etc...).

Le cortex cérébral, qui est composé de substance grise, communique avec les centres sous-corticaux grâce à la substance blanche. Parmi ces structures sous-corticales, les ganglions de la base sont impliqués dans certains automatismes moteurs (choix, initiation...), dans la répartition du tonus musculaire entre les muscles agonistes et antagonistes et dans l'activation corticale (Dupui, 2016). Ils initient et régulent le mouvement.

Le cervelet reçoit des afférences spinales, vestibulaires et corticales et envoie des efférences corticales, vestibulaires, thalamiques et réticulaires (Dupui, 2016). Il a une fonction de « comparateur ». Il détecte la différence entre le mouvement désiré et le mouvement effectivement réalisé. Le cervelet est en relation avec le noyau rouge.

Le noyau rouge et le colliculus supérieur, présents dans le mésencéphale, sont impliqués dans le contrôle des mouvements oculaires conjugués et de la tête. Le noyau rouge participe à la motricité de la face et à la motricité fine des membres (Dupui, 2016).

Enfin, le tronc cérébral se situe à l'interface entre l'encéphale et la moelle épinière. Son rôle est prépondérant pour les échanges d'informations motrices et sensorielles entre les centres supra-spinaux et spinaux. Le tronc cérébral est particulièrement important dans le contrôle de la posture, à travers le maintien du tonus postural et de la coordination musculaire. Au sein du tronc cérébral, la formation réticulée serait à l'origine des ajustements posturaux anticipés (Camps, Eugène, Gauthier & Giovanni, 2013). Son rôle est essentiel dans l'exécution des mouvements automatiques et le contrôle postural.

L'intégration sensorielle est indispensable pour concevoir et coordonner les actions motrices (Boyas, 2016). Elle implique la réception de divers signaux afférents, leur acheminement par les voies ascendantes ainsi que leur perception au niveau du cortex cérébral (Marieb, 2005).

Comme indiqué précédemment, il existe au niveau spinal une interaction entre certains neurones afférents et des interneurons connectés aux centres supérieurs. Les informations sensorielles arrivant aux voies ascendantes en provenance de la périphérie sont donc filtrées par les centres supra-spinaux (Boyas, 2016). Ces informations sont transmises aux centres supérieurs via la voie ascendante non-spécifique ou antéro-latérale (principalement formée des tractus spino-thalamiques ventral et latéral), la voie ascendante spécifique (principalement composée du tractus du lemnisque médial), ainsi que le tractus spino-cérébelleux (constitué des tractus spino-cérébelleux ventral et dorsal) (Marieb, 2005). La voie ascendante non spécifique achemine les informations relatives à la douleur, à la température et au tact grossier jusqu'au thalamus avant de parvenir à l'aire somesthésique (sensations conscientes). La voie ascendante spécifique transporte les informations liées au tact, à la pression, à la vibration et au positionnement des membres et des articulations vers le bulbe rachidien, le thalamus, pour finir dans l'aire somesthésique. Enfin, le tractus spino-cérébelleux transmet les informations relatives à l'étirement des muscles et des tendons (sensations inconscientes) jusqu'au cervelet. Par le biais d'une intégration multi-sensorielle, le SNC contrôle la posture en combinant les différentes sources d'informations sensorielles afin de lever certaines incertitudes spatiales ou temporelles. En cas d'altération de l'une de ces sources, le SNC alloue davantage d'importance aux autres sources disponibles afin de maintenir le contrôle de l'équilibre postural (Isableu & Vuillerme, 2016 ; Sarlegna, 2007). Pour se faire, les informations doivent être dirigées vers les effecteurs. Les tractus descendants acheminent les influx efférents des aires motrices à la moelle épinière. Ils sont répartis en deux groupes : ceux de la voie motrice principale et ceux de la voie motrice secondaire (Marieb, 2005). Les neurones de la voie motrice principale constituent les tractus cortico-spinaux et cortico-nucléaires. Ces neurones transportent les influx nerveux aux muscles squelettiques pour déclencher leur contraction et réguler les mouvements volontaires. Ils commandent les mouvements fins et précis. Les neurones de la voie motrice secondaire composent les tractus rubro-spinal, vestibulo-spinal, réticulo-spinal et tecto-spinal (autrefois appelés faisceaux extra-pyramidaux). Ces neurones véhiculent les influx nerveux vers les muscles squelettiques à partir du tronc cérébral. En effet, ils interviennent dans la régulation du

tonus des muscles posturaux. Cette dernière voie est donc indispensable au contrôle de la posture.

1.4. Composante motrice

L'Homme a la capacité de mouvoir son squelette ou de le maintenir dans une certaine posture, grâce aux muscles striés squelettiques. On parle de muscles squelettiques volontaires car bien qu'ils puissent être activés par des réflexes, ils sont également soumis à la volonté. De plus, ils sont qualifiés de muscles striés car les fibres musculaires qui les composent comportent des bandes transversales appelées stries (Marieb, 2005). Les muscles squelettiques sont à la fois capables de développer une force infime et considérable, permettant ainsi de s'adapter aux situations de la vie quotidienne. Ils produisent des mouvements (locomotion, préhension, expressions etc...), maintiennent la posture, stabilisent les articulations et libèrent de la chaleur pendant les contractions musculaires. Pour cela, le tissu musculaire possède les caractéristiques fonctionnelles suivantes : l'excitabilité (la capacité de répondre à un potentiel d'action), la contractilité (la capacité de se contracter), l'extensibilité (la capacité d'étirement) et l'élasticité (la capacité des fibres musculaires à retrouver leur longueur de repos après étirement) (Marieb, 2005).

Chaque muscle du corps est relié au SNC par au moins un nerf moteur, renfermant les axones de nombreux neurones moteurs. Chaque axone se ramifie en plusieurs terminaisons nerveuses, dont chacune d'elle est en contact avec une fibre musculaire au niveau de la jonction neuromusculaire. Ainsi, un neurone peut activer plusieurs fibres musculaires alors qu'une fibre musculaire n'est stimulée que par un seul neurone dans la plupart des cas (Marieb, 2005). On appelle « unité motrice » l'union d'un neurone moteur et de toutes les fibres musculaires qu'il active. Les fibres musculaires sont réparties dans l'ensemble du muscle pour une même unité motrice. Chaque potentiel d'action provenant du neurone moteur conduit à une contraction de toutes les fibres musculaires innervées par celui-ci. Les muscles volumineux (comme les muscles des cuisses) qui ne requièrent pas de grande précision, comportent de grosses unités motrices, contrairement aux muscles nécessitant une grande précision (comme les muscles des yeux ou des doigts) pour lesquels les unités motrices sont petites (la taille d'une unité motrice est définie par le nombre de fibres innervées par son motoneurone).

D'après leurs caractéristiques structurales et fonctionnelles, les fibres musculaires squelettiques sont classées en trois catégories : les fibres oxydatives à contraction lente (de type I), les fibres oxydatives à contraction rapide (de type IIa) et les fibres glycolytiques à contraction rapide (de

type IIx) (Schiaffino & Reggiani, 2011). Les fibres de type I sont connues pour être résistantes à la fatigue ; elles sont fortement mobilisées lors du maintien de la posture (notamment par l'activité des muscles antigravitaires). Les fibres de type IIa possèdent une résistance modérée à la fatigue et les fibres de type IIx sont très fatigables. Elles sont plutôt sollicitées lors d'activités intenses. Chaque unité motrice comprend des fibres musculaires d'un même type. Les unités motrices constituées de fibres de type I sont celles qui contiennent le moins de fibres. Les fibres I sont les plus petites fibres (en taille). À l'inverse, les unités motrices composées de fibres de type IIx sont celles qui comportent le plus de fibres. Les fibres IIx sont les plus grosses fibres. Dans tous les cas, les trois types de fibres sont présents dans chaque muscle, mais dans des proportions variables selon les caractéristiques intrinsèques des individus (aspect génétique) et leur niveau d'entraînement.

La force de contraction d'un muscle dépend de la fréquence d'impulsion des potentiels d'action et du nombre d'unités motrices recrutées simultanément. Lors d'une contraction volontaire, les unités motrices sont recrutées de façon ordonnée, des plus petites aux plus grosses (Henneman, Somjen & Carpenter, 1965). À faible intensité, les unités motrices de petit calibre sont les premières recrutées car les petits neurones moteurs sont plus excitables que les gros neurones. Si l'intensité et la fréquence des impulsions s'accroissent, les unités motrices de gros calibre sont alors recrutées pour produire une contraction musculaire plus intense. La répartition des différents types de fibres est muscle-dépendante.

La force et la puissance musculaires des membres inférieurs peuvent être corrélées à la performance posturale chez les personnes les plus vulnérables, notamment les personnes âgées fragiles (Muehlbauer, Gollhofer & Granacher, 2015). En condition posturale statique, il existerait effectivement un seuil en-dessous duquel le manque de force musculaire dégrade la performance posturale des personnes âgées (Paillard, 2017a). Au-delà de ce seuil, la relation force-puissance musculaire/performance posturale disparaîtrait. Cattagni et al. (2014), ont estimé qu'en-dessous de $3,1 \text{ N.m.kg}^{-1}$ pour les fléchisseurs plantaires, l'équilibre et la performance posturale de personnes âgées étaient compromis. En condition posturale dynamique, la puissance musculaire des membres inférieurs faciliterait les actions posturales compensatoires, limitant ainsi le risque de déséquilibre ou de chute (Paillard, 2017a). La faiblesse musculaire altère donc l'équilibre et la performance posturale, favorisant le risque de chute chez les personnes âgées (Cattagni et al., 2014 ; Horlings, Van Engelen, Allum & Bloem, 2008).

2. La fatigue physique

2.1. Principes généraux

Au cours d'un exercice musculaire, la fatigue se définit par l'incapacité à maintenir un niveau de force donné (Edwards, 1981). Selon Bigland-Ritchie et Woods (1984), il s'agit de la diminution de la capacité du muscle à développer de la force, que la tâche soit maintenue ou non. Ainsi, la fatigue se caractérise par une baisse de la performance et une augmentation de la pénibilité de l'exercice (Boyas & Guével, 2011 ; Edwards, 1981), mais n'entraîne pas nécessairement l'arrêt de l'exercice. Les caractéristiques de l'exercice telles que sa durée, son intensité et le type de contraction employé, influencent les mécanismes à l'origine de la fatigue. Ces derniers sont nombreux. Ils peuvent toucher l'ensemble du système neuromusculaire, de la commande centrale à la contraction musculaire (Boyas & Guével, 2011). Deux types de fatigue sont ainsi distingués : la fatigue centrale se rapportant à la commande centrale (cortex moteur et moelle épinière), et la fatigue périphérique touchant les mécanismes allant de l'excitation à la contraction musculaire (muscle) (Boyas & Guével, 2011).

Pour résister à la fatigue et prévenir la perte de force, le système neuromusculaire met en place des mécanismes nerveux et musculaires, afin de poursuivre l'accomplissement de la tâche (Boyas & Guével, 2011). Lors d'exercices maximaux et sous-maximaux de courte à moyenne durée, ces mécanismes concernent la modulation de l'activité des unités motrices, la potentialisation et la sagesse/épargne musculaire (Boyas & Guével, 2011). Pour pallier la fatigue lors d'exercices sous-maximaux, le nombre d'unités motrices recrutées peut augmenter (Bigland-Ritchie, Cafarelli & Vollestad, 1986). La fréquence de décharge des unités motrices peut diminuer (Carpentier, Duchateau & Hainaut, 2004), augmenter (Dorfman, Howard & McGill, 1990) ou rester stable (Maton & Gamet, 1989). Cette grande variabilité des résultats, s'explique sans doute par la pluralité des protocoles. D'après Kunichad, Ivanova & Garland (2004), la fréquence de décharge des unités motrices augmente lors d'exercices de faible intensité (25 % CMV - contraction maximale volontaire) et diminue lorsqu'ils sont plus intenses (42 à 66 % CMV). Elle semble également baisser lorsque les contractions sont maximales et prolongées (Bigland-Ritchie, Johansson, Lippold & Woods, 1983). Avec la fatigue, une baisse de la fréquence de décharge paraît inéluctable pour les unités motrices recrutées depuis un certain temps (Carpentier et al., 2001 ; Conwit et al., 2000 ; Garland, Enoka, Serrano & Robinson, 1994). Une différence existerait selon le type de contraction employé durant le protocole de fatigue. En effet, Griffin, Ivanova et Garland (2000) ont montré que, lors de

contractions dynamiques la fréquence de décharge des unités motrices restait stable, alors que celle-ci diminuait avec des contractions isométriques.

Le deuxième mécanisme se rapporte à la potentialisation, c'est-à-dire à l'augmentation de l'efficacité de l'activité musculaire (Behm, 2004). Au niveau supra-spinal, l'excitabilité corticale augmenterait en début de contraction ou après des contractions sous-maximales (Balbi, Perretti, Sannino, Marcantonio & Santoro, 2002 ; Sacco, Thickbroom, Thompson & Mastaglia, 1997). Plus tardivement avec la fatigue, c'est l'inhibition corticale qui se développerait (Sacco et al., 1997). Au niveau spinal, la répétition de contractions volontaires, ou leur caractère continu, induirait la génération de signaux nerveux supplémentaires aux trains de potentiels d'action (Behm, 2004). Ces doubles décharges seraient associées à une plus grande raideur musculaire (Binder-Macleod & Lee, 1996) et auraient pour effet de libérer davantage de calcium. Ainsi, le nombre de ponts d'union augmenterait dans la fibre musculaire et sa production de force s'accroîtrait. Enfin au niveau musculaire, la potentialisation post-activation relèverait d'un accroissement de la sensibilité au calcium (Behm, 2004) et de la phosphorylation des chaînes légères de myosine (Grange, Vandenboom, Xenii & Houston, 1998).

Le troisième et dernier mécanisme concerne la sagesse musculaire (ou « épargne musculaire »). Il aurait pour fonction de prévenir les effets délétères de la fatigue, par une limitation de l'activité musculaire (Boyas & Guével, 2011). Dans ce but, la fréquence de décharge des unités motrices serait réduite et la vitesse de contraction musculaire ralentie (Marsden, Meadows & Merton, 1983). Le muscle pourrait, par l'intermédiaire des afférences périphériques, limiter l'excitation provenant de la commande centrale, en indiquant au SNC une baisse de production de force (Windhorst, 2007).

2.2. Fatigue centrale

La fatigue centrale représente une baisse progressive de l'activation volontaire (Gandevia, Allen, McKenzie, 1995). Ce terme fait référence au nombre et à la fréquence de décharge des unités motrices recrutées pour produire une force musculaire. La baisse de l'excitabilité motoneuronale s'explique par des modifications d'origine supra-spinale et spinale (Gandevia, 2001). La stimulation électrique percutanée est une méthode permettant d'évaluer la fatigue centrale. Pour évaluer la fatigue centrale, une stimulation électrique est surimposée à une contraction maximale volontaire (Bigland-Ritchie et al., 1978 ; Gibson & Edwards, 1985).

Une augmentation de la force observée lors de la surimposition signifie que l'activation volontaire n'était pas complète. En d'autres termes, certaines unités motrices ne sont pas recrutées, ou leur fréquence de décharge est insuffisante (Boyas & Guével, 2011).

La fatigue supra-spinale peut être mise en évidence par l'intermédiaire de la stimulation magnétique transcranienne (TMS) et s'expliquerait par une diminution de l'excitabilité des cellules du cortex moteur (Boyas & Guével, 2011). Plusieurs hypothèses ont été avancées, dont la déplétion ou l'accumulation de certains neurotransmetteurs cérébraux. Un exercice prolongé conduirait à une augmentation du tryptophane plasmatique, précurseur de la sérotonine. Une fois passé la barrière cérébrale, le tryptophane conduirait à une élévation de la synthèse de sérotonine, limitant la commande centrale (Newsholme & Blomstrand, 2006). La sérotonine jouerait un rôle dans la léthargie et la perte de motivation (Cordeiro et al., 2017). De plus, l'augmentation de l'activité sérotoninergique aurait également un effet inhibiteur sur celle de la dopamine, enrayant son effet bénéfique sur la performance (Cordeiro et al., 2017). D'autres neurotransmetteurs tels que le glutamate, l'acétylcholine, l'adénosine et l'acide gamma-amino butyrique (GABA) seraient également susceptibles d'intervenir dans le développement de la fatigue centrale mais de nouvelles recherches sont nécessaires pour établir précisément leur impact physiologique (Boyas & Guével, 2011 ; Conlay et al., 1992 ; Davis et al., 2003). Selon St-Clair Gibson et al. (2003), les fluctuations de la concentration des neurotransmetteurs pourraient altérer la réponse cognitive ou être impliqués dans les mécanismes subconscients de la fatigue. Au cours d'un exercice prolongé, la concentration plasmatique d'ammonium s'accroît et son accumulation au niveau cérébral pourrait réduire l'activité du cortex moteur (Boyas & Guével, 2011). Concernant le glycogène cérébral, ses réserves sont faibles. L'activation cérébrale pourrait causer leur déplétion et par conséquent altérer la fonction cérébrale (Boyas & Guével, 2011). De plus, le glucose interviendrait dans la prévention de l'augmentation de sérotonine (Bequet, Gomez-Merino, Berthelot & Guezennec, 2002). Selon Boyas et Guével (2011), tous les changements précédemment cités ont été mis en évidence pour des exercices de plus de 30 min. L'hyperthermie réduirait l'activité de la commande nerveuse du SNC (Nieslen & Nybo, 2003). Par ailleurs, des dommages musculaires consécutifs à certaines activités seraient associés à une élévation de l'interleukine-1 β au niveau cérébral laquelle faciliterait la fatigue (Carmichael et al., 2006). Enfin, une autre hypothèse concerne les afférences musculaires III et IV. En renseignant les centres supérieurs sur l'état biochimique du muscle et sa capacité à produire de la force, elles pourraient altérer l'activité corticale ; il s'agirait d'un phénomène d'inhibition supra-spinale (Gandevia, Allen, Butler & Taylor, 1996).

Si l'on s'intéresse maintenant au niveau spinal de la fatigue centrale, plusieurs mécanismes peuvent être évoqués. Le premier concerne les afférences musculaires III et IV (métaborécepteurs). Elles seraient stimulées lors des variations métaboliques musculaires induites par la fatigue et modifieraient la fréquence de décharge des motoneurones par voie réflexe périphérique (Bigland-Ritchie, Dawson, Johansson & Lippold, 1986). Leurs stimulations en cas d'ischémie (Lagier-Tessonier, Balzamo & Jammes, 1993), d'hypoxémie (Arbogast, Vassilakopoulos, Darques, Duvauchelle & Jammes, 2000) et d'accumulation de métabolites extracellulaire (Darques, Decherchi & Jammes, 1998) engendreraient une inhibition de l'activité des motoneurones α (Garland & McComas, 1990). A l'inverse, les afférences Ia et II des fuseaux neuromusculaires verraient leur fréquence de décharge diminuer au cours d'une contraction isométrique (< 30 % CMV), avec pour conséquence une baisse de l'activité des motoneurones α (Macefield, Hagbarth, Gorman, Gandevia & Burke, 1991). Concernant les organes tendineux de Golgi, il est difficile d'isoler leurs afférences Ib (Gandevia, 2001) et leurs effets semblent moindre comparés à ceux des nombreuses afférences III et IV (Gandevia, 1998). Pour finir, par l'intermédiaire des cellules de Renshaw (interneurones inhibiteurs recevant des collatérales excitatrices de motoneurones α), les motoneurones pourraient s'auto-inhiber et cela concernerait davantage les unités motrices rapides (Hultborn, Lipski & Mackel, 1988). L'inhibition augmenterait lors d'efforts maximaux (Kukulka, Moore & Russell, 1986) alors qu'elle diminuerait au cours de contractions sous-maximales (20 % CMV) (Löscher, Cresswell & Thorstensson, 1996). Les impacts de la fatigue neuromusculaire au niveau central sont donc nombreux, mais ils ne s'y limitent pas puisque certains mécanismes physiologiques semblent également être affectés au niveau périphérique.

2.3. Fatigue périphérique

La fatigue périphérique désigne la diminution de la force contractile des fibres musculaires et des mécanismes à l'origine de la transmission des potentiels d'action musculaire (Ament & Verkerke, 2009 ; Boyas & Guével, 2011 ; Gandevia, 2001). Plus précisément, la fatigue périphérique renvoie aux altérations de la transmission neuromusculaire, de la propagation des potentiels d'actions musculaires, du couplage excitation-contraction ainsi que des mécanismes contractiles (Boyas & Guével, 2011). La transmission neuromusculaire concerne le transfert d'un potentiel d'action du motoneurone à la fibre musculaire, au niveau

de la jonction neuromusculaire. En présence de fatigue, ce transfert peut être troublé par une propagation insuffisante du potentiel d'action nerveux au niveau des terminaisons axonales ; par un défaut dans l'association excitation-sécrétion des neurotransmetteurs dans la fente synaptique ; par une chute du nombre de neurotransmetteurs ou une baisse de leur libération ; par une diminution de la sensibilité des récepteurs post-synaptiques à l'acétylcholine ; ainsi que par une baisse de l'excitabilité du sarcolemme (Allen, Lamb & Westerblad, 2008 ; Sieck & Prakash, 1995).

Une stimulation accrue de la glycolyse anaérobie engendre un accroissement d'ions H^+ et une diminution du pH. Or en-dessous d'un certain pH, la glycolyse se trouve inhibée, ce qui nuit à la production d'adénosine triphosphate (ATP). La baisse de la concentration d'ATP serait à l'origine d'une baisse de la quantité de Ca^{2+} libéré par le réticulum sarcoplasmique (RS). Lors de contractions prolongées, l'altération de l'activité des pompes Na^+/K^+ ATPasiques (qui utilisent l'énergie procurée par l'hydrolyse de l'ATP) entraînerait des déséquilibres ioniques. Ces déséquilibres perturberaient l'excitabilité du sarcolemme. La propagation du potentiel d'action serait entravée et la libération du Ca^{2+} s'en verrait altérée (Green, 2004 ; Leppik et al., 2004). L'activité des pompes à Ca^{2+} ATPasiques chargées de re-capturer le calcium pour le stocker dans le RS serait elle aussi perturbée. La quantité de Ca^{2+} stocké susceptible d'être libérée serait alors limitée (Boyas & Guével, 2011).

La transmission du potentiel d'action entre les tubules transverses et le RS pourrait être limitée par la baisse d'ATP, de même que la libération de Ca^{2+} par les canaux à Ca^{2+} du RS (Melzer, Herrmann-Frank & Lüttgau, 1995). Lors d'un exercice musculaire, la concentration en ions Mg^{2+} augmente dans le sarcoplasme par la dégradation de l'ATP à laquelle ils sont liés et par l'activation des canaux calciques du RS. Cela réduit la libération de Ca^{2+} , provoquant alors une baisse de la force musculaire (Boyas & Guével, 2011).

Au regard des changements métaboliques associés à la contraction musculaire prolongée, les concentrations intracellulaires en phosphate inorganique (P_i) et en ions hydrogène (H^+) augmentent (Boyas & Guével, 2011 ; Marieb, 2005). L'accumulation de P_i , provoquée lors de la dissociation de la phosphocréatine en créatine et P_i , réduirait la sensibilité des myofibrilles au Ca^{2+} et perturberait les cycles de contraction-relâchement des ponts d'union (Boyas & Guével, 2011). De plus, en pénétrant dans le RS, le P_i se lierait aux ions Ca^{2+} pour former du phosphate de calcium (Allen, Kabbara & Westerblad, 2002). La quantité de Ca^{2+} pouvant être libérée dans le sarcoplasme serait ainsi limitée.

Au cours des contractions musculaires, en particulier isométriques, le flux sanguin diminue en raison de la compression des vaisseaux, provoquant une ischémie. Par conséquent, l'apport en

oxygène devient insuffisant (favorisant les voies anaérobies). Les métabolites devant être évacués s'accumulent et les substrats nécessaires au muscle (comme le glucose) ne peuvent lui parvenir en quantité suffisante (Boyas & Guével, 2011). Des contractions isométriques effectuées à 30 % de la CMV pour les muscles du triceps sural et à 70 % pour les muscles de l'avant-bras, obstrueraient le flux sanguin (Ament & Verkerke, 2009). En revanche, Sjøgaard, Savard et Juel (1988) ont montré que le flux sanguin était suffisant au cours de contractions de faible intensité (< 10 % CMV).

La déplétion des réserves de glycogène est également un facteur limitant la performance (Hermansen, Hultman & Saltin, 1967). Par ailleurs, les différentes fibres qui composent un muscle présentent des caractéristiques distinctes quant à leur métabolisme énergétique. Les fibres rapides consomment de l'ATP plus rapidement qu'elles ne le régénèrent (Allen et al., 2008). Elles fonctionnent essentiellement en anaérobie. De plus, les pompes à Ca^{2+} du RS, consommatrices d'ATP, sont plus nombreuses dans les fibres rapides. A l'inverse, la densité de mitochondries et la capacité à utiliser un métabolisme oxydatif font que les fibres lentes sont davantage résistantes à la fatigue (Allen et al., 2008).

Outre les contractions volontaires, la stimulation électrique neuromusculaire peut aussi générer une contraction du muscle, dite « artificielle ». Cette modalité de contraction ne présente pas les mêmes caractéristiques que la contraction volontaire. Lors d'une contraction volontaire, les unités motrices sont recrutées de façon ordonnée, des plus petites aux plus grosses (Henneman et al., 1965). En revanche, la stimulation électrique neuromusculaire active les unités motrices qui se situent à proximité de l'électrode de stimulation (Vanderthommen et al., 2003). La répartition des différents types de fibres de la surface à la partie la plus profonde dépend du muscle. Pour le tibial antérieur, les fibres de type II sont plus importantes en profondeur qu'en surface (Henriksson-Larsén, Lexell & Sjöström, 1983). Dans le cas du muscle vaste latéral, ces fibres sont plus importantes à la surface qu'en profondeur (Lexell, Henriksson-Larsén & Sjöström, 1983). A mesure que la fatigue apparaît, la réponse des unités motrices superficielles décroît et seule une augmentation de l'intensité de stimulation peut la compenser. De nouvelles unités motrices, davantage éloignées de l'électrode sont alors recrutées, pendant que les premières déjà fatiguées subissent toujours la stimulation (Vanderthommen et al., 2003). De plus, la contraction électro-induite est liée à une demande métabolique plus importante. Une fréquence de stimulation généralement plus élevée est nécessaire pour parvenir à une contraction aussi efficiente qu'en contraction volontaire (Vanderthommen et al., 2003). Ainsi, d'après ces auteurs, les coûts énergétiques d'un

développement de force sont plus élevés dans le cas d'un exercice électro-induit que dans le cas d'un exercice volontaire, pour des contractions continues sous-maximales.

2.4. Effets de la fatigue physique sur le contrôle postural

De nombreux travaux ont mis en évidence une altération du contrôle postural suite à des exercices impliquant le corps entier tels que la course à pieds, le cyclisme, le pédalage sur ergomètre, la marche, le biathlon et le triathlon Ironman (Gauchard, Gangloff, Vouriot, Mallie & Perrin, 2002 ; Hoffman, Gilson, Westenburg & Spencer, 1992 ; Lepers, Bigard, Diard, Gouteyron & Guezennec, 1997 ; Nagy et al., 2004 ; Nardone, Tarantola, Giordano & Schieppati, 1997 ; Vuillerme & Hintzy, 2007). L'augmentation du rythme cardiaque, du rythme respiratoire et des mouvements liquidiens associés à l'effort, accentuent les oscillations posturales (Paillard, 2012). Ce type d'exercice détériore les informations sensorielles proprioceptives et extéroceptives et/ou leur intégration (Paillard, 2012). Il peut également entraîner une diminution de l'efficacité du système musculaire (Paillard, 2012). Dans le cas de la course à pieds, les systèmes visuels, vestibulaires, proprioceptif et les informations cutanées plantaires peuvent être affectés (Lepers et al., 1997). Par ailleurs, dans cette discipline, l'atteinte des systèmes vestibulaires et visuels serait à l'origine d'une plus forte altération du contrôle postural en comparaison d'un exercice réalisé sur ergocycle (Lepers et al., 1997).

L'exercice musculaire local consiste à induire un niveau de fatigue plus ou moins important, sur un ou plusieurs muscles chargés du contrôle d'une articulation (Forestier & Monjo, 2016). La répétition de mouvements segmentaires simples sollicitant les muscles du cou, de la colonne lombaire, de la hanche, du genou ou de la cheville altère le contrôle postural (Bizid et al., 2009 ; Gosselin, Rassoulian & Brown, 2004 ; Gribble & Hertel, 2004a ; Madigan, Davidson & Nussbaum, 2006 ; Paillard, Maitre, Chaubet & Borel, 2010a). Cela se traduit par une augmentation de la vitesse de déplacement du centre des pressions (Bizid et al. 2009 ; Forestier & Monjo, 2016 ; Gribble & Hertel, 2004b ; Paillard & Noé, 2015). Les effets de la fatigue musculaire locale dépendent de la localisation des muscles sollicités (Forestier & Monjo, 2016). Le contrôle postural serait davantage affecté par la fatigue de la musculature de la hanche ou du genou (muscles proximaux) que de la cheville (muscles distaux) (Bizid et al., 2009 ; Gribble & Hertel, 2004a, b). La fatigue de la musculature distale induirait le recrutement de muscles proximaux, ce qui ne pourrait pas se produire quand la fatigue concerne la musculature proximale (Paillard, 2012) (cf figure 3).

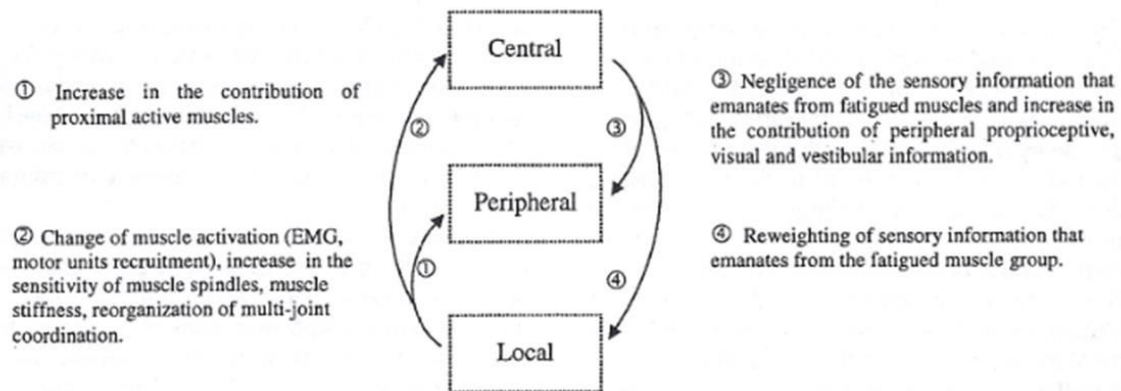


Figure 3 : *Stratégies posturales potentiellement mises en œuvre pour limiter les perturbations posturales dans un contexte de fatigue musculaire localisée, d'après Paillard (2012).*

Les effets de la fatigue musculaire locale dépendent également de la modalité de contraction employée : volontaire ou électro-induite. En effet, Paillard et al. (2010a) ont montré que des contractions électro-induites fatigantes du quadriceps fémoral, dégradait moins le contrôle postural monopodal que des contractions volontaires fatigantes. Pourtant, la perte de force était de 41 % de la CMV après les contractions électro-induites, contre 6 % de la CMV après les contractions volontaires. Contrairement aux contractions électro-induites, les contractions volontaires sont générées par une commande centrale (Paillard, 2012). Des contractions volontaires faibles et prolongées peuvent induire des changements de la fonction synaptique, aboutissant à une diminution de l'efficacité de la sortie cortico-spinale (Taylor, Petersen, Butler & Gandevia, 2002 ; Taylor, Todd & Gandevia, 2006). La commande descendante impliquée dans l'activation des motoneurones serait altérée, ce qui affecterait le contrôle du mouvement (Taylor et al., 2002). Dans leur étude, Paillard et al. (2010a) ont donc suggéré que les contractions volontaires avaient davantage affecté la commande descendante que les contractions électro-induites. Comme nous l'avons vu précédemment, lors de la stimulation neuromusculaire les fibres recrutées se situent à proximité de l'électrode et leur recrutement ne suit pas la loi de Henneman. Les fibres rapides du quadriceps fémoral sont plus nombreuses en superficie qu'en profondeur du muscle (Lexell et al., 1983). Or la posture est spécialement contrôlée par les fibres lentes (Ijkema-Paassen & Gramsbergen, 2005). Dans l'étude de Paillard et al. (2010a), l'intensité des contractions était de 10 % de la CMV. À une intensité aussi faible, les fibres lentes sont les premières sollicitées lors des contractions

volontaires. En revanche, lors de la stimulation neuromusculaire, ce sont les fibres rapides qui ont été principalement recrutées. Cela peut expliquer pourquoi le contrôle postural a été davantage altéré après des contractions volontaires fatigantes qu'après des contractions électro-induites.

Les études de Chaubet, Maitre, Cormery et Paillard (2012) et de Chaubet et Paillard (2012) n'ont pas montré de différence quant aux effets de ces deux modalités de contractions sur le contrôle postural bipodal. Bermejo et al. (2015) ont révélé que la difficulté des tâches posturales amplifie les effets de la fatigue sur la stabilité posturale. Pourtant, Bisson, Chopra, Azzi, Morgan et Bilodeau (2010) ont mis en évidence que la baisse de stabilité posturale, due à la fatigue des muscles fléchisseurs plantaires, n'était pas influencée par la difficulté de la tâche. Il semble alors délicat de suggérer que la tâche posturale bipodale utilisée par Chaubet et al. (2012) et Chaubet et Paillard (2012) ait pu être si simple/facile qu'elle n'a pas permis de différencier les effets des deux modalités de contractions. Dans le cas de la fatigue induite par électrostimulation, il semblerait que le SNC ne puisse pas intégrer et interpréter les signaux sensoriels périphériques (Forestier & Monjo, 2016). Ce phénomène conduirait à la disparition d'adaptations compensatrices et affecterait la coordination interarticulaire (Forestier & Monjo, 2016 ; Hufenus & Forestier, 2006).

Les contractions fatigantes volontaires et électro-induites altèrent donc le contrôle postural. Cependant, leurs effets sont médiés par des mécanismes différents qui méritent d'être élucidés par de futurs travaux.

3. La fatigue mentale

3.1. Principes généraux

Selon Boksem et Tops (2008), la sensation de fatigue correspond au désir d'abandonner une tâche quand l'effort à consentir dépasse un certain seuil. Elle résulterait d'un déséquilibre subconscient entre les coûts induits par la réalisation d'une tâche et les bénéfices procurés (ou les préjudices à éviter). Quand une tâche est accomplie sur une période prolongée, l'énergie investie pour réaliser une performance croît jusqu'à ce qu'elle ne permette plus d'atteindre le résultat escompté. Il en résulte une baisse de motivation liée au manque de gratification. Ce phénomène peut parfois être à l'origine de fatigue et de souffrance au travail (Loriol, 2003 ; Molinier & Flottes, 2012). En effet, le décalage entre ce que le travailleur investit dans son travail (efforts, engagements, sacrifices) et ce qu'il en retire (gratifications financières, matérielles, sociales) peut conduire à la fatigue (Loriol, 2003). A défaut d'abandonner la tâche

à laquelle l'individu se consacre, une autre stratégie comportementale requérant moins d'effort peut être choisie (Boksem, Meijman & Lorist, 2006). Cela peut par exemple se traduire par une prise de risque plus importante (Ackerman, 2011).

Diverses conditions expérimentales permettent d'induire un état de fatigue mentale: la privation de sommeil (Ma et al., 2009), la simulation de vols en aéronautique (Ma et al., 2014), la simulation de conduite automobile (Zhao, Zhao, Liu & Zheng, 2012) ou encore la réalisation de tâches cognitives prolongées (Marcora, Staiano & Manning, 2009 ; Martin et al., 2016). Parmi les tâches cognitives prolongées, la tâche de Stroop et l'AX-Continuous Performance Test (AX-CPT) sont les outils les plus utilisés. Sur le plan expérimental, les tâches cognitives exigeantes ayant pour but d'induire une fatigue mentale sont de durées variées, allant généralement de 10 min à 2 h 40 min (Lorist et al., 2005 ; Marcora et al., 2009 ; Martin et al., 2016 ; Tanaka, Ishii & Watanabe, 2014 ; Wang, Trongnetrpunya, Samuel, Ding & Kluger, 2016). Van Cutsem et al. (2017) recommandent un minimum de 30 min pour induire une fatigue mentale, même si l'état de fatigue mentale n'est pas nécessairement proportionnel à la durée de la tâche cognitive. La fatigue mentale serait étroitement associée au niveau de récompense présent (Boksem & Tops, 2008). Une charge de travail élevée associée à un faible niveau de récompenses (financière, estime, statut) liées au travail favoriserait ainsi la fatigue mentale (Boksem & Tops, 2008 ; Siegrist, 1996 ; Van der Hulst & Geurst, 2001).

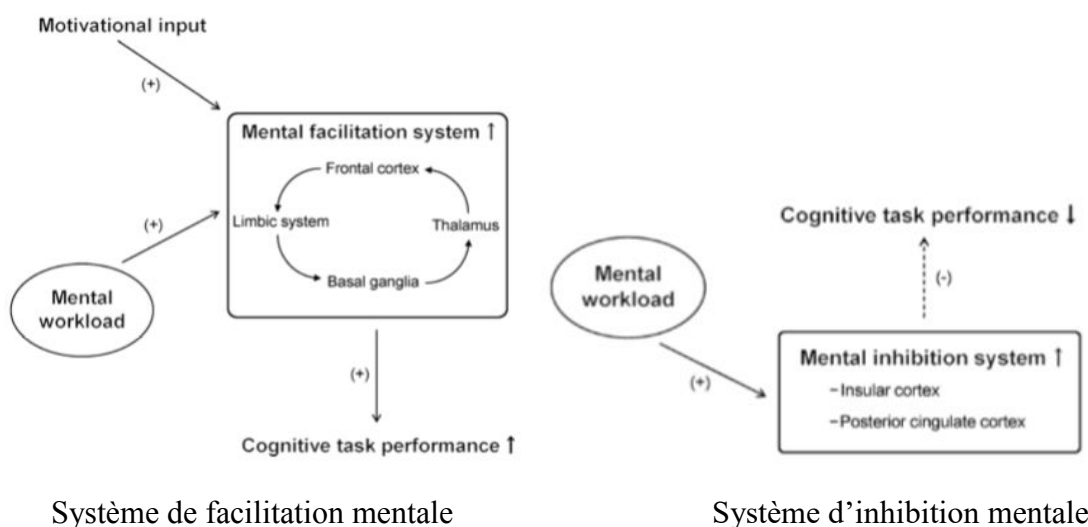
En effet, la fatigue mentale est un phénomène complexe qui impliquerait le « système de récompense », notamment à travers le rôle de la dopamine (Boksem & Tops, 2008). Généralement, l'environnement propose plusieurs options de réponse, pour lesquelles les niveaux de récompense sont différents. Le cortex orbitofrontal, l'amygdale basolatérale (ABL) et l'insula sont des structures impliquées dans le codage de la valeur appétitive et aversive attendue pour chaque option. Les informations concernant les niveaux de récompense sont transmises au cortex cingulaire antérieur (CCA), dont le rôle est d'orienter le comportement dans la direction censée produire la plus haute récompense. En effet, le CCA détecterait les conditions dans lesquelles des erreurs peuvent survenir, assurant ainsi la supervision de la performance (Carter et al., 1998). Une fois que la ligne de conduite est déterminée, les connections corticostriatales reliant le CCA au noyau accumbens (NA) permettent à ce dernier d'établir le comportement approprié (Boksem & Top, 2008). Les actions de l'individu sont alors à nouveau évaluées et lorsque les résultats sont meilleurs ou pires que ce qui était attendu, les informations sont transmises aux cortex préfrontal et cingulaire antérieur. Les connections neuronales sont renforcées dans le cas d'un comportement approprié ou le comportement peut être supprimé et modifié en cas d'échec (Boksem & Tops, 2008). L'objectif est d'estimer les

coûts du comportement à venir, en d'autres termes d'évaluer l'effort à fournir pour la récompense. Le comportement peut ensuite être modulé. Ainsi, selon Boksem et Tops (2008), le comportement est guidé par la comparaison entre l'état obtenu et l'état prévu en termes de récompense et d'effort consentis. Le comportement est renforcé seulement lorsque l'état prévu est évalué à un niveau supérieur à l'état obtenu. Il a été montré que des lésions ou une perturbation de l'interconnexion entre le NA, le CCA et la ABL, réduisaient la propension à effectuer un effort (Salamone, Cousins & Bucher, 1994 ; Salamone, Aberman, Sokolowsky & Cousins, 1999 ; Walton, Bannerman & Rushworth, 2002 ; Walton, Bannerman, Alterescu & Rushworth, 2003 ; Floresco & Ghods-Sharifi, 2006). Une récompense plus modeste serait satisfaisante car elle nécessiterait un effort minimal.

Au cours de l'exécution d'une tâche prolongée, les changements de concentration en dopamine dans le NA pourraient atténuer la libération d'acétylcholine dans le cortex préfrontal et ce qui réduirait la capacité attentionnelle et le contrôle cognitif (Boksem & Tops, 2008). Pour Boksem et Tops (2008), la fatigue mentale ne représente pas seulement une altération de la performance et du comportement orienté vers un but, mais constitue également un signal d'adaptation qui signifie que la stratégie comportementale développée n'est pas la plus appropriée. Ce signal induit soit des stratégies alternatives exigeant moins d'effort soit un abandon de la tâche (Boksem & Tops, 2008). L'augmentation de la distractibilité pourrait d'ailleurs refléter l'exploration d'un nouveau comportement à adopter (Boksem & Tops, 2008). Lors de l'exécution d'une tâche cognitive exigeante, l'activation du CCA (région cérébrale associée à la perception de l'effort) pourrait conduire à une augmentation d'adénosine dans cette région, associée à une baisse de dopamine (Smith et al., 2018). Il a d'ailleurs été montré que la consommation de caféine pouvait renverser l'impact négatif de la fatigue mentale sur la performance physique (Azevedo, Silva-Cavalcante, Gualano, Lima-Silva & Bertuzzi, 2016) en bloquant les récepteurs d'adénosine au niveau cérébral (Davis et al., 2003). Grâce à des enregistrements d'électroencéphalographie (EEG), des altérations de l'activité cérébrale ont pu être mises en évidence. L'activité du cortex frontal s'est avérée être un marqueur fiable des changements d'activité cognitive à mesure que la fatigue mentale augmente (Brownsberger, Edwards, Crowther & Cottrell, 2013 ; Wascher et al., 2014). Des travaux utilisant la magnétoencéphalographie (MEG) ont montré que l'activité du cortex visuel se dégradait en présence de fatigue mentale (Ishii et al., 2013 ; Tanaka, Ishii & Watanabe, 2015). Une baisse du flux sanguin dans diverses régions corticales de l'hémisphère droit (cortex ventrolatéral, dorsolatéral et orbitofrontal ; cortex pariétal et cortex temporal) et subcorticales (thalamus, substantia innominata et putamen) a été révélée au cours d'une tâche de vigilance de 60 min,

par la tomographie par émission de positon (TEP) (Paus et al., 1997). D'après ces auteurs, les changements de flux sanguin des circuits neuronaux liés au thalamus étaient corrélés à une baisse de vigilance. De plus, la baisse du flux sanguin dans les régions corticales de l'hémisphère droit, suggère que les individus sont passés d'un traitement attentionnel contrôlé à un traitement attentionnel automatique des stimuli (Paus et al., 1997).

La fatigue mentale causée par l'exécution de tâches cognitives ne serait pas seulement liée à une activité réduite dans les régions cérébrales associées aux tâches (Ishii, Tanaka & Watanabe, 2014). Deux systèmes, l'un facilitateur et l'autre inhibiteur, modèleraient l'activité de ces régions cérébrales pour réguler la performance cognitive (cf figure 4). D'après Ishii et al. (2014), le système de double régulation fonctionne de la manière suivante : la charge mentale active un système de facilitation mentale pour maintenir le niveau de performance à la tâche cognitive en présence de fatigue mentale (l'activité de ce système étant favorisée par la motivation) ; la charge mentale active également un système d'inhibition mentale qui dégrade la performance, pour éviter les perturbations homéostatiques, pour demander du repos ou se remettre de la fatigue mentale (Ishii et al., 2014). L'équilibre entre ces deux systèmes détermine si la performance à la tâche cognitive est dégradée, maintenue, ou améliorée. Une charge mentale prolongée ou répétée entraîne un dysfonctionnement du système facilitateur, en raison d'une altération du métabolisme énergétique ou des dommages oxydatifs, ou bien une suractivation du système d'inhibition par sensibilisation centrale ou conditionnement classique (Ishii et al., 2014).



Figures 4 : Systèmes de facilitation et d'inhibition mentale, d'après Ishii et al. (2014).

Une prédominance du système inhibiteur serait à l'origine d'une réduction de la capacité à réagir aux stimuli, d'une apparition de signes physiologiques de fatigue et d'une baisse de motivation (Grandjean, 1979). Par l'activation du système inhibiteur, les tâches faiblement exigeantes mentalement pourraient également conduire à de la fatigue mentale. D'après Ishii et al. (2014), ce type de tâche altérerait davantage la performance cognitive que les tâches très exigeantes.

Parmi les travaux qui se sont intéressés à la fatigue mentale, certains se sont plutôt focalisés sur les aspects cognitifs, tandis que d'autres ont davantage traité des aspects subjectifs (Ackerman, 2011). Ces deux approches semblent associées au regard de l'impact de la fatigue mentale sur les performances physiques.

3.2. Fatigue cognitive

La fatigue mentale est associée à une dégradation de la performance cognitive et comportementale (Boksem et al., 2005 ; Lorist et al., 2005 ; Van der Linden & Eling, 2006). Ceci peut s'apparenter à de la fatigue cognitive. La fatigue cognitive peut être objectivée et quantifiée à l'aide de tests. Elle impacte négativement la précision des réponses (diminution du nombre de réponses correctes et/ou augmentation du nombre de réponses fausses et d'omissions) et le temps de réaction/réponse ou le temps de réponse correcte (allongement de ce temps) (Head et al., 2017 ; Marcora et al., 2009 ; Wang et al., 2016). De nombreuses études ont utilisé la tâche de Stroop ou l'AX-Continuous Performance Test (AX-CPT) pour induire de la fatigue mentale mais également pour évaluer certaines fonctions cognitives. Ces deux tests requièrent une attention soutenue, une mémoire de travail et une inhibition de réponse, des fonctions qui interviennent à la fois dans un contexte professionnel et sportif (Pageaux & Lepers, 2018). La fatigue mentale altère de nombreuses fonctions cognitives telles que l'attention soutenue (Lim et al., 2010), l'attention dirigée (Boksem et al., 2005 ; Van der Linden & Eling, 2006) et la planification (Lorist et al., 2000 ; Van der Linden, Frese & Meijman, 2003). La fatigue mentale perturbe également les ajustements de réponse à l'issue d'une erreur (Lorist et al., 2005) ainsi que les capacités d'adaptation de stratégies (Van der Linden et al., 2003). Enfin, elle favorise la distractibilité : en présence de fatigue mentale, il est plus compliqué de maintenir l'attention et d'ignorer les informations non pertinentes (Boksem et al., 2005 ; Van der Linden & Eling, 2006). Au-delà des fonctions cognitives, la fatigue mentale peut également fortement impacter le ressenti de l'individu.

3.3. Fatigue subjective

La fatigue mentale est un état psychobiologique caractérisé par une sensation d'épuisement ou de manque d'énergie (Marcora et al., 2009 ; Rozand & Lepers, 2017). Cette fatigue subjective se traduit généralement par un désengagement à l'égard de la tâche à accomplir ou l'augmentation du désir de terminer un travail (Bills, 1937 ; Hockey, 1997 ; Boksem & Tops, 2008). Elle peut apparaître pendant ou à la suite d'une période prolongée d'activité cognitive mais également après une période d'activité physique (Boksem & Tops, 2008 ; Ream & Richardson, 1996).

Les outils suivants sont fréquemment utilisés pour caractériser la fatigue subjective induite par des activités cognitives : le Profile of Mood States (POMS) et le Brunel Mood Scale (BRUMS) - qui évaluent les états d'humeur (dont la fatigue) (Marcora et al., 2009 ; Terry, Lane & Fogarty, 2003 ; McNair, Lorr & Droppleman, 1971 ; Terry, Lane, Lane & Keohane, 1999), la Visual Analogue Scale (VAS) - qui permet d'apprécier directement la fatigue mentale (Penna et al., 2018). Dans le cadre de l'étude de la fatigue subjective induite par des activités physiques, la Rating of Perceived Exertion (RPE) est l'outil majoritairement employé. Il permet d'évaluer le ressenti des individus sur la difficulté, l'intensité et la pénibilité de l'exercice physique (Borg, 1990 ; Marcora et al., 2009 ; Pageaux, Marcora, Rozand & Lepers, 2015).

Une charge de travail élevée peut induire une fatigue subjective (Loriol, 2003 ; Sperandio, 1972) qui peut être évaluée en demandant à un individu d'évaluer son propre niveau de charge de travail (Mitchell, 2000). Quand cet individu augmente son effort pour accomplir une tâche (à mesure que la charge augmente), il peut éprouver un sentiment de fatigue (Mitchell, 2000). Dans leur analyse du concept de fatigue, Ream & Richardson (1996) mettent en avant la pertinence de la notion d'effort, à travers quelques définitions. Pour ces auteurs, la fatigue résulterait de l'effort. Avec l'accroissement de la charge de travail, l'individu peut adopter des stratégies pour maintenir un niveau de performance, jusqu'à un certain seuil, au-delà duquel la performance se dégrade (Mitchell, 2000). La mesure subjective de la charge de travail a donc toute sa place dans les expérimentations sur la fatigue mentale. Hart & Staveland (1988) définissent la charge de travail subjective comme un construit hypothétique, qui représente le coût encouru par les individus pour parvenir à un certain niveau de performance, ne tenant ainsi pas uniquement compte des exigences objectives de la tâche. En effet, la charge subjective de travail dépend à la fois des caractéristiques de la tâche à accomplir et de l'interaction entre l'individu et la tâche (Hart & Staveland, 1988). L'échelle d'évaluation multi-dimensionnelle que ces auteurs ont développé, le National Aeronautics and Space Administration Task Load

Index (NASA-TLX), permet d'évaluer la charge de travail et inclut une dimension relative à l'effort. Cet outil permet également d'apprécier la charge mentale par le biais de l'une des six dimensions qu'il comprend.

La charge mentale de travail correspond aux ressources cognitives qu'il est nécessaire de mobiliser pour atteindre un objectif visé (Martin et al., 2013). La notion de ressources peut faire appel à l'attention de l'individu, à une composante énergétique et représenter l'énergie déployée au cours de la réalisation d'une tâche (Martin et al., 2013). En ce sens, la mobilisation des ressources cognitives génère un « coût cognitif » et traduit la présence d'un effort mental (Martin et al., 2013). De cet effort dépendra la façon dont l'individu perçoit le niveau d'exigence de la tâche. Plus la mobilisation des ressources est importante, plus l'effort mental est grand (Martin et al., 2013). Il semble exister des différences intra-individuelles dans la gestion des ressources cognitives. La fatigue ressentie par l'individu et sa motivation impacteraient le niveau d'aptitude cognitive dans lequel il se trouve (Martin et al., 2013). Il existerait également une grande variabilité interindividuelle. En effet, pour un niveau d'exigences de tâche équivalent, les niveaux de charge mentale ressentis par les individus peuvent fortement varier (Martin et al., 2013). Martin et al. (2013) parlent de niveau de surcharge lorsque les exigences de la tâche sont trop élevées par rapport aux ressources que l'individu est capable de mobiliser. Au contraire, le niveau de sous-charge indique que le niveau d'exigence de la tâche est si faible que le travail cognitif est insuffisant et entraîne un « endormissement » de l'individu. Entre ces deux opposés se situe le niveau optimal qui correspond à une charge mentale satisfaisante pour laquelle l'individu peut exécuter ses actions de façon adaptée. Selon Hart et Staveland (1988), l'expérience subjective d'un individu va au-delà de son évaluation, car elle affecte son comportement ultérieur et donc sa performance et ses réponses physiologiques. Bien que la charge de travail d'une tâche puisse être faible, si l'individu la considère comme excessive, il peut se comporter comme s'il était en surcharge. Sa performance peut alors se dégrader et l'individu peut ressentir une détresse psychologique (Hart & Staveland, 1988). Par ailleurs, Langner et Eickhoff (2013) considèrent que même des tâches simples et répétitives peuvent être perçues comme exigeant une charge de travail élevée. D'après ces auteurs, ces types de tâches nécessitent un certain effort pour compenser la baisse du niveau d'éveil qu'elles induisent.

En vue d'une étude expérimentale, le NASA-TLX est un outil plus sensible aux manipulations de charge de travail qu'une échelle globale et fournit davantage d'informations sur la tâche que la Subjective Workload Assessment Technique (SWAT) développée par Reid & Nygren (Hart & Staveland, 1988 ; Reid & Nygren, 1988). La SWAT est un outil de mesure de la charge

mentale uniquement dont l'administration prend davantage de temps que celle du NASA-TLX (Rubio, Díaz, Martín & Puente, 2004). Le Workload Profile (WP) présenté par Tsang & Velazquez (1996), évalue la charge subjective de travail à travers la proportion des ressources attentionnelles allouées dans diverses dimensions. Cependant, quelques problèmes de compréhension seraient associés à cet outil (Rubio et al., 2004). L'Overall Workload (OW) et la Modified Cooper Harper Scale (MCH) sont des échelles unidimensionnelles qui évaluent la charge globale de travail. Avec le NASA-TLX, l'OW serait l'outil le plus sensible (Hill et al., 1992). Cependant, selon Rubio et al. (2004), les techniques multidimensionnelles (comme le NASA-TLX et le SWAT) fournissent de précieux renseignements sur les différentes sources de charge de travail. Cela fait donc du NASA-TLX l'un des meilleurs outils d'évaluation de la charge subjective de travail. Il a d'ailleurs été utilisé à plusieurs reprises dans des travaux concernant l'effort mental et la fatigue mentale (Head et al., 2017 ; Le Mansec, Pageaux, Nordez, Dorel & Jubeau, 2018 ; Martin et al., 2016 ; Pageaux et al., 2015 ; Rozand, Pageaux, Marcora, Papaxanthis & Lepers, 2014).

Au regard des caractéristiques de la fatigue mentale, son impact sur les performances physiques semble envisageable.

3.4. Effets de la fatigue mentale sur les performances physiques et le contrôle postural

Depuis quelques années, on remarque un intérêt croissant pour l'étude de l'influence de la fatigue mentale sur les performances physiques. À ce jour, les recherches réalisées sur ce sujet ont porté sur les performances d'endurance, de production de force, de puissance ou de vitesse maximales, d'habileté motrice ainsi que sur la prise de décision (Rozand & Lepers, 2017 ; Pageaux & Lepers, 2018).

Les recherches concernant les performances en endurance ont porté sur des exercices à charge constante jusqu'à épuisement, à charge progressive ainsi que sur des exercices auto-rythmés. Dans le premier type d'étude, plusieurs travaux ont montré une durée d'exercice plus courte d'environ 15 % en cyclisme (Marcora et al., 2009) et 13 % de contractions isométriques sous-maximales d'extension du genou (Pageaux, Marcora & Lepers, 2013), en condition de fatigue mentale comparé à une condition contrôle (Marcora et al., 2009 ; Pageaux et al., 2013). D'après ces auteurs, la dégradation de la performance ne résultait ni d'une altération physiologique (cardiorespiratoire ou musculo-énergétique) pendant l'exercice, ni d'une baisse du niveau d'activation volontaire, mais pouvait s'expliquer par l'augmentation de la perception de l'effort

en condition de fatigue mentale. Concernant les exercices à charge progressive, des réductions d'environ 10 % (Veness, Patterson, Jeffries & Waldron, 2017) et 15 % (Smith et al., 2016a) de la distance parcourue au test Yo-Yo ont été révélées suite à une tâche de fatigue mentale. Là encore, la perception de l'effort était plus élevée en condition de fatigue mentale qu'en condition contrôle. Pour terminer par les exercices auto-rythmés, Brownsberger et al. (2013) ont montré par le biais d'un exercice de cyclisme, que pour des perceptions d'effort fixées (assez légères et difficiles), les individus réduisaient la puissance de pédalage. Des résultats similaires ont été retrouvés pour la course à pieds, avec une réduction de la vitesse de course à basse intensité (Smith, Marcora & Coutts, 2015). De nombreuses études se sont également intéressées aux performances en contre-la-montre en course à pieds (MacMahon, Schücker, Hagemann & Strauss, 2014), en natation (Penna et al., 2018) et en cyclisme (Martin et al., 2016 ; Pires et al., 2018), confirmant l'altération des performances en présence de fatigue mentale, avec des vitesses de course ou de nage ou bien une puissance de pédalage plus faible. En revanche, Silva-Calvacante et al. (2018) n'ont observé aucun effet de la fatigue mentale sur ce type de performance chez des cyclistes amateurs. Marcora (2008) a proposé un modèle psychobiologique, mêlant les champs de la physiologie et de la psychologie. Selon cet auteur, la perception de l'effort d'un athlète est une variable clé dans sa performance d'endurance. Le moindre changement au niveau physiologique impacterait directement le niveau psychologique, dégradant à terme la performance de l'athlète par le biais d'un changement de comportement.

Les études qui se sont intéressées aux efforts maximaux ont porté sur des exercices locaux (impliquant seulement une partie de la musculature) ou globaux (impliquant le corps dans son ensemble). Concernant les exercices locaux, les résultats montrent que la fatigue mentale n'altère ni le niveau d'activation volontaire, ni la production de CMV (Le Mansec et al., 2018 ; Pageaux et al., 2013 ; Rozand et al., 2014). Une seule étude, celle de Budini, Lowery, Durbada et De Vito (2014), a observé une réduction de CMV. Concernant les exercices globaux, la fatigue mentale ne dégrade ni la production de puissance maximale en cyclisme (Duncan, Fowler, George, Joyce & Hankey, 2015 ; Martin, Thompson, Keegan, Ball & Rattray, 2015), ni la vitesse maximale de course en course à pieds (Smith et al., 2015).

Dans la revue de Pageaux & Lepers (2018), les performances motrices font référence à la capacité d'un athlète à exécuter des mouvements orientés vers un but, comme les tâches de pointage ou les habiletés techniques spécifiques à chaque sport. L'étude de Rozand, Lebon, Papaxanthis et Lepers (2015) a révélé que la fatigue mentale augmentait la durée des mouvements de pointage réels et imaginés. Ces auteurs font le rapprochement avec le cortex

cingulaire antérieur (qui est impliqué dans la préparation et le contrôle du mouvement) dont l'activité est altérée en présence de fatigue mentale. Ils suggèrent que les mouvements sont peut-être ralentis afin de préserver le succès de la tâche (compromis vitesse-précision) par le biais de changements anticipés et mis en place au cours de la phase de préparation du mouvement. Duncan et al. (2015) ont également observé une augmentation de la durée d'exécution d'un test de dextérité manuelle en présence de fatigue mentale. En ce qui concerne les habiletés techniques, la fatigue mentale réduit la précision des passes (Smith, Fransen, Deprez, Lenoir & Coutts, 2017) ainsi que la précision et la vitesse de tirs des joueurs de football (Smith et al., 2016a). Elle diminue également la précision et la vitesse des coups droits au tennis de table (Le Mansec et al., 2018) et dégrade les habiletés techniques en cricket (Veness et al., 2017).

Dans la performance sportive, la prise de décision est un processus cognitif fortement impliqué dans de nombreuses actions de terrain, comme analyser une trajectoire de balle pour l'attraper ou choisir la meilleure option en sport d'équipe pour marquer un but (Pageaux & Lepers, 2018). Dans le football, la présence de fatigue mentale altère la capacité à prendre des décisions (Smith et al., 2016b) ainsi que le positionnement des joueurs sur le terrain (Coutinho et al., 2018). Smith et al. (2018) ont proposé un modèle décrivant les mécanismes potentiels à l'origine de l'impact de la fatigue mentale sur les performances en football, en précisant que d'autres mécanismes sont probablement impliqués (cf figure 5). D'après leur modèle, une distinction claire est faite entre l'altération des fonctions cognitives et l'augmentation de la perception de l'effort dues à la fatigue mentale. Tandis que la dégradation des fonctions cognitives se répercute sur les performances techniques, tactiques et la prise de décision, l'élévation de la perception de l'effort abaisse la performance d'endurance. Les performances durant les matchs de football sont ainsi dégradées (Smith et al., 2018). Lors d'une séance d'entraînement de renforcement musculaire à poids de corps, la fatigue mentale réduit le temps consacré aux exercices et représente un signe de désengagement précoce (Head et al., 2016). Cette même équipe de chercheurs a également montré qu'en présence de fatigue mentale, des tireurs d'élite ont un jugement erroné de leur performance au tir malgré une précision conservée (Head et al., 2017).

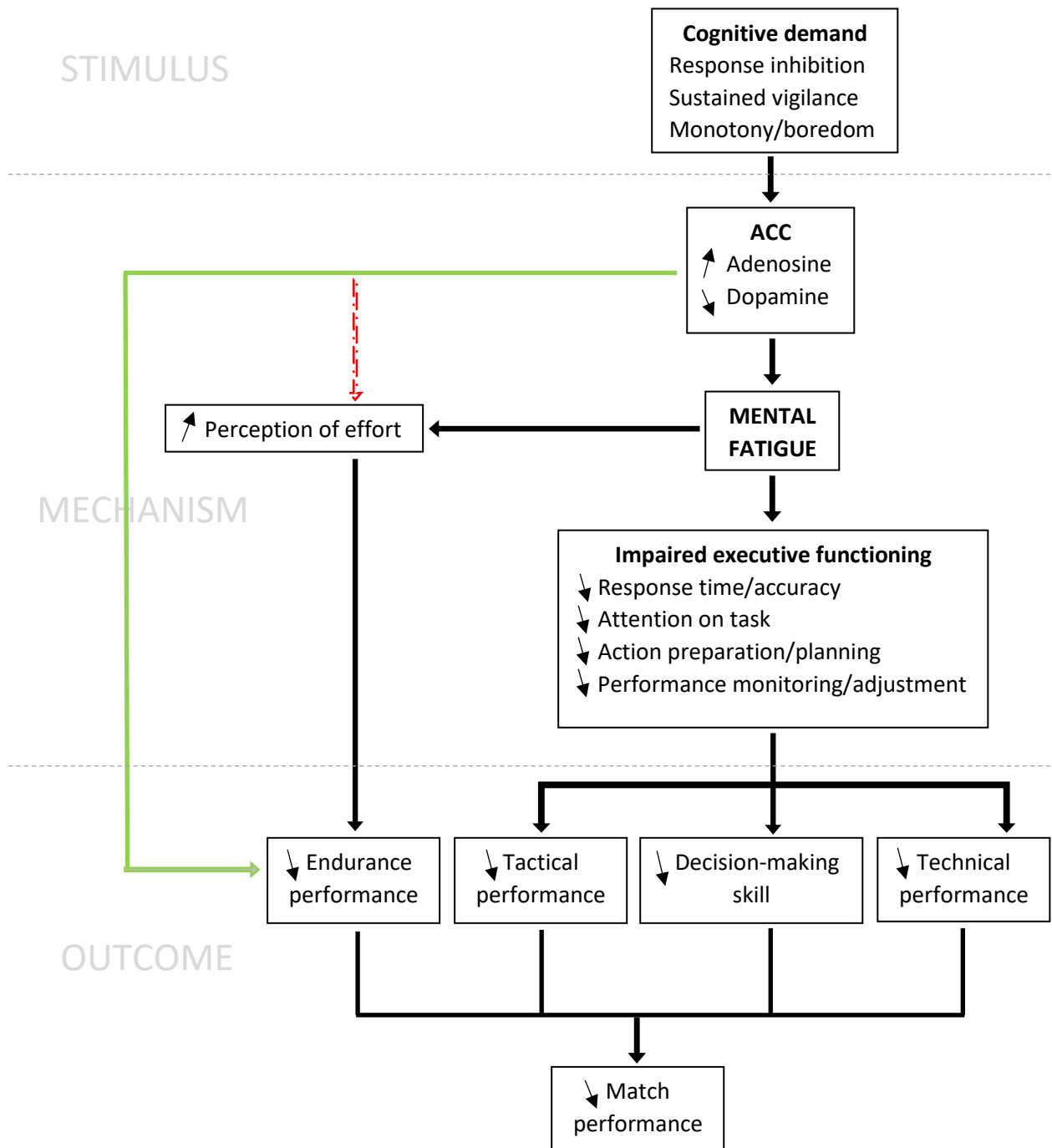


Figure 5 : modèle conceptuel décrivant un processus de mécanismes potentiels, concernant l'impact de la fatigue mentale sur les performances en football, d'après Smith et al. (2018).
 Note : la ligne verte indique les résultats de la recherche sur les animaux et la ligne rouge discontinue un mécanisme proposé qui manque de preuves empiriques. ACC : anterior cingulate cortex.

Il apparaît donc que la fatigue mentale dégrade les performances en endurance, certaines habiletés motrices spécifiques et la prise de décision. Ce phénomène serait médié par une augmentation de la perception de l'effort et/ou une altération des fonctions cognitives. En revanche, la production de force maximale ne semble pas être impactée. D'après ces conclusions, il semblerait que la fatigue mentale altère la performance sportive au cours d'efforts d'intensité sous-maximale. En revanche, cette performance ne serait pas dégradée dans le cadre d'intensité maximale ou supra-maximale (Pageaux & Lepers, 2018). Selon Rozand et Lepers (2017), l'effet de la fatigue mentale sur la capacité à contrôler le mouvement a été très peu étudiée, hormis lors de mouvements simples de pointage. C'est pourquoi d'après ces auteurs, il serait intéressant d'explorer d'autres conditions motrices telles que le contrôle de l'équilibre qui requière un certain niveau d'attention (Lajoie, Teasdale, Bard & Fleury, 1993 ; Remaud, Boyas, Caron & Bilodeau, 2012). En effet, la fatigue mentale semble altérer certaines capacités attentionnelles (Boksem et al., 2005 ; Lim et al., 2010 ; Van der Linden & Eling, 2006).

À notre connaissance, une seule étude a exploré les effets d'une tâche cognitive préalable, exigeant une attention soutenue sur le contrôle postural (Deschamps, Magnard & Cornu, 2013). Même si ces auteurs ont observé un effet global et altérant des activités physiques et cognitives exigeantes sur le contrôle postural, leurs résultats ne montrent pas d'effet spécifique de la tâche cognitive. Au regard de leur protocole, il est probable que la durée de la tâche et son caractère intermittent aient été insuffisant pour induire un quelconque effet (2 périodes de test de vigilance psychomotrice de 15 min, séparées par 1 à 3 min de repos). De plus, un intervalle de 5 min séparait la tâche cognitive des enregistrements posturaux, correspondant potentiellement à une nouvelle période de récupération. Rappelons que Van Cutsem et al. (2017) préconisent une tâche continue d'une durée minimale de 30 min pour entraîner une fatigue mentale. La présence d'un temps de repos réduit les effets de la fatigue (Balkin & Wesensten, 2011). L'objectif de l'étude de Deschamps et al. (2013) était donc d'étudier en partie (seulement) l'impact d'une tâche cognitive (exigeante en attention) sur le contrôle postural. En outre, la nature de la tâche proposée ne permettait pas d'optimiser les effets de la fatigue mentale.

Ainsi, la question de l'impact de la fatigue mentale induite par une tâche cognitive soutenue sur le contrôle postural reste ouverte.

4. Problématiques

Ce travail doctoral s'intéresse de manière générale à l'incidence de la fatigue sur le contrôle de la posture. De façon plus spécifique, différentes modalités de fatigue ont été considérées. Dans un premier temps, il s'agissait de compléter les connaissances actuelles à l'égard des effets des contractions musculaires volontaires et électro-induites fatigantes sur le contrôle postural (étude 1). Dans un second temps, l'effet de la fatigue mentale sur le contrôle postural a été étudié (études 2 et 3).

Il est désormais établi que la fatigue musculaire des membres inférieurs affecte le contrôle postural (Bizid et al. 2009 ; Chaubet et al., 2012 ; Chaubet & Paillard, 2012 ; Paillard, 2012 ; Paillard & Borel, 2013 ; Paillard et al., 2010a). Outre la baisse de CMV, la fatigue musculaire entraîne une augmentation de la variabilité du rendement moteur ainsi que des modifications de la coordination motrice (Huffenus and Forestier 2006 ; Singh and Latash 2011). Pour compenser ou limiter les perturbations du contrôle postural dues à la fatigue, des mécanismes compensatoires peuvent être mis en œuvre. Une réorganisation de la coordination multi-articulaire se met en place et se caractérise par une contribution plus importante des muscles non fatigués pour compenser le déficit neuromusculaire des muscles fatigués (Bonnard, Sirin, Oddsson & Thorstensson, 1994 ; Gribble and Hertel 2004a ; Ritzmann, Freyler, Werkhausen & Gollhofer, 2016). D'après Monjo & Forestier (2015), ces mécanismes compensatoires se produiraient uniquement lorsque la fatigue est induite par des contractions volontaires. Quand la fatigue est générée par des contractions électro-induites, le SNC n'intégrerait pas ou n'interpréterait pas les signaux de fatigue, entravant la possibilité d'une quelconque réorganisation motrice (Monjo & Forestier, 2015). Pourtant, le contrôle postural est davantage affecté par des contractions volontaires fatigantes du quadriceps fémoral que par des contractions électro-induites (Paillard et al., 2010a). Parmi les mécanismes potentiels pouvant expliquer ces résultats contradictoires, les contractions volontaires fatigantes entraîneraient une fatigue centrale plus précoce que les contractions électro-induites (Chaubet, Cormery, Maitre & Paillard, 2013). De plus, avec des exercices fatigants de même durée et de même intensité, ces deux modalités de contraction n'engendrent pas la même perte de force (Chaubet et al. 2012 ; Chaubet & Paillard, 2012 ; Paillard et al., 2010a). Par ailleurs, les effets de la fatigue musculaire sur le contrôle postural dépendent de la localisation des muscles fatigués (Bizid et al., 2009 ; Gribble & Hertel, 2004a,b). La perte inégale de force musculaire entre les deux modalités de contraction et les différentes localisations de fatigue musculaire dans les études

de Paillard et al. (2010a) et Monjo & Forestier (2015), peuvent constituer des facteurs confondants. La compréhension des mécanismes de régulation posturale, spécifiquement induits par des contractions volontaires et électro-induites fatigantes, reste à approfondir.

L'objectif de la première étude était de comparer les effets de contractions fatigantes volontaires et électro-induites sur le contrôle postural, en normalisant la localisation (les extenseurs du genou) et l'amplitude de la fatigue musculaire (par un niveau équivalent de perte de force). La commande centrale étant à l'origine des contractions volontaires mais pas des contractions électro-induites, l'hypothèse reposait sur le fait que la fatigue centrale serait plus importante à la suite de contractions volontaires plutôt qu'à la suite de contractions électro-induites. Ceci serait lié à une plus grande perturbation du système postural, lequel déclencherait une réorganisation motrice après des contractions volontaires fatigantes mais pas après des contractions électro-induites fatigantes.

Par ailleurs, à notre connaissance, aucune étude ne s'est clairement intéressée à l'impact de la fatigue mentale sur le contrôle postural. Pourtant, la fatigue mentale affecte les capacités attentionnelles (Boksem et al., 2005 ; Lim et al., 2010 ; Van der Linden & Eling, 2006) et le contrôle postural exige un certain niveau d'attention pour maintenir une posture érigée sans tomber, particulièrement quand la difficulté de la tâche posturale augmente (Lajoie et al., 1993 ; Palluel, Nougier & Olivier, 2010 ; Remaud et al., 2012). Seule l'étude de Deschamps et al. (2013) a évalué les effets d'une tâche cognitive exigeante en attention sur le contrôle postural. Cependant, la tâche que ces auteurs ont utilisée ne correspond pas aux critères proposés par Van Cutsem et al. (2017) pour induire un état de fatigue mentale. De plus, Deschamps et al. (2013) n'ont évalué ni la fatigue subjective, ni la charge de travail ressentie par les participants de leur étude. Ces auteurs n'ont pas précisément exprimé l'intention d'induire un état de fatigue mentale chez ces participants. Les effets de la fatigue mentale sur le contrôle postural restent donc totalement à explorer.

L'objectif de la deuxième étude était d'évaluer les effets de la fatigue mentale induite par une tâche cognitive exigeante, continue et prolongée, sur le contrôle postural. Etant donné que le niveau d'exigence cognitive, notamment attentionnelle, des tâches posturales augmente avec leur niveau de difficulté, différentes tâches ont été évaluées : debout sur une surface stable avec les yeux ouverts et fermés, ainsi que debout sur un support instable avec les yeux ouverts. Une altération significative du contrôle postural était attendue en présence de fatigue mentale, particulièrement pour les tâches les plus difficiles.

D'importantes différences interindividuelles ont été rapportées et quantifiées par des mesures de performances cognitive et comportementale dans des situations générant de la fatigue mentale (Tkachenko & Dinges, 2018 ; Van Dongen, Baynard, Maislin & Dinges 2004). Il existe en effet une grande variabilité interindividuelle à l'égard de la perception de l'exigence d'une tâche et de la mobilisation des ressources cognitives (Martin et al., 2013). Une tâche cognitive exigeante et prolongée est ainsi susceptible de générer une fatigue mentale plus ou moins prononcée selon les individus. Évaluer et quantifier ces différences interindividuelles est essentiel pour appréhender de façon pertinente les effets de la fatigue mentale (Salomone, Fabre & Barbaroux, 2018).

L'**objectif de la troisième étude** consistait à déterminer si les individus présentaient des sensibilités différentes à la tâche de fatigue mentale et à spécifier l'influence de ces différences sur le contrôle postural.

Partie II - Études expérimentales

**Voluntary and electrically-induced muscle fatigue differently affect
postural control mechanisms in unipedal stance**

Hachard Betty, Noé Frédéric, Catherine Antony, Zeronian Sacha, Paillard Thierry

Article publié dans *Experimental Brain Research*

DOI 10.1007/s00221-018-5418-9

Article 1 - Voluntary and electrically-induced muscle fatigue differently affect postural control mechanisms in unipedal stance

1. Abstract

The repetition of muscle contractions is likely to generate fatigue which can provoke alterations of postural control. Regulatory mechanisms can be triggered to counteract these alterations. However, these mechanisms would occur only when fatigue is induced through voluntary (VOL) contractions and not with electrically stimulated (ES) contractions. Hence the aim was to compare the effects of VOL and ES fatiguing contractions inducing a similar level of strength loss on unipedal postural control (assessed by means of force platform and EMG measurements), maximal voluntary contraction (MVC) and central activation ratio (CAR) to characterize the alterations induced by both modalities of fatigue and the associated regulatory mechanisms. Results showed that the VOL exercise induced a significant decrease of the CAR whereas the ES exercise did not, thus illustrating that central fatigue was present only after voluntary contractions. The VOL exercise also induced greater postural disturbances and larger regulatory mechanisms than the ES exercise, which also induced postural regulatory mechanisms. The present study reveals that postural control mechanisms are modulated according to the nature of the fatiguing contractions, likely due integration of specific fatigue signals according to the modality of the contraction. Because of a larger neurophysiological impact of VOL than ES fatiguing contractions due to greater central disturbances, VOL exercise-induced larger regulatory mechanisms. Nevertheless, the presence of regulatory mechanisms with ES contractions clearly underlines the ability of the central nervous system to display an accurate motor control following acute externally induced neuromuscular perturbations.

Keywords: Muscle fatigue · Electrically stimulated contractions · Voluntary contractions · Posture · Balance · Motor control

2. Introduction

Muscle fatigue can be defined as a disturbance of motor output related to peripheral factors that impair muscle contractile properties and central factors arising within the central nervous system (CNS), with an alteration of the number of motor units recruited for the action as well as the rates at which they discharge action potentials (Bigland-Ritchie & Woods, 1984; Contessa et al., 2016). Hence, disturbances can be characterized by a central fatigue i.e. alterations of activation of primary motor cortex, propagation of the descending command, excitability of spinal motoneurons and/or by a peripheral fatigue i.e. alterations of transmission across the neuromuscular junction, excitation-contraction coupling, availability of energetic substrates, hydrogen ion concentration, or formation of cross-bridges (Bigland-Ritchie & Woods, 1984). Muscle fatigue can be identified on the basis of a decrease in muscle force, muscle-velocity capacities, a variation in electromyographic (EMG) activity and a degradation of voluntary activation level (Gandevia, 2001; García-Ramos et al., 2018). From a functional viewpoint, muscle fatigue leads to a drop in maximal voluntary contraction (MVC) force but also to an increase in motor variability and changes in motor coordination and movement parameters (Huffenus & Forestier, 2006; Singh & Latash, 2011). This explains why fatigue alters motor performance not only in maximal tasks but also in sub-maximal tasks as well as in finer motor tasks such as postural control (Paillard et al., 2010c; Paillard, 2012).

Adaptive neuromuscular strategies can be implemented to counteract or limit the disturbance of postural control due to central and/or peripheral fatigue (Paillard, 2012; Monjo & Forestier, 2015). A reorganization of multijoint coordination usually occurs, characterized by a redistribution of the contribution of active muscles, with an increased demand on the non-fatigued muscles which compensates for the neuromuscular deficit of the fatigued muscles (Bonnard et al., 1994; Gribble & Hertel, 2004a; Ritzmann et al., 2016). However, these regulatory mechanisms would occur only when fatigue is induced through voluntary (VOL) contractions (Monjo & Forestier, 2015). When fatigue is generated through neuromuscular electrical stimulation (ES), the CNS would gate or not interpret the fatigue signals, which consequently prevents any possibility of accurate feedforward postural control, thus resulting in the absence of any motor reorganization (Monjo & Forestier, 2015). Nevertheless, when comparing the effects of VOL and ES fatiguing muscular contractions of the quadriceps femoris on postural control, Paillard et al. (2010a) observed that postural control was disturbed more after VOL than after ES muscular contractions. Even though the experimental models were different between the studies of Paillard et al. (2010a) and Monjo and Forestier (2015) (quiet

stance paradigm with postural sway measurements versus self-paced arm-raising movements with anticipatory postural adjustments evaluation), taken together, these results suggest that postural control would be more affected after VOL than after ES fatiguing muscular contractions (Paillard et al., 2010a) in spite of more efficient fatigue-related adaptive mechanisms when using VOL than when using ES contractions (Monjo & Forestier, 2015). At first glance, these results are not consistent in terms of postural adaptations, and thus deserve to be clarified.

One possible mechanistic explanation could be that fatigue induced by VOL and ES contractions differently affects central drive (Chaubet et al., 2013). More specifically, ES contractions are likely to induce delayed central fatigue compared to VOL contractions, which produce earlier central fatigue (Chaubet et al., 2013). Moreover, it is known that ES and VOL muscular contractions do not produce similar strength loss even though fatiguing exercises are performed with equal duration and intensity (Paillard et al., 2010a, b; Chaubet & Paillard, 2012). The effects of fatigue on postural control also depend on the cross-sectional area of the fatigued muscles, the larger the size, the more perturbed the postural control (Bizid et al., 2009). Hence, the unequal strength loss between VOL and ES fatigue in the study of Paillard et al. (2010a) and the large volume-differences between the muscles fatigued in the studies of Paillard et al. (2010a) and Monjo and Forestier (2015) (Quadriceps Femoris vs. Deltoid) can act as confounding factors rendering difficult any reliable and accurate comprehension of the specificity of the postural regulation mechanisms induced by fatigue with ES and VOL contractions. Therefore, the aim of this study was to compare the effects of VOL and ES fatiguing contractions on postural control, while standardizing the location (i.e. knee extensors) and the magnitude of the muscle fatigue (i.e. equated level of strength loss). A protocol combining assessments of MVC, central activation ration (CAR) and postural control with force platform and EMG measurements was performed to accurately characterise the alterations induced by both modalities of fatigue (impact on central drive and motor output) and the associated postural regulatory mechanisms. Because central command is a *sine qua non* condition for VOL but not for ES fatiguing contractions, we hypothesized that central fatigue would be greater after VOL than after ES fatiguing contractions, thus inducing a greater disturbance on the postural control system which would display a motor reorganization only with VOL contractions.

3. Methods

3.1 Ethical approval

All subjects gave their written informed consent to participate in the experiment, which was approved by the University's Institutional Review Board in accordance with the Declaration of Helsinki.

3.2 Participants

Seventeen healthy males participated in the study (age 20.4 ± 1.8 years; height 179.7 ± 8.2 cm; body weight 75.9 ± 9.2 kg). Exclusion criteria included a documented postural control disorder or a medical condition that might affect postural control, a neurological or a musculoskeletal impairment in the past 2 years, or current injury making the subjects unable to participate. Participants had to continue their habitual physical activity between the test sessions without taking part to a new physical activity. They were asked to avoid strenuous activity and did not eat and drink excitatory substances 24 h prior to the data collection sessions.

3.3 Protocol

The experiment began with a warm-up exercise which consisted of 12 min of pedaling on a cycle ergometer (Monark® Ergomedic E874, Vansbro, Sweden), with a first 5 min phase at a 45–55 % maximal heart rate (MHR) target, a second 5 min phase at a 65–75 % MHR target and a last 2 min at a 75–85 % MHR target. The heart rate was monitored by a heart rate transmitter (Polar© M400, Kempele, Finland). Then, postural control, isometric MVC and CAR were assessed on the supporting limb (PRE condition). These assessments were repeated immediately after a fatigue protocol (POST condition) and after 5 min, 10 min and 20 min of recovery (respectively POST5, POST10 and POST20 conditions). The fatiguing protocol consisted in two different exercises: voluntary muscular contractions (VOL) and by electrically-induced or stimulated muscular contractions (ES). A randomized cross-over study design was adopted, in which each participant completed each fatiguing exercise (VOL and ES) separated by a period of 6-31 days.

3.4 Postural control assessment

Participants were asked to stand barefoot as still as possible on their supporting leg with their arms crossed on their chest in a unipedal stance for 25 s on a force platform (TechnoConcept, Feet-test©6, FRANCE) which recorded the centre of foot pressure (COP) at 40 Hz. When the participants had a dominant right leg for kicking a ball, then the left leg was the supporting leg (inversely when the subjects had a dominant left leg). Surface EMG activity of the following muscles was recorded during the postural task at 1000 Hz (CMMR > 100 dB; input impedance 1 M Ω) with the PowerLab 16/35 data acquisition system (ADInstruments, Castle Hill, Australia) with a resolution of 16 bits using a g.BSamp biosignal amplifier (g.tec, Schiedlberg, Austria): Soleus (SOL), Gastrocnemius Medialis (GM), Tibialis Anterior (TA), Vastus Medialis (VM) and Biceps Femoris (BF). After appropriate skin preparation, pre-gelled self-adhesive disc bipolar Ag/AgCl surface (10 mm recording diameter) electrodes (Kendall Meditrace 100, Covidien, Mansfield, USA) were positioned on the supporting leg of the subjects with 2 cm centre-to-centre spacing according to SENIAM's recommendations (<http://www.seniam.org>). The foot was placed according to precise landmarks with respect to the mediolateral (X) and antero-posterior (Y) axes of the platform. Participants were asked to raise the unsupported leg with a 90° knee flexion angle. The two hips were placed in a neutral position (0° of flexion). Participants first performed two familiarization trials in the postural test to avoid any learning effect and to achieve a stable postural score on unipedal stance which was obtained in the third trial within a single test session (Cug & Wikstrom, 2014).

From COP signals, the COP surface area (mm²) and the mean COP velocity (the total COP displacement divided by the total time, in mm.s⁻¹) on the medio-lateral and anteroposterior axes (COP_x and COP_y velocity respectively) were calculated. It is commonly admitted that the smaller these parameters, the better subjects' ability to minimize and control postural sway (Paillard & Noé, 2015).

The raw EMG signals were digitally processed with Matlab R2015b (The Mathworks Inc., Natick, USA) by applying a band-pass filter (fourth-order Butterworth filter, 20–400 Hz). The EMG activity of each muscle was then assessed by computing its root mean-square (RMS) value over the whole trial.

3.5 Maximal voluntary contraction assessment

The MVC of the quadriceps of the supporting leg was measured on an ergometer (Leg extensor, Panatta Sport™, Apiro, Italy) in each condition (PRE, POST, POST5, POST10, POST20). This device was equipped with a force sensor (Model SSM Series, PM Instrumentation™, Courbevoie, France) attached to the participants' ankle. Force signals were recorded with a Biopac MP100 data acquisition system (Biopac Systems, Inc, Santa Barbara, USA) at a 200 Hz sampling frequency. Participants sat with a 90° knee flexion and a 90° hip flexion, measured with a goniometer (Comed®, Strasbourg, France). The depth of the seat was fitted to the length of the subjects' thighs. Subjects were strongly attached with straps positioned across the pelvis and chest. Participants were asked to perform two MVC each of 6 s, separated by 30 s while receiving verbal encouragement. The best performance was recorded. Two familiarization trials preceded the test.

3.6 Central activation ratio assessment

Four rectangular self-adhesive conducting electrodes (Compex®, 50 mm x 50 mm, USA; Sport-Elec®, 89 × 50 mm, France) were placed over the motor point of the vastus medialis, vastus lateralis and rectus femoris muscles, and one electrode was placed on the proximal part of the quadriceps across the vastus lateralis and rectus femoris. To quantify central activation failure during each MVC, an electrical stimulation (STIM) was triggered manually after force plateau (i.e. after 3 s), for a duration of 3 s. Muscles were stimulated using biphasic symmetrical rectangular waves (pulse duration 450 µs; 100 mA, frequency 80 Hz) while using a high-voltage constant-current stimulator (model DS7, Digitimer, Hertfordshire, UK). CAR was calculated according to the following equation (Kent-Braun & Le Blanc, 1996): $CAR = MVC / (MVC + STIM)$, where $MVC + STIM = \text{voluntary} + \text{stimulated forces}$. In the case where there was no increase in force during the electrical stimulation, $CAR = 1.0$ and voluntary activation was considered as complete.

3.7 Fatiguing exercise

Two minutes after the MVC and CAR tests (in the PRE condition), participants began the fatigue exercise which was only completed with the supporting leg. The fatiguing exercise consisted in repeating 5 s isometric knee extension followed by 2 s of recovery. There were two modes of exercise: VOL and ES. Electrostimulation was completed with a portable stimulator (Cefar™ Rehab 4 Pro®, Lund, Sweden), which delivered a biphasic symmetrical rectangular wave current with a 350 μ s pulse duration and a 50 Hz frequency. The electrodes that were used to assess the central activation ratio were used in the ES fatiguing exercise. The intensity of the contraction was set at a target force value of 20 % of MVC force (determined from PRE MVC test) and controlled on-line on a computer screen using the AcqKnowledge® software (Biopac Systems, Inc, Santa Barbara, USA). The knee extension continued until the force output dropped below the 20 % MVC target force value for three consecutive repetitions, despite strong verbal encouragement by the investigators in the VOL condition or an increase of the intensity of electrostimulation to maintain the 20 % of force level in the ES condition. The exercise duration was recorded as the time to task failure. The rating of perceived exertion (RPE) was assessed according to the Borg scale (from 6 to 20) -on the basis of identical verbal instructions for both exercises- immediately after the completion of the fatiguing exercise (Borg, 1990). The experimental set-up was organised to limit subjects' displacement and to perform the MVC, CAR and postural assessments as quickly as possible after the fatiguing exercise.

3.8 Statistical analysis

Normality was tested using the Shapiro-Wilk test. As most of the variables did not meet the assumption of normal distribution, non-parametric tests were applied and data were expressed as median (interquartile range-IQR). For each fatiguing exercise (VOL and ES), MVC, CAR, EMG and COP parameters were analysed using a Friedman test to characterise a fatigue effect. The follow-up of the Friedman test was performed by means of Nemenyi's multiple comparisons to evaluate the differences between each condition (PRE, POST, POST5, POST10 and POST20). Wilcoxon signed rank tests for paired samples were used to determine differences between VOL and ES exercises for each parameter in each condition. Wilcoxon

signed rank tests were also used to compare the time to task failure and the RPE between VOL and ES exercises. Results were considered significant for $P < 0.05$.

4. Results

4.1 VOL exercise

The Friedman test revealed a significant fatigue effect regarding the MVC ($X^2(4) = 42.49$; $P < 0.001$), the CAR ($X^2(4) = 25.682$; $P < 0.001$), the COP surface ($X^2(4) = 16.329$; $p < 0.003$), the COPx velocity ($X^2(4) = 12.8$; $P < 0.02$), the COPy velocity ($X^2(4) = 17.271$; $P < 0.002$), the EMG of the TA ($X^2(4) = 14.447$; $P < 0.006$), SOL ($X^2(4) = 23.247$; $P < 0.001$) and BF ($X^2(4) = 10.118$; $P < 0.04$) muscles.

As illustrated on Fig. 1, the MVC was significantly higher at PRE than at POST ($P < 0.001$), POST5 ($P < 0.001$) and POST10 ($P < 0.001$). MVC values at POST20 were higher than at POST ($P < 0.002$) and POST5 ($P < 0.03$). Results of CAR are presented in Fig. 2. A significant difference of the CAR was observed between PRE and POST5 ($P < 0.002$) and between PRE and POST10 ($P = 0.01$), with higher values in the PRE condition.

As illustrated on Fig. 3, COP surface showed a significant increase between PRE and POST ($P < 0.002$) and a significant decrease between POST and POST10 ($P < 0.03$). Data from COP velocities revealed significant rises between PRE and POST for both the COPx ($P < 0.04$) and COPy velocity ($P < 0.003$). Significant reductions between POST and POST10 ($P < 0.007$) and between POST and POST20 ($P < 0.04$) were also observed for the COPy velocity. Concerning the EMG signals (Fig. 4), results revealed a significant increase of the RMS value of the TA and SOL muscles between PRE and POST (TA: $P < 0.007$; SOL: $P < 0.001$). For the SOL muscle, there was also a significant difference between PRE and POST5 ($P < 0.005$) and between PRE and POST20 ($P < 0.02$).

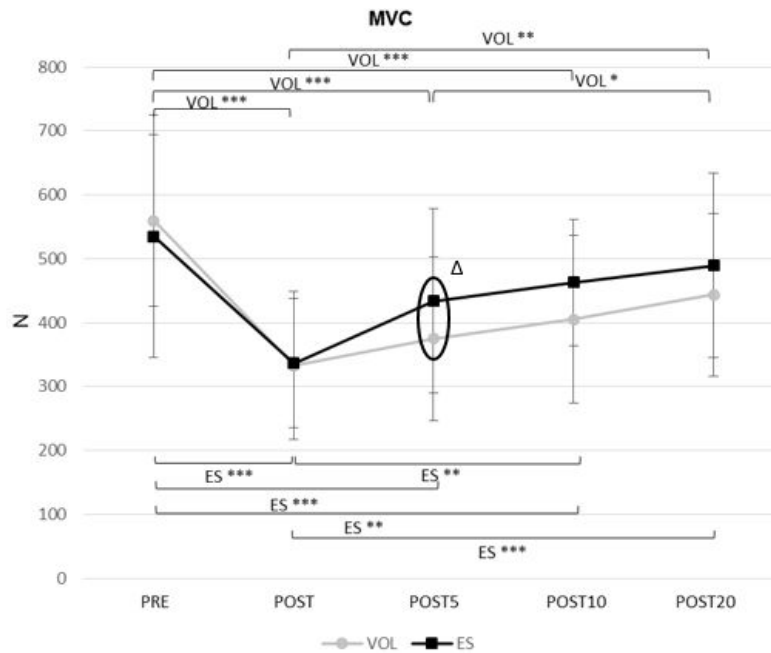


Fig. 1 - Effects of two fatiguing exercises (VOL and ES) on maximal voluntary contraction (MVC). Filled circles and squares represent the median value (error bars: interquartile range) for the VOL and ES exercises, respectively, in five conditions (PRE, POST, POST5, POST10, POST20). * indicates significant pairwise differences between the conditions in each exercise modality (*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$). Δ indicates significant differences between the VOL and ES exercises in a specific condition - visualized by an ellipse ($\Delta\Delta\Delta P < 0.001$; $\Delta\Delta P < 0.01$; $\Delta P < 0.05$)

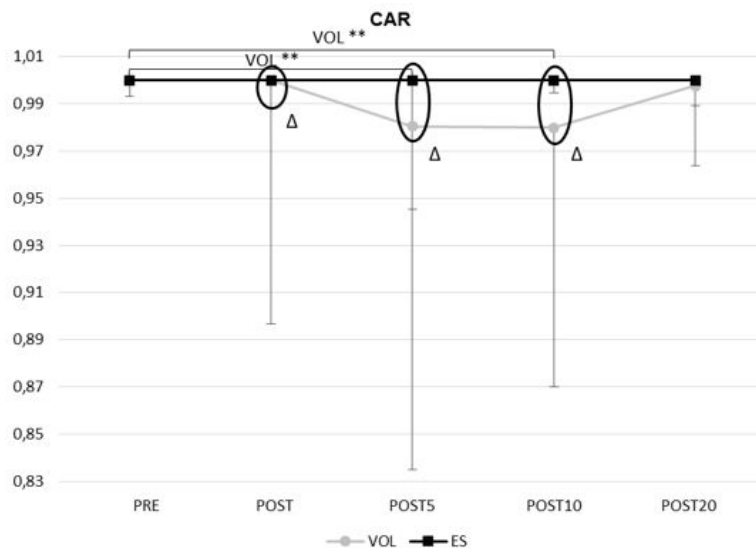


Fig. 2 - Effects of two fatiguing exercises (VOL and ES) on the central activation ratio (CAR). Filled circles and squares represent the median value (error bars: interquartile range) for the VOL and ES exercises, respectively, in five conditions (PRE, POST, POST5, POST10, POST20). * indicates significant pairwise differences between the conditions in each exercise modality (*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$). Δ indicates significant differences between the VOL and ES exercises in a specific condition - visualized by an ellipse ($\Delta\Delta\Delta P < 0.001$; $\Delta\Delta P < 0.01$; $\Delta P < 0.05$)

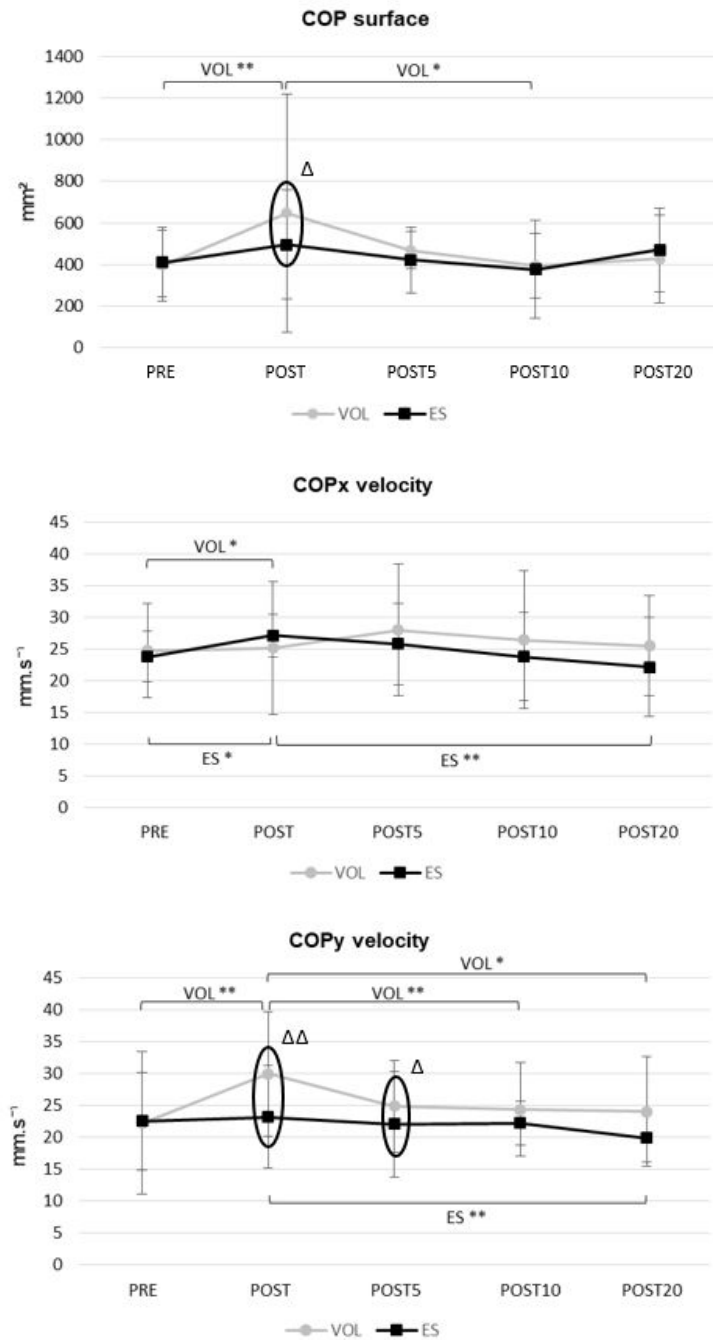


Fig. 3 - Effects of two fatiguing exercises (VOL and ES) on postural parameters.

Filled circles and squares represent the median value (error bars: interquartile range) for the VOL and ES exercises, respectively, in five conditions (PRE, POST, POST5, POST10, POST20). * indicates significant pairwise differences between the conditions in each exercise modality (*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$). Δ indicates significant differences between the VOL and ES exercises in a specific condition - visualized by an ellipse (ΔΔΔ $P < 0.001$; ΔΔ $P < 0.01$; Δ $P < 0.05$)

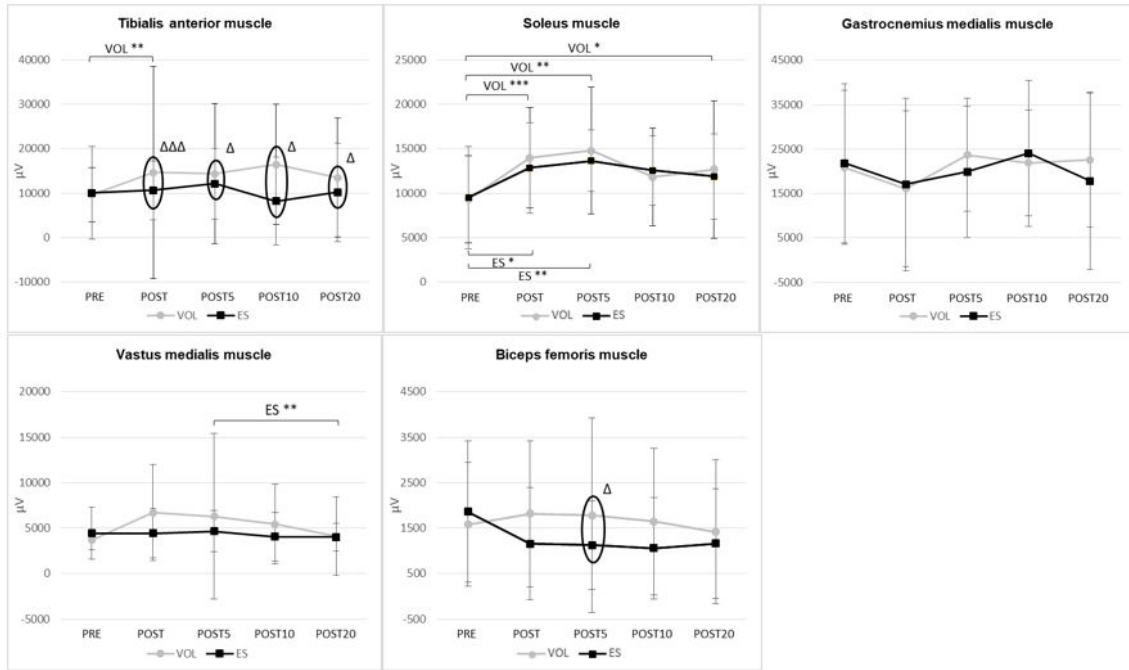


Fig. 4 - Effects of two fatiguing exercises (VOL and ES) on EMG RMS.

Filled circles and squares represent the median value (error bars: interquartile range) for the VOL and ES exercises, respectively, in five conditions (PRE, POST, POST5, POST10, POST20). * indicates significant pairwise differences between the conditions in each exercise modality (** $P < 0.01$; * $P < 0.05$). Δ indicates significant differences between the VOL and ES exercises in a specific condition - visualized by an ellipse ($\Delta\Delta\Delta$ $P < 0.001$; $\Delta\Delta$ $P < 0.01$; Δ $P < 0.05$)

4.2 ES exercise

The Friedman test revealed a significant fatigue effect for the MVC ($X^2(4) = 57.074$; $P < 0.001$), the COPx velocity ($X^2(4) = 18.494$; $P < 0.001$), the COPy velocity ($X^2(4) = 15.671$; $P < 0.004$), the EMG of the SOL ($X^2(4) = 14.588$; $P < 0.006$), VM ($X^2(4) = 14.4$; $P < 0.007$) and BF ($X^2(4) = 10.118$; $P < 0.04$) muscles. There were no significant effects of fatigue for the CAR (Fig. 2) and for the COP surface (Fig. 3).

The MVC decreased significantly after the fatiguing exercises (POST condition) compared to the PRE condition ($P < 0.001$) and remained lower in POST5 ($P < 0.001$) and POST10 ($P < 0.006$) conditions than in PRE. A first sign of recovery was observed at POST10 since the MVC values were significantly higher than in POST ($P < 0.002$). At POST20, the MVC values remained significantly different from those observed at POST ($P < 0.001$) (Fig. 1).

The COPx velocity significantly increased between PRE and POST ($P < 0.02$) whereas it significantly decreased between POST and POST20 ($P < 0.002$). Data from COPy velocity revealed a significant decrease between POST and POST20 ($P < 0.002$) (Fig. 3). When focusing on the EMG activity of the thigh and leg muscles during the postural task, the RMS value of the EMG signal of the SOL muscles was significantly higher at POST ($P < 0.04$) and POST5 ($P < 0.004$) than at PRE. The RMS value of the VM muscle EMG signal was reduced at POST20 compared to POST5 ($P < 0.007$) (Fig. 4).

4.3 VOL vs ES

The different fatigue modalities did not result in a similar duration of exercise. With median durations of 41.53 min (IQR = 37.71) and 6.95 min (IQR = 5.17) respectively, the exercise was significantly longer with VOL than with ES muscular contractions ($V = 153$; $P < 0.001$). Values of RPE were not significantly different between VOL (17, IQR = 3) and ES (17, IQR = 3) exercises.

Results about MVC revealed a significant difference in POST5 condition only ($V = 34$; $P < 0.05$) with a greater MVC for the ES exercise (Fig. 1). Differences were more marked for the CAR since significantly higher values were observed for the ES than for the VOL exercise in POST ($V = 4$; $P < 0.04$), POST5 ($V = 17$; $P = 0.05$) and POST10 ($V = 8$; $P < 0.02$) conditions (Fig. 2).

Considering the COP parameters, both the COP surface ($V = 120$; $P < 0.04$) and the COPy velocity ($V = 130$; $P < 0.01$) were significantly higher in VOL than in ES in the POST condition (Fig. 3). The COPy velocity was also significantly higher in VOL than ES in the POST5 condition ($V = 124$; $P < 0.03$). No significant differences were observed for the COPx velocity between the VOL and ES exercises. When focusing on the EMG signals, the TA muscle demonstrated a significantly higher level of activation in VOL than in ES in POST ($V = 142$; $P < 0.001$), POST5 ($V = 127$; $P < 0.02$), POST10 ($V = 123$; $P < 0.03$) and POST20 ($V = 120$; $P < 0.04$) conditions. Moreover, the RMS value of the BF muscle was significantly higher in VOL than in ES in POST5 condition ($V = 108$; $P < 0.04$) (Fig. 4).

5. Discussion

The aim was to compare the effects of standardized VOL and ES fatiguing contractions (while equating the level of strength loss) on postural control, MVC and CAR to accurately characterise the alterations induced by both modalities of fatigue and the associated postural regulatory mechanisms. Since central fatigue would be greater after VOL than after ES fatiguing contractions, the hypothesis was that VOL contractions would have a greater disturbance than ES contractions on the postural control system which would display a motor reorganization only with VOL contractions. This hypothesis was partially confirmed by our results since VOL contractions induced greater postural disturbances than ES contractions, but the ES fatiguing exercise also induced a motor reorganization.

Following the different fatiguing exercises which induced the same muscle strength loss, results showed that the restoration of MVC strength began earlier with the ES than with the VOL exercise, since first signs of recovery were observed at POST10 for the ES exercise whereas they were observed at POST20 for the VOL exercise (differences between the POST and the POST 10 and POST 20 conditions respectively). Moreover, only the VOL exercise induced a significant decrease of the CAR, which presented lower values in POST5 and POST10 than in the pre-fatigue condition, thus illustrating that central fatigue was present only after voluntary contractions (Kent-Braun, 1999; Chaubet et al., 2013), which could explain the longer MVC recovery time observed with the VOL exercise. Central disturbance results from changes related to intrinsic cortical processes and/or descending drive and/or excitability of spinal motoneurons (Taylor, Butler, Allen, & Gandevia, 1996; Taylor et al., 2006). However, in the case of central fatigue, it is possible that voluntary drive can increase cortical output but it cannot achieve the levels necessary to overcome the reduced responsiveness of the spinal

motor apparatus (Rothwell, 2009). This could explain why the EMG activity of leg muscles (i.e., TA and SOL) increased more after the VOL exercise than after the ES exercise to limit the altering effects of fatigue on postural control. The fact that VOL contractions totally depend on central command whereas ES contractions are independently and artificially generated without any central drive's involvement can be viewed as the main cause of a central fatigue with VOL contractions (Hortobagyi, Scott, Lambert, Hamilton & Tracy, 1999; Paillard, Chaubet, Maitre, Dumitrescu & Borel, 2010b). Nevertheless, the longer duration of exercise in voluntary mode (41.53 min time to task failure) than in stimulated mode (6.95 min time to task failure) can constitute another potential origin of central fatigue presence with VOL exercises that could have impacted motor control of ankle muscles. It has been reported that the longer the exercise, the more important the central fatigue for a given exercise intensity (Paillard, Lizin, Rousseau & Cebellan, 2014; Froyd, Beltrami, Millet & Noakes, 2016). The longer duration of exercise with the VOL exercise could be related to the fact that for a given submaximal muscular contractions intensity, the energy cost of force development is higher for stimulated than for voluntary contractions (Vanderthommen et al., 2003). These authors have shown that stimulated contractions degrade glycogen reserves, acidify the cytoplasm and reduce the intracellular pH more than voluntary contractions. However, our results suggest that despite this higher glycolytic activity induced by stimulated contraction, ES exercise did not generate a greater peripheral fatigue since MVC values remained lower for the VOL exercise than for the ES exercise after 5 min of recovery. This lower value of muscle strength could also result from the longer duration of exercise in voluntary mode, which would induce greater changes in contractile properties (Jones, Ruitter & De Haan, 2006; Fitts, 2008; Fauler, Jurkat-Rott & Lehmann-Horn, 2012). Moreover, the similar RPE at the end of each exercise could be also related to the longer duration of the VOL exercise (which involves physiological and psychological efforts over a longer period) in comparison with the ES exercise, in which the high perception of exertion is rather related to the painful sensation of the electrical stimulation.

When focusing on the effects of VOL and ES fatiguing exercises on postural control, results showed that the COP surface, COPx and COPy velocity were significantly increased immediately after the completion of the VOL exercise (difference between the PRE and the POST condition), whereas only the COPx velocity was increased following the ES exercise. These results indicate that the subjects' ability to minimize and control postural sway was more disturbed after completing the VOL than the ES exercise (Paillard & Noé, 2015), in spite of similar strength loss induced by both exercises modalities. Concordant findings were reported by Paillard et al. (2010a, b) with VOL and ES exercises of equal duration and intensity that

induced different magnitude of strength loss. Taken together, these findings illustrate that VOL and ES fatiguing exercises produce specific impacts on postural control with more deleterious effects with VOL exercises, regardless of the duration of the exercise and the level of loss of strength. Two reasons could explain these results. First, the greater central fatigue after the VOL exercise than after the ES exercise would affect a fine motor task such as postural control more after the VOL exercise than after the ES exercise (Paillard, 2012; Paillard et al., 2014). Second, during submaximal voluntary muscle actions, motor units are progressively recruited in an orderly fashion from small to large (Henneman et al., 1965), i.e. from the depth of the muscle to the surface (Lexell et al., 1983). Conversely, neuromuscular electrical stimulation activates the motor units located directly beneath the stimulation electrodes (Vanderthommen et al., 2003). Since the large motor units are mainly located on the surface of the quadriceps femoris (Lexell et al., 1983), they are progressively recruited from the surface of the muscle to the depth i.e. in an orderly fashion from large to small. Posture being specially controlled by type I muscle fibers (Paillard, 2017a) mainly located in the depth of the muscle, these fibers could be more exhausted after a VOL than after an ES exercise. In the present study, since the intensity of the VOL exercise was 20% of MVC, the small motor units were first activated which could degrade postural control more than the ES exercise. This result tends to validate the suggestion formulated by Paillard et al. (2010a) about a more severe fatigue in the type I muscle fibers induced by VOL exercises, which are mainly active in postural regulation, and a less accentuated effect of ES exercises which instead generate severe fatigue in the type II muscle fibers which are not especially required in postural regulation.

The CNS can develop regulatory mechanisms to attenuate the detrimental effects of muscle fatigue on postural control (Paillard, 2012). Among these mechanisms, a reorganization of multi-joint coordination usually occurs, while taking advantage of motor redundancy with an increased participation of the non-fatigued muscles (Bonnard et al., 1994; Gribble & Hertel, 2004a; Singh & Latash, 2011; Ritzmann et al., 2016). In the present study, the EMG results illustrate an increased activity of the SOL muscle after both the VOL and ES exercises, with a more persistent effect with VOL contractions (a significant difference was observed between PRE and POST20 only with VOL contractions). The EMG activity of the TA muscle also increased immediately after the VOL exercise (significant difference between PRE and POST) with overall higher RMS values with VOL than with ES contractions at POST, POST5, POST10 and POST20 (and to a lesser extent that of the BF muscle at POST 5). Such an increased contribution of the ankle muscles after quadriceps femoris fatigue typically characterizes a postural regulatory mechanism which accentuates the participation of the non-

fatigued distal muscles to limit the postural disturbances related to fatigue of the proximal musculature (Paillard, 2012; Ritzmann et al., 2016). These results also illustrate a more active postural control with larger regulatory mechanisms following the VOL fatiguing exercise. This higher neuromuscular activity of the subjects after the VOL exercise thus emphasizes a less economic postural control. This is totally in accordance with the higher values of COP parameters observed with this fatiguing condition which induced greater central disturbance. The increased participation of the TA muscle following the VOL exercise also characterizes a classically observed postural response in the presence of fatigue, with an enhanced muscle co-activation in order to increase joint stiffness and moderate postural sway (Kennedy, Guevel & Sveistrup, 2012; Paillard, 2012; Ritzmann et al., 2016). The fact that postural control was only altered immediately after the fatiguing tasks (POST condition), but not after some minutes of recovery (at POST5, POST10 and POST20) show that these regulatory mechanisms were fairly efficient in counteracting the postural disturbance and that a short recovery period was sufficient to restore postural control.

Even though VOL contractions induced greater muscle regulatory actions than ES contractions, it is important to notice that regulatory mechanisms were present following the ES fatiguing exercise. This result does not corroborate the suggestions of Monjo and Forestier (2015) and Monjo et al. (2015) who postulated that fatigue generated through ES, because of its passive nature, could not be accurately interpreted by the CNS. Hence the CNS could not predict the sensory consequences of movement because restricted internal representation updating, thus resulting in inappropriate predictive motor control and absence of regulatory actions (Monjo et al., 2015; Monjo & Forestier, 2015). The changes in the activity in a distal non-fatigued muscle observed after ES fatiguing contractions rather suggest that fatigue signals evoked by externally-generated contractions are not gated by the CNS despite their peripheral nature. This would validate the hypothesis formulated by Paillard (2015) who assumed that fatigue signals evoked by stimulated contractions could not be gated by the CNS since the sensory inputs associated with ES were cortically integrated. Veldman et al. (2014) have shown that stimulated contractions achieved at sub-maximal intensities (even below the motor threshold), can excite Ia and Ib afferents, group II afferents from slow and rapidly adapting skin receptors and group II muscle afferents and affect the excitability of the contralateral S1, supplementary motor area, dorsal premotor cortex, posterior parietal cortex M1, and ipsilateral cerebellum and bilateral S2. The different postural control mechanisms observed after both VOL and ES contractions can be typically explored through the central governor theory, which states that motor performance (including sub-maximal tasks such as fine motor tasks) is

regulated centrally in the brain by a complex and dynamic integration of physiological, biochemical, and other sensory feedback from the periphery (Noakes, Gibson & Lambert, 2005).

The present study reveals that postural control mechanisms are modulated according to the nature of the fatiguing contractions, likely due to the integration of specific fatigue signals according to the modality of the contraction. Because of a larger neurophysiological impact of VOL than ES fatiguing contractions due to greater central disturbances, VOL exercises induced larger postural regulatory mechanisms. Even though it is widely accepted that the chronic use of ES can provide major neuromuscular parameter improvements in rehabilitation and/or training programs, this technique is often believed to have a detrimental impact on motor control since the CNS is not involved in motor activation (Monjo et al., 2015). Nevertheless, the presence of regulatory mechanisms with ES contractions clearly underlines the ability of the CNS to display an accurate motor control following acute externally induced neuromuscular perturbations, which can explain the positive chronic effects of ES on postural control and gait observed with elderly subjects (Paillard, 2018).

Article 2

Mental fatigue induced by a prolonged continuous demanding cognitive task impairs postural control only in the absence of vision

Hachard Betty, Noé Frédéric, Ceyte Hadrien, Paillard Thierry

Article soumis pour publication

Article 2 - Mental fatigue induced by a prolonged continuous demanding cognitive task impairs postural control only in the absence of vision

1. Abstract

The aim of the present study was to evaluate the effects of mental fatigue induced by a prolonged continuous demanding cognitive task on postural control. Twenty healthy young right-handed subjects (13 males and 7 females) participated in the study. Postural control was assessed using a force platform (recording the displacement of the centre of foot pressure) before and after watching a documentary (control condition) or carrying out a prolonged continuous demanding cognitive task in order to induce mental fatigue (MF). Results showed that MF impaired postural control only in the absence of vision without compromising postural control when visual cues were available. Unexpectedly, postural control was also impaired after watching an emotionally neutral movie in the control condition. MF may have induced changes in brain functioning which affected postural control by compromising the ability to focus attention on internal stimuli during visual deprivation with increased attendance to somatic sensory cues. When vision was not occluded, MF did not compromise postural control, thus illustrating the beneficial effect of focusing attention on an external cue in order to deal with the detrimental effects of MF. Since postural control was also impaired after watching a movie in the control condition, this illustrates that prolonged sitting produces adverse effects on postural control during subsequent standing despite the absence of MF.

Keywords: mental fatigue, cognitive load, postural control, balance, sitting, attention.

2. Introduction

Mental fatigue (MF) occurs after an extended time performing a demanding cognitive task and leads to a decrease of commitment to the task at hand with feelings of « tiredness » or « exhaustion ». MF impairs cognitive performances while increasing reaction time and decreasing response accuracy in various cognitive tasks (Boksem et al., 2005; Boksem & Tops, 2008; Marcora et al., 2009; Pageaux et al., 2013; Wang et al., 2016). MF can also impact negatively the performance of physical tasks, in particular endurance tasks when performance decreases following a cognitively fatiguing task (MacMahon et al., 2014; Marcora et al., 2009; Martin et al., 2018, Pageaux et al., 2013; Smith et al., 2016a). Time to exhaustion during a submaximal isometric contraction of the knee extensors (Pageaux et al., 2013; Penna et al., 2018), high-intensity incremental cycling (Marcora et al., 2009) and running tests (Smith et al., 2016) was reduced following a MF-inducing task. Performance also declined under MF condition in 3 and 5-km runs (MacMahon et al., 2014; Pageaux, Lepers, Dietz & Marcora, 2014) and in a 1500-m swimming trial (Penna et al., 2018). Similar results were reported with fixed time trials: power output was reduced following MF in a 20-min time trial cycling test (Martin et al., 2016) and velocity declined with MF in a 45-min intermittent running protocol (Smith et al., 2015). These studies revealed that neither cardiorespiratory, metabolic, nor neuromuscular mechanisms were at the origin of the negative impact of MF on endurance performance. According to the psychobiological model of endurance performance (Marcora, 2008; Marcora et al., 2009; Martin, 2018; Pageaux et al., 2015), decline of performance under MF condition is not caused by muscle fatigue - a reduction in the force generating capacity required by the exercise despite a maximal effort (Bigland-Ritchie & Woods, 1984) - but is caused by the conscious decision to disengage from the exercise. Endurance exercise performance is determined by two factors that interact with each other: perceived exertion and potential motivation (i.e, the maximum effort an individual is willing to exert to succeed in a task) (Marcora et al., 2009; Martin et al., 2018). When the effort required to perform an endurance task is perceived to exceed potential motivation or when perception of effort is too high to continue, participants consciously disengage from the task (Marcora et al., 2009). Hence endurance performance under MF is limited primarily by an increase in perception of effort (Marcora et al., 2009; Martin et al., 2018; Pageaux et al., 2013; Smith et al., 2016a; Smith et al., 2015; MacMahon et al., 2014).

MF can also affect specific physical performances (Le Mansec et al., 2018; Smith et al., 2016a). Le Mansec et al. (2018) reported that MF could impair table tennis performance by

decreasing ball speed and accuracy. In their review about the effects of MF on soccer performance, Smith et al. (2018) concluded that MF impaired soccer-specific physical, technical, and perceptual/cognitive performances due to impairments in many executive functions such as decision making, attentional allocation and action preparation. These impairments of executive functions induced by MF can also impair less complex and fundamental motor skills such as pointing tasks by increasing the duration of the movement (Rozand et al., 2015). Postural control is a fundamental motor skill which requires a certain level of attention in order to maintain an upright stance without falling, especially when the balance requirements increase while increasing the difficulty of the postural task (Lajoie et al., 1993; Palluel et al., 2010; Remaud et al., 2012). Hence MF is likely to impair postural control which can have many negative impacts, since proper postural control is crucial in order to perform work-related activities efficiently and safely and to optimize motor performance while preventing falls and fall-related injuries (Paillard 2017b). To our knowledge, only one study explored the effects of a prior demanding sustained-attention task on postural control (Deschamps et al., 2013). Even though these authors observed a main effect of pre-exhaustive activities (demanding physical and cognitive activities) on postural control, their result did not support the presence of a specific effect of the high attention-demanding task, likely due to the short duration and the intermittent nature of their cognitive task (two bouts of a 15 min psychomotor vigilance test separated by a 1–3 min rest period). In their review, Van Cutsem et al. (2017) emphasized the importance of a minimum duration of the cognitive tasks to cause MF and considered that only continuous tasks lasting more than 30 min can cause MF. Hence the question about the influence of MF due to a sustained cognitive task on postural control remains open.

Consequently, the aim of the present study was to evaluate the effects of MF induced by a prolonged continuous demanding cognitive task on postural control. Because postural tasks are more cognitively demanding in more challenging conditions, postural tasks with various level of difficulty will be investigated (standing with the eyes open and closed on stable ground and standing on an unstable support). A significant impairment in postural control is expected to occur after MF, especially with the most challenging postural tasks.

3. Experimental procedures

3.1 Subjects

Twenty healthy young right-handed subjects – thirteen men and seven women [mean (SD): age 21.8 (1.7) years old, height: 173.6 (9.8) cm, weight: 69.4 (11.5) kg] volunteered to participate in the study. Exclusion criteria included a documented postural control disorder or a medical condition that might affect postural control, a neurological or mental disorder, proven attention deficit disorder and a musculoskeletal impairment in the past 2 years. Participants were asked to avoid strenuous activity 48h before the data collection session and not to consume caffeine, alcohol, cigarettes or any psychoactive substances the day of the experiment. All subjects gave their written informed consent to participate in the experiment, which was approved by the University's Institutional Review Board in accordance with the Declaration of Helsinki.

3.2 Protocol

Postural control was assessed before (PRE) and after (POST) watching a documentary (control condition - CONT) or carrying out a prolonged continuous demanding cognitive task in order to induce MF (MF condition). Then participants had to complete a workload assessment test, which evaluate their perception of both tasks (CONT and MF). A randomized cross-over study designed was implemented, in which each participant performed both experimental treatments in a counterbalanced order (CONT or MF condition) separated by a period of 7 days. In order to avoid a time-of-day effect which could act as a confounding factor (Deschamps et al., 2013), participants were assessed at the same time in the CONT and MF conditions (half of participants were assessed at 10:00 and the other half at 15:00).

3.3 Experimental treatments

Mental fatigue condition (MF). MF was induced by performing the AX-Continuous Performance Test (AX-CPT) for 90 min on a computer (Cedrus, SuperLab®6, USA). In this test, sequences of letters (24-point uppercase Arial font) were visually presented at the centre of a black screen one at a time in a continuous fashion (Marcora et al., 2009; Pageaux et al., 2013). Target trials were defined by a paired cue-probe in which the cue was the letter A and

the probe was the letter X. Non-target trials were represented by three trial types: B-X trials, in which an invalid cue (non-A) preceded the probe (X); A-Y trials, in which a valid cue (A) was followed by an invalid probe (non-X); and B-Y trials, in which an invalid cue was followed by an invalid probe. All trials were presented in a pseudorandom order, with the following frequency of occurrence: 70% of target trials (A-X), 10% of non-target trials B-X, 10% of non-target trials A-Y and 10% of non-target trials B-Y. Target and non-target trials were presented with red letters. To increase task difficulty, two white letters were presented as distractors between cue and probe red letters. Each letter (red and white) was presented during 300 ms, followed by 1200 ms interval. A cross appeared at the centre of the screen in order to distinguish each trial. Participants were instructed to press the letter “p” of the keyboard on target trials, and the letter “q” of the keyboard on non-target trials. Any incorrect or missing response induced a beep sound transmitted to the participants by headphones to improve speed and accuracy. The 90 min test was split in ten blocks of 9 min and the percentage of correct responses (CR) and time of correct response (TCR) were continually calculated in each block.

Control condition (CONT). The control condition consisted of watching a 90 min documentary about animals’ migrations, “Earth” (directed by A. Fothergill and M. Linfield, 2007), on the same computer used for the AX-CPT. This movie was previously shown to be emotionally neutral (Pageaux et al., 2013; Rozand et al., 2014). No specific instruction was given in relation to the sitting posture of the participants.

3.4 Postural assessment

Three postural tasks were carried out while asking participants to stand on a force platform (Stabilotest® Techno Concept, Mane, France) and to sway as little as possible during 60s: a stable task with eyes open (STAT_EO), a stable task with eyes closed (STAT_EC) and an unstable task (UNSTAB) when standing on a wobble board (Balance-board, Sissel® GmbH, Bad Dürkheim, Germany) which was placed on the force platform. In each postural task, participants stood with parallel feet with a 2 cm spacing between the heels, while legs were extended and arms held alongside the body. Two familiarization trials were performed for each postural task before data acquisition in order to avoid any learning effect (Cug & Wikstrom, 2014). Displacements of the centre of foot pressure (COP) were recorded at 40 Hz. COP surface area (COPS: 90% confidence ellipse), mean COP velocity on the medio-lateral and antero-

posterior axes (respectively COPX and COPY) were calculated. The smaller these parameters, the better the postural control (Paillard & Noé, 2015).

3.5 Subjective workload assessment

The National Aeronautics and Space Administration - Task Load Index (NASA-TLX) (Hart & Staveland, 1988), translated and adapted by Maincent et al. (2005), was used to assess subjective mental workload through a paper-and-pencil version. It allows for an understanding of the workload sources (Hart & Staveland, 1988). This test relies on the following subsequent dimensions: mental demand (MD), physical demand (PD), temporal demand (TD), frustration level (FL), effort (EFFORT), performance (PERF) and on a global score (GS). Participants assessed each dimension using non-graduated bipolar scales, ranging from “low” to “high”, for which scores were then calculated from 0 to 100. Next, in each paired combination of the six dimensions (totalling fifteen pairs), the subjects chose the dimension which was the more related to the definition of workload, giving a weighting factor for all dimensions. Then, each dimension score was multiplied by the appropriate weight. A global score was then obtained by averaging all the weighted dimensions' scores.

3.6 Statistical analysis

Each postural task was analysed independently. Since most of the postural and cognitive variables did not show normal distribution (tested with the Shapiro-Wilk test), non-parametric tests were performed. Wilcoxon signed rank test was applied in PRE experimental treatment to test for potential differences between CONT and MF conditions at the baseline. The relative increases (RI) were calculated from each postural variable as follows: $RI = (POST - PRE) / PRE$. This makes it easy to obtain interpretable descriptors to characterize the evolution of the variables between PRE and POST measures while limiting the influence of the heterogeneity between participants at baseline (PRE). Univariate Wilcoxon-Mann-Whitney tests were applied to compare each RI (COPS_RI, COPX_RI and COPY_RI) to a zero reference value (Paillard, Noé, Bru, Couderc & Debove, 2016). Wilcoxon signed rank tests were performed to compare RIs and NASA-TLX scores between CONT and MF conditions. A specific analysis was conducted with the parameters from the AX-CPT (CR and TCR), which concerned only the MF condition, while performing a Friedman test on the ten blocks of the 90 min test in order to objectively monitor MF.

4. Results

Due to a technical problem, only 19 of the 20 subjects were considered for the analysis. Table 1 displays the values of the NASA-TLX dimension scores. MD, PD, TD, FL, EFFORT and GS dimension scores were significantly higher after the MF than the CONT experimental treatment ($V = 0, P = 0.0001428$; $V = 4, P = 0.0004194$; $V = 15.5, P = 0.001476$; $V = 11, P = 0.0007778$; $V = 5, P = 0.0003157$; $V = 0, P = 0.000003815$ respectively). No significant differences were observed for the PERF dimension score. CR and TCR in the ten blocks of the AX-CPT performed in the MF condition are presented in table 2. The Friedman test revealed a significant effect on CR ($X^2(9) = 17.496$; $P = 0.0415$) and TCR ($X^2(9) = 18.296$; $P = 0.03189$). Relative increases and PRE-treatment values of postural parameters are reported in table 3. No significant differences were observed between CONT and MF conditions for PRE-treatment values. In the STAT_EO postural task, COPY was significantly increased from PRE to POST-treatment in the CONT condition ($V = 151$; $P = 0.02299$). In the STAT_EC postural task, COPS and COPY were significantly increased from PRE to POST-treatment in both the CONT ($V = 156$; $P = 0.01236$; $V = 165$; $P = 0.003342$) and the MF conditions ($V = 150$; $P = 0.02582$; $V = 173$; $P = 0.0007896$). COPX was significantly increased from PRE to POST-treatment only in the MF condition ($V = 161$; $P = 0.00618$). In the UNSTAB postural task, COPS and COPY were significantly increased from PRE to POST-treatment in the CONT condition only ($V = 160$; $P = 0.007145$; $V = 153$; $P = 0.01808$). When comparing RIs of postural parameters between CONT and MF conditions, only one significant difference was observed in the STAT_EC postural task for the COPX_RI ($V = 41$; $P = 0.02893$), with a higher RI in the MF condition.

Table 1. NASA-TLX dimension scores [medians (IQR)] in the different experimental conditions

Dimension	CONT	MF
MD	13,8 (32,2)	71,3 (33,3)*
PD	2,9 (6)	21,8 (60,96)*
TD	6,3 (12,1)	51,1 (52,9)*
PERF	87,9 (27,25)	63,2 (23,6)
EFFORT	14,9 (18,4)	72,4 (27,95)*
FL	4,6 (6,95)	25,9 (41,65)*
GS	30,46 (14)	58,62 (13,32)*

MD: Mental Demand; PD: Physical Demand; TD: Temporal Demand; PERF: Performance; EFFORT: Effort; FL: Frustration Level; GS: Global Score. * illustrates a significant difference between CONT and MF conditions ($P < 0.05$).

Table 2. Percentage and time of correct responses in the AX-CPT

Block	CR (%)	TCR (ms)
1	96,67 (2,22)	372,59 (81,83)
2	96,67 (5)	373,68 (77,34)
3	95,56 (5)	367,48 (67,44)
4	95,56 (2,78)	364,98 (69,11)
5	96,67 (3,33)	357,78 (84,52)
6	94,44 (4,44)	368,86 (74,84)
7	95,56 (5)	356,11 (64,67)
8	94,44 (2,78)	362,59 (67,07)
9	94,44 (5)	374,19 (79,38)
10	94,44 (3,33)	386,33 (88,32)

The 90 min AX-CPT was split in ten blocks of 9 min. CR: percentage of correct responses; TCR: time of correct response.

Table 3. Postural parameters [medians (IQR)] in different postural tasks and experimental conditions

	STAT_EO		STAT_EC		UNSTAB	
	CONT	MF	CONT	MF	CONT	MF
COPS_PRE (mm ²)	238,31 (102,61)	185,56 (165,42)	322,05 (161,82)	312,63 (151,71)	370,25 (212,87)	450,84 (265,82)
COPS_RI	0,21 (1,16)	0,23 (0,73)	0,09 (0,64)*	0,34 (0,82)*	0,31 (0,42)*	0,02 (0,4)
COPX_PRE (mm.s ⁻²)	5,89 (1,84)	6,47 (1,12)	9,87 (2,86)	8,8 (3,14)	9,58 (2,98)	10,76 (3,75)
COPX_RI	-0,01 (0,22)	-0,05 (0,18)	0,02 (0,31)	0,22 (0,34)* §	0,01 (0,3)	0,04 (0,12)
COPY_PRE (mm.s ⁻²)	4,70 (1,5)	4,64 (1,36)	8,3 (3,6)	7,88 (2,96)	8,85 (2,43)	7,78 (2,37)
COPY_RI	0,08 (0,33)*	-0,03 (0,23)	0,2 (0,2)*	0,23 (0,35)*	0,1 (0,28)*	0,05 (0,36)

STAT_EO: stable postural task with eyes open; STAT_EC: stable postural task with eyes closed; UNSTAB: unstable postural task. COPS: COP surface area; COPX and COPY: medio-lateral and antero-posterior centre of pressure velocity respectively; _PRE: pre-treatment (baseline) value; _RI: value of the relative increase. * illustrates a significant relative increase; § illustrates a significant difference between CONT and MF conditions ($P < 0.05$).

5. Discussion

The aim of this research was to investigate the effects of MF induced by a prolonged continuous demanding cognitive task on postural control. We hypothesized that MF would impair postural control, especially with the most challenging postural tasks. Results showed that the AX-CPT generated MF which impaired postural control only in the absence of vision (STAT_EC task) without compromising postural control when visual cues were available, even with a challenging postural task when standing on an unstable surface. Unexpectedly, postural control was also impaired in all the postural tasks after watching an emotionally neutral movie in the control condition. It is probable that this illustrates a deleterious effect of prolonged sitting on postural control during subsequent standing. Even though this effect of prolonged sitting could also occur in the MF condition, postural control was more impaired in the MF than in the CONT condition in the STAT_EC postural task, thus confirming that MF impaired postural control in this task.

Participants who took part in the present study were subjected to two experimental treatments that involved sitting for an extended period of time. Hence the control of the standing balance could have been impacted by potential adverse effects of prolonged sitting in both the CONT and MF conditions. Prolonged sitting can induce musculoskeletal discomfort in the lower back region, due to sustained low level activation and loading of passive tissues (Baker, Coenen, Howie, Williamson & Straker, 2018). The sustained loading of passive tissues can induce residual deformation in the viscoelastic passive tissues of the lower back, thus resulting in soft tissue creep and decreased passive stiffness of the spine (Howarth, Glisic, Lee & Beach, 2013; Kastelic, Volger & Sarabon, 2018). Creep of the passive structures induced by prolonged sitting can induce alterations in neuromuscular control and acutely compromise kinesthetic sense of the trunk by delaying reflex muscle activation of the back muscles (Dolan and Green, 2006; Kastelic et al., 2018; Sánchez-Zuriaga, Adams & Dolan, 2010). Hence prolonged sitting increases the challenge of controlling spine motion (Dolan and Green, 2006; Kastelic et al., 2018) and is likely to adversely affect activities such as standing balance performed following extended bouts of sitting. Triglav et al. (2019) also reported that prolonged sitting had an impact on skin sensitivity by significantly increasing cutaneous sensitivity thresholds, which represent another potentially disruptive element of prolonged sitting on the subsequent standing balance control. Although some controversy exists regarding the potential influence of prolonged sitting on cognitive function (Russel et al., 2016), further studies showed that prolonged sitting could also result in a decline of cognitive function, likely due to reduced cerebrovascular blood flow,

associated with a deterioration of perceived mental state (Baker et al., 2018; Carter et al., 2018; Triglav et al., 2019). Hence postural control could also, potentially, be degraded by prolonged sitting position because of an alteration of cognitive function.

In the control condition, our results showed that most postural parameters increased in all the postural tasks, thus characterising an impairment of postural control probably due to the adverse effects of prolonged sitting. This effect was not observed in the MF condition: following the 90 min demanding cognitive task, postural control remained unchanged in the STAT_EO and UNSTAB postural tasks and was only impaired in the STAT_EC task. Consequently, one can conclude that postural control during standing was not impacted by the adverse effect of prolonged sitting in the MF condition, except in the STAT_EC postural task, where MF and prolonged sitting might have adversely affected postural control. Even though sitting postural organisation was not controlled through a kinematic analysis in the present study, participants were constrained to adopt an upright sitting position in the MF condition in order to keep the hands on the keyboard and to stay focus while watching the screen. In the CONT condition, they naturally chose a relaxed slump sitting posture with a flexed lumbar spine, as commonly chosen in daily sitting activities by people when they are free to sit as they pleased (Dolan and Green 2006). While an upright sitting position results in tonic activity of the lumbopelvic stabilizing muscles, there is a very low activation of these muscles with a slump sitting posture, thus resulting in a transition of load from active stabilizing structures to passive spinal structures such as like ligaments and intervertebral discs (Howarth et al., 2013; Mörl and Bradl, 2013; O’Sullivan et al., 2006). During sustained sitting, this increased contribution of the passive tissues to the maintenance of a slump sitting posture has been demonstrated to impair spinal proprioceptive neuromuscular reflexes due to the viscoelastic creep in the passive tissues (Dolan and Green, 2006; Howarth et al., 2013; Mörl and Bradl, 2013; O’Sullivan et al., 2006). As a consequence, the motor control demands for maintaining spinal stability can be increased during activities following extended durations of slump sitting (Howarth et al., 2013). This could explain why postural control during standing was more affected by prolonged sitting with a slump posture in the CONT condition than with an upright posture in the MF condition. Since, to our knowledge, the present study appears to be the first to have highlighted a potential effect of prolonged sitting on postural control during subsequent standing with a quiet stance paradigm, future studies should be conducted in order to examine the influence of different sitting postures on postural control.

The AX-CPT induced a decrease in CR as well as an increase in TCR. Moreover, participants presented higher scores in the NASA-TLX test in terms of MD, PD, TD, FL,

EFFORT and GS in the MF condition than in CONT condition, suggesting that they felt a higher subjective workload after the AX-CPT than after watching the movie (Van der Linden, Massar, Schellekens, Ellenbroek & Verkes, 2006; Smith et al., 2015). Taken together, these results confirm the capacity of the AX-CPT to successfully generate MF (Boksem et al., 2005; Marcora et al., 2009; Pageaux et al., 2013). When focusing on the effects of MF on postural control, our results showed that the AX-CPT impaired postural control only in STAT_EC postural task. Comparing postural parameters between CONT and MF conditions, there was a significantly higher increase of COPX in the MF condition, thus highlighting that postural impairments due to MF also occurred mainly in the frontal plane, although this condition also leads to an increase in the COPS and COPY parameters.

The psychobiological model that has been proposed to explain the impact of MF on endurance performance through the role of perceived exertion during exercise regulation cannot explain MF-related impairments in performance in sports-specific skills and fundamental motor skills such as postural control (Smith et al., 2018). Maintaining and controlling an upright posture requires higher-order processes with a certain amount of attentional resources depending on the complexity of the postural task (the more challenging the postural task, the greater the required attentional resources) (Lajoie et al., 1993; Palluel et al., 2010; Remaud et al., 2012). MF affects cortical structures such as anterior cingulate cortex and prefrontal cortical areas (Martin et al., 2018; Rozand et al., 2015; Pires et al., 2018, Smith & Hauber, 2018). These brain structures are involved in many executive functions such as inhibitory control and attentional processes (Boksem and Tops, 2008), planning process and action monitoring (Boksem et al., 2006) and effort-based decision making (Schweimer et al., 2006). Consequently, MF induced by prolonged cognitive exertion is likely to affect postural control by reducing the ability to deal with attentional control and by impairing the capacity of the postural control system to implement proper postural adjustments. Since postural control was only compromised in conditions of occluded vision, one can hypothesize that the deleterious effects of MF on postural control could be attributable to attentional impairments. Vision deprivation increases attendance to somatic sensory information, which mediates the conscious control of movement by leading individuals to shift toward an associative attention strategy by increasing the focus on internal body sensations (Hyvärinen, Hyvärinen & Linnankoski, 1981; Razon, Basevitch, Land, Thompson & Tenenbaum, 2009). When studying the effects of MF on cycling performance in recreational cyclists, Pires et al. (2018) postulated that MF impaired the capacity to allocate attention to internal sensory signals during a distance-based cycling trial, probably due to alterations in prefrontal activation. In a different experimental context, Diekfuss

et al. (2018) showed that using an internal focus of attention following a period of sleep-deprivation resulted in poorer postural control than using an external focus. Taken together, these results suggest that MF compromised the effectiveness of associative attention strategies (i.e., attending to internal stimuli), thus reinforcing the idea of a perturbation of postural control with MF mainly due to attentional impairments. The absence of a significant effect when subjects had their eyes open emphasises the effectiveness of using vision as an external stimulus, whilst a dissociative attention strategies direct one's focus away from the somatic cues minimizing the effects of MF on postural control. In line with the "constrained-action" hypothesis (Wulf, McNevin & Shea, 2001), McNevin et al. (2003) and Diekfuss et al. (2018) suggested that directing attention towards external stimuli would allow the motor system more to naturally self-organize and to behave more reflexively and automatically whereas internal focus of attention would constrain the subjects to consciously intervene in the control processes resulting in a more active postural control and a degradation of natural movement dynamics.

A 90-minute continuous demanding cognitive task which induced MF affected postural control only when vision was occluded. MF may have induced changes in brain functioning which have affected postural control by compromising the ability to focus attention towards internal stimuli in condition of visual deprivation with increased attendance to somatic sensory cues. When vision was not occluded, MF did not compromise postural control, thus illustrating a beneficial effect of an attentional focus on an external cue in order to deal with the detrimental effects of MF. Since postural control was also impaired after watching a documentary in the control condition, this study illustrates that prolonged sitting produce adverse effects on postural control during standing despite the absence of MF.

Article 3

Clarifying the relation between mental fatigue induced by a prolonged cognitive task and postural control: a hierarchical cluster analysis

Hachard Betty, Noé Frédéric, Ceyte Hadrien, Bru Noëlle, Paillard Thierry

Article soumis pour publication

Article 3 - Clarifying the relation between mental fatigue induced by a prolonged cognitive task and postural control: a hierarchical cluster analysis

1. Abstract

This study aimed to determine whether a similar demanding cognitive task induced various levels of mental fatigue and postural impairments among a homogeneous group of participants. Twenty healthy young adults were recruited. Postural control was assessed using a force platform before and after performing a 90-minute AX-CPT task. Mental fatigue was monitored with a NASA-TLX test and by calculating the percentage of correct responses during the AX-CPT. A hierarchical cluster analysis was performed to categorize the participants' behaviours into subgroups with similar characteristics. The relationship between mental fatigue and postural control was tested by constructing contingency tables with the participants' cluster number assigned as a categorical variable. Results showed that the sustained cognitive task did not similarly affect all the participants. A dose-response relationship between the level of mental fatigue and the degree of postural disturbance was observed only when participants were standing on stable ground with the eyes open. Visual fatigue could explain the heterogeneity of the responses.

Keywords: mental fatigue, cognitive load, postural control, balance, visual fatigue, hierarchical cluster analysis

2. Introduction

Mental fatigue (MF) refers to a change in psychobiological state caused by prolonged period of demanding activity (Boksem et al., 2005; Martin et al., 2018), sleep deprivation (Ma et al., 2009) or sleep loss (Angus & Heslegrave, 1985; Fortier-Brochu, Beaulieu-Bonneau, Ivers & Morin, 2010). Its symptoms are large and varied such as an increased feeling of tiredness, an increased resistance against further effort, a lack of energy, or yet a decreased motivation and alertness (Van Cutsem et al., 2017; Martin et al., 2018). Numerous scientific studies show that MF, on one hand, impairs cognitive performances such as an increasing reaction time and/or a decreasing response accuracy in various cognitive tasks (Boksem et al., 2005; Marcora et al., 2009; Pageaux et al., 2013) and on the other hand, can also negatively impact physical performance, such as a decreasing endurance performance. The apparent increasing of effort due to MF leads to a precocious exercise disengagement (MacMahon et al., 2014; Marcora et al., 2009; Martin et al., 2018; Pageaux et al., 2013) which might impair not only sports-specific physical/technical performance (Le Mansec et al., 2018; Smith et al., 2018) but also fundamental motor skills such as pointing and balance tasks (Rozand et al., 2015; Ma et al., 2009; Cheng et al., 2018). Balance is essential to carrying out daily tasks without falling such as reaching or locomotion (Paillard, 2017b) and its control requires a certain level of attention and is likely to be negatively affected by MF (Diekfuss et al., 2018; Ma et al., 2009; Cheng et al., 2018) possibly due to impairments of executive functions and disturbances in sensory integration and reweighting (Cheng et al., 2018; Rozand et al., 2015; Smith et al., 2018).

Nevertheless, large inter-individual differences have been observed and quantified for numerous cognitive and behavioural performance measures following sleep deprivation (Tkachenko & Dinges, 2018; Van Dongen et al. 2004). Some individuals show no sign of impairment in response to total sleep deprivation or chronic partial sleep restriction whereas others can exhibit substantial decrements of vigilance and attentional performances as well as higher-order executive functions (Tkachenko & Dinges, 2018). Hence a similar carefully controlled experimental manipulation (a period of sleep deprivation or a sustained cognitive task) is likely to produce different levels of MF with different MF-related cognitive and physical performance impairments within a homogeneous population. Even though inter-individual differences have been widely investigated in the domains of cognitive performance and subjective reports with sleep deprivation paradigm, no study, to our knowledge, has been performed in order to specifically address the issue of inter-individual variability with a demanding cognitive task and its effects on physical performance.

Consequently, this study was undertaken in order to investigate differences in individual responses to a similar demanding cognitive task. The purpose was two-fold: first to form a classification system of MF levels using a hierarchical cluster analysis (HCA) performed on subjective workload and cognitive data; and second to determine whether physical performance impairments were related to the participants' MF levels. Cluster analysis is a multivariate statistical method which places individuals into a cluster that contains other individuals with similar characteristics, thus enabling the identification of natural groupings that may exist in a population (White & McNair, 2002). We have chosen to study the influence of participants' MF levels on the fundamental motor skill that is the postural control. It was hypothesized that participants who performed a similar prolonged continuous demanding cognitive task would not demonstrate a similar level of MF thus engendering different levels of impairment on postural control.

3. Methods

3.1. Subjects

Twenty healthy young right-handed subjects – thirteen men and seven women [mean (SD): age 21.8 (1.7) years old; height: 173.6 (9.8) cm; weight: 69.4 (11.5) kg] volunteered to participate in the study. Exclusion criteria included a documented postural control disorder or a medical condition that might affect postural control, a neurological or mental disorder, proven attention deficit disorder and a musculoskeletal impairment in the past 2 years. Participants were asked to avoid strenuous activity 48h before the data collection session and not to consume caffeine, alcohol, cigarette or any psychoactive substances the day of the experiment. They all gave their written informed consent to participate in the experiment, in accordance with the declaration of Helsinki.

3.2. Experimental treatments

Mental fatigue (MF) was induced by performing the AX-Continuous Performance Test (AX-CPT) for 90 min on a computer (Cedrus, SuperLab®6, USA). In this test, sequences of letters (24-point uppercase Arial font) were visually presented at the centre of a black screen one at a time in a continuous fashion (Marcora et al., 2009; Pageaux et al., 2013). Target trials were defined by a paired cue-probe in which the cue was the letter A and the probe was the

letter X. Non-target trials were represented by three trial types: B-X trials, in which an invalid cue (non-A) preceded the probe (X); A-Y trials, in which a valid cue (A) was followed by an invalid probe (non-X); and B-Y trials, in which an invalid cue was followed by an invalid probe. All trials were presented in a pseudorandom order, with the following frequency of occurrence: 70% of target trials (A-X), 10% of non-target trials B-X, 10% of non-target trials A-Y and 10% of non-target trials B-Y. Target and non-target trials were presented with red letters. To increase task difficulty, two white letters were presented as distractors between cue and probe red letters. Each letter (red and white) was presented during 300 ms, followed by 1200 ms interval. A cross appeared at the centre of the screen in order to distinguish each trial. Participants were instructed to press the letter “p” of the keyboard on target trials, and the letter “q” of the keyboard on non-target trials. Any incorrect or missing response induced a beep sound transmitted to the participants by headphones to improve speed and accuracy. The 90 min test was split in ten blocks of 9 min and the percentage of correct responses (CR) was continually calculated in each block.

3.3. Subjective workload assessment

The National Aeronautics and Space Administration - Task Load Index (NASA-TLX) (Hart & Staveland, 1988), translated and adapted by Maincent et al. (2005), was used to assess subjective mental workload through a paper-and-pencil version. This test was completed after carrying out the 90 min AX-CPT. It allows for an understanding of the workload sources (Hart & Staveland, 1988). This test relies on the following subsequent dimensions: mental demand (MD), physical demand (PD), temporal demand (TD), frustration level (FL), effort (EFFORT), performance (PERF) and on a global score (GS). Participants assessed each dimension using non-graduated bipolar scales, ranging from “low” to “high”, for which scores were then calculated from 0 to 100. Next, in each paired combination of the six dimensions (totalling fifteen pairs), the subjects chose the dimension which was the more related to the definition of workload, giving a weighting factor for all dimensions. Then, each dimension score was multiplied by the appropriate weight. A global score was then obtained by averaging all the weighted dimensions’ scores.

3.4. Postural assessment

Postural control was assessed before (PRE) and after (POST) performing the AX-CPT. Three balance tasks were carried out while asking participants to stand on a force platform (Stabilotest® Techno Concept, Mane, France) and to sway as little as possible during 60s: a stable task with eyes open (STAT_EO), a stable task with eyes closed (STAT_EC) and an unstable task (UNSTAB) when standing on a wobble board (Balance-board, Sissel® GmbH, Bad Dürkheim, Germany) which was placed on the force platform. In each balance task, participants stood with parallel feet with a 2 cm spacing between the heels with extended legs. Two familiarization trials were performed for each balance task before data acquisition in order to avoid any learning effect (Cug & Wikstrom, 2014). Displacements of the centre of foot pressure (COP) were recorded at 40 Hz. COP surface area (COPS: 90% confidence ellipse), mean COP velocity on the medio-lateral and antero-posterior axes (respectively COPX and COPY) were calculated. The smaller these parameters, the better the postural control (Paillard & Noé, 2015). The relative increases (RI) were calculated from each COP parameter as follows: $RI = (POST - PRE) / PRE$. This makes it easy to obtain interpretable descriptors to characterize the evolution of the variables between PRE and POST measures while limiting the influence of the heterogeneity between participants at baseline (PRE).

3.5. Statistical analysis

A hierarchical cluster analysis (HCA) was performed to categorize the participants' behaviours into subgroups with similar characteristics (Watelain, Barbier, Allard, Thevenon & Angué, 2000). Data from the AX-CPT, the NASA-TLX test and postural assessment were independently analysed. The hierarchical cluster method (Ward, 1963) was used in a stepwise fashion on the basis of the principal component scores obtained from a normalized principal component analysis (PCA) that was processed as a preliminary step. Concerning data from the AX-CPT, a PCA was specifically performed with the CR of the ten blocks. Each dimension score and the global score from the NASA-TLX test were used as input data in a single specific PCA. When specifically focusing on the data from the postural assessment, each balance task was analysed in a specific PCA with RI and PRE values of each COP parameter (COPS_PRE, COPX_PRE, COPY_PRE, COPS_RI, COPX_RI and COPY_RI) as input values to consider initial levels and evolutions of participants.

In order to examine the relationships that could exist between behaviours typologies from cognitive performance / subjective workload and postural data, the cluster number of each participant was assigned as a new categorical variable for any given variable. Then, contingency tables between cognitive performance / subjective workload and postural categorical variables could be constructed. The links between these two variables were tested with the Fisher's exact test for count data. All analyses were performed with the R statistical software R (R Core Team, 2016) especially with the FactomineR package (Lê, Josse, Husson, 2008). The level of significance was set at $p < 0.05$.

4. Results

Due to a technical problem, only 19 of the 20 subjects were considered for the analysis. Table 1 illustrates the results of the HCA performed on the AX-CPT variables. Three clusters were identified. Three clusters were also identified when the HCA was performed on the NASA-TLX (Table 2) and on the postural variables in each balance task (Table 3).

Relying on clusters from the HCA, contingency tables between AX-CPT, NASA-TLX and postural categorical variables were constructed by replacing for each subject the value of a given variable by the number of the assigned cluster. In the STAT_EO balance task, the Fisher's exact test showed that there was a significant association between CR in the AX-CPT and postural variables ($p = 0.01231$). Figure 1 presents the percentage of association between AX-CPT and postural data in the STAT_EO balance task. The two subjects from cluster 1 of AX-CPT (with lower CR in blocks 2, 3, 4, 5, 6 and 10 than those of the whole group) were included in cluster 1 and 2 of balance. Cluster 1 of balance groups encompasses participants with higher relative increases of COPX and COPY whereas cluster 2 of balance includes participants with lower COPS_PRE and higher COPS_RI than those of the whole group. Individuals from cluster 2 of AX-CPT (participants with lower CR in blocks 1 and 7 than those of the whole group) mostly belong to cluster 2 and 3 of posture. The cluster 3 of posture was characterized by higher COPS_PRE and COPX_PRE and lower COPS_RI). Finally, all the individuals from cluster 3 of AX-CPT (those with higher CR in blocks 1, 4, 6, 7, 8, 9, and 10 than those of the whole group) also belong to cluster 3 of posture.

The Fisher's exact test also showed that there was a significant relationship between NASA-TLX and postural variables ($p = 0.02794$). Figure 2 presents the percentage of association between postural and NASA-TLX variables according to participants' clusters membership.

All the individuals belonging to cluster 1 of NASA-TLX (with low GS, MD and EFFORT dimensions' scores) belong to cluster 3 of posture. Individuals from cluster 2 of NASA-TLX (with lower PERF dimensions' score than the whole group) mostly belong to clusters 2 and 3 of posture. Finally, half of the subjects from cluster 3 of NASA-TLX (with higher TD, FL and GS dimensions' score than the whole group) belong to cluster 1 of posture whereas the others subjects are included in clusters 2 and 3 of posture.

Table 1. Clusters characteristics of AX-CPT according to the percentage of correct responses

	Overall mean	Mean in clusters		
		C1 (n=2) [S17; S19]	C2 (n=11) [S1; S2; S3; S4; S5; S6; S9; S10; S14; S18; S20]	C3 (n=6) [S7; S8; S11; S12; S13; S15]
CR1	96,78	96,67	96,06*	98,15*
CR2	95,96	90,00*	95,96	97,96
CR3	95,15	87,78*	95,45	97,04
CR4	94,80	83,33*	94,75	98,70*
CR5	95,85	87,22*	96,06	98,33
CR6	95,15	91,11*	94,34	97,96*
CR7	95,09	95,00	93,33*	98,33*
CR8	94,44	91,11	93,43	97,41*
CR9	94,85	91,11	94,04	97,59*
CR10	93,74	82,22*	93,84	97,41*

CRn: percentage of correct in the n block. C1: cluster1; C2: cluster 2; C3: cluster 3. The number in the brackets indicates the identification number of the subjects that are included in a specific cluster. * illustrates a significant difference between the value in a specific cluster and the overall mean value of the whole group ($p < 0.05$).

Table 2. Clusters characteristics of NASA-TLX

	Overall mean	Mean in clusters		
		C1 (n=4) [S6; S8; S12; S13]	C2 (n=11) [S1; S2; S3; S4; S5; S7; S10; S14; S15; S18; S19]	C3 (n=4) [S9; S11; S17; S20]
MD	64,40	22,13*	74,20	79,76
PD	37,14	29,89	31,76	59,21
TD	45,16	36,94	35,90	78,9*
PERF	62,63	76,31	52,31*	77,34
EFFORT	67,61	43,83*	71,27	81,36
FL	37,95	17,26	35,73	64,8*
GS	59,68	44,50*	57,81	80,03*

MD: Mental Demand; PD: Physical Demand; TD: Temporal Demand; PERF: Performance; EFFORT: Effort; FL: Frustration Level; GS: Global Score; C1: cluster1; C2: cluster 2; C3: cluster 3. The number in the brackets indicates the identification number of the subjects that are included in a specific cluster. * illustrates a significant difference between the value in a specific cluster and the overall mean value of the whole group ($p < 0.05$).

Table 3. Clusters characteristics in each postural task

Postural task	Variables	Overall mean	Mean in clusters		
			C1 (n=2) [S17; S20]	C2 (n=7) [S2; S3; S5; S9; S14; S18; S19]	C3 (n=10) [S1; S4; S6; S7; S8; S10; S11; S12; S13; S15]
STAT_EO	COPS_PRE	237,95	171,43	164,32*	302,81*
	COPS_RI	0,27	0,55	0,66*	-0,06*
	COPX_PRE	6,56	5,23	5,92	7,27*
	COPX_RI	-0,01	0,55*	-0,05	-0,10
	COPY_PRE	4,98	4,71	4,37	5,47
	COPY_RI	0,03	0,54*	-0,05	-0,01
			C1 (n=2) [S5; S12]	C2 (n=11) [S2; S3; S4; S6; S7; S8; S10; S11; S14; S15; S18]	C3 (n=6) [S1; S9; S13; S17; S19; S20]
STAT-EC	COPS_PRE	367,15	298,30	441,49*	253,80
	COPS_RI	0,32	0,40	0,06*	0,78*
	COPX_PRE	9,42	14,70*	9,39	7,72*
	COPX_RI	0,19	-0,21*	0,15	0,39*
	COPY_PRE	8,03	11,42*	8,59	5,87*
	COPY_RI	0,27	-0,20*	0,20	0,56*
			C1 (n=4) [S9; S11; S12; S15]	C2 (n=13) [S1; S2; S3; S4; S6; S7; S8; S13; S14; S17; S18; S19; S20]	C3 (n=2) [S5; S10]
UNSTAB	COPS_PRE	415,35	207,71*	442,84	651,93*
	COPS_RI	0,07	0,48*	-0,02	-0,18
	COPX_PRE	11,04	9,73	10,71	15,83*
	COPX_RI	0,04	0,13	0,02	0,04
	COPY_PRE	8,94	9,68	7,75*	15,21*
	COPY_RI	0,09	-0,08	0,19*	-0,22

STAT_EO: static postural test with eyes opened; STAT_EC: static postural test with eyes closed; UNSTAB: unstable postural test; C1: cluster1; C2: cluster 2; C3: cluster 3; RI: relative increase. The number in the brackets indicates the identification number of the subjects that are included in a specific cluster. * illustrates a significant difference between the value in a specific cluster and the overall mean value of the whole group ($p < 0.05$).

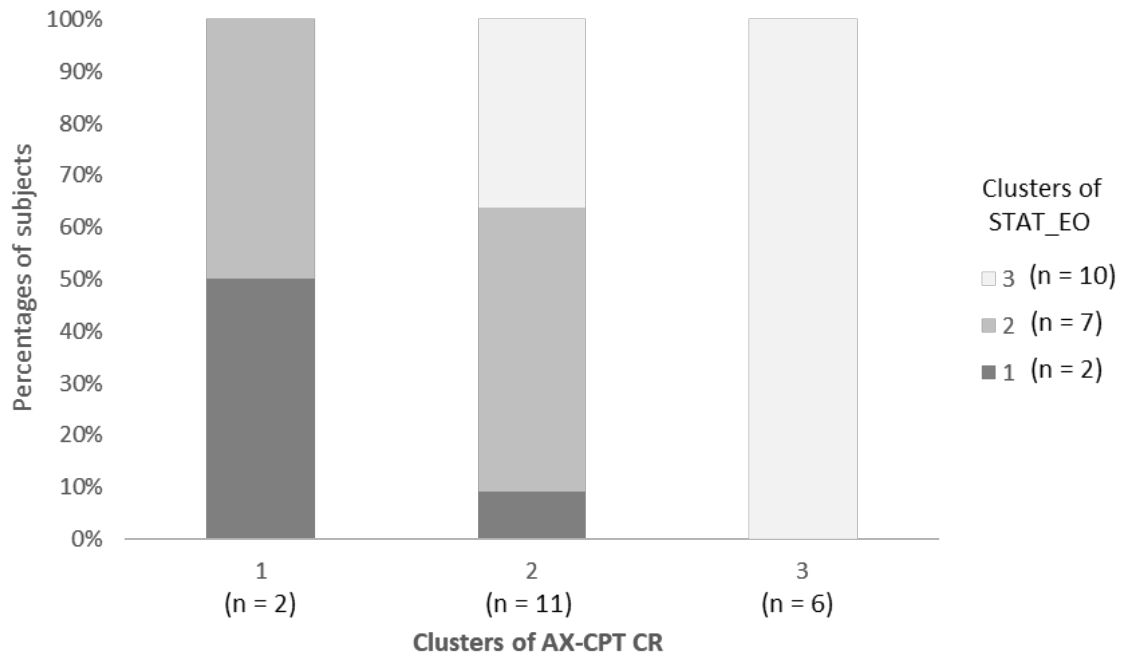


Figure 1. Percentage of association between AX-CPT CR and STAT_EO variables according to participants' clusters membership.

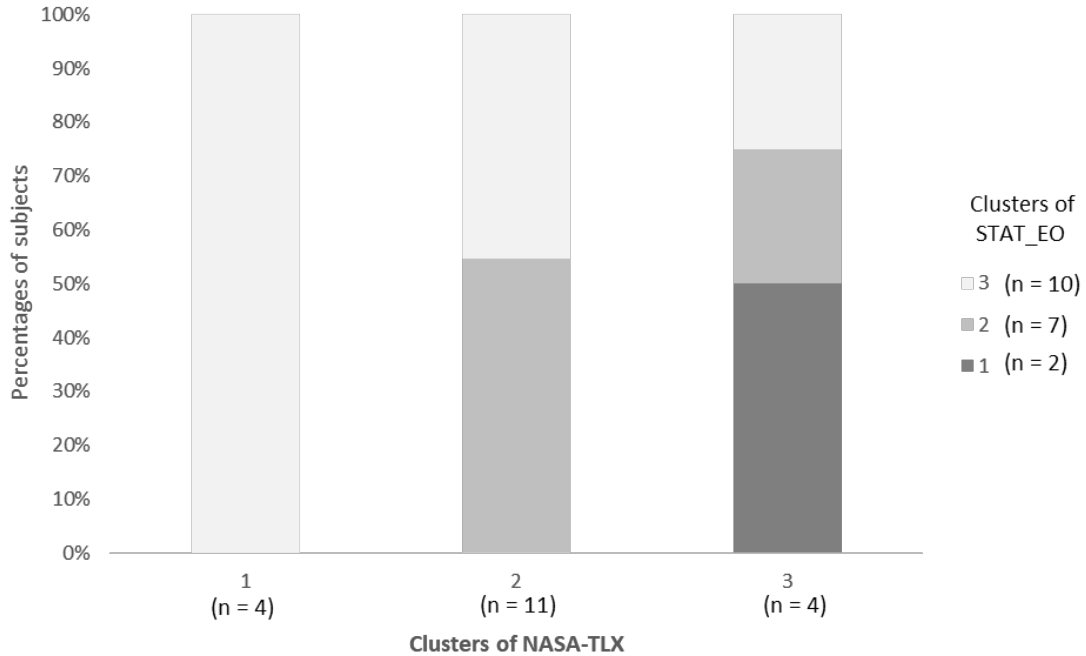


Figure 2. Percentage of association between NASA-TLX and STAT_EO variables according to participants' clusters membership.

5. Discussion

This study aimed to determine whether a similar demanding cognitive task induced various levels of MF and postural impairments among a sample of healthy adult participants. The HCA revealed a dose-effect relationship between the level of MF (characterized by NASA-TLX and AX-CPT responses) and the degree of postural disturbance only in the STAT_EO postural task.

Completing the AX-CPT for 90 minutes requires sustained visual attention (Ricchio, Reynolds, Lowe & Moore, 2002) and may have generated visual fatigue. Cail & Salsi (1992) showed that visual fatigue induced by working on a screen could be associated with a high workload. Visual fatigue is a physiological phenomenon resulting from excessive stimulation of eye muscles and retina to maintain a clear image (Cail & Salsi, 1992). It involves both peripheral oculomotor and central mechanisms (Dubois-Poulsen, 1969; Kovarski, 2016). Visual fatigue can result in subjective symptoms, physiological changes and decreased visual performance (accommodation and vergence disorders, decreased visual acuity, loss of contrast sensitivity and decreased amplitude of visual evoked potentials) (Cail & Salsi, 1992). During the AX-CPT, individuals had to fix the centre of the screen where the letters briefly appeared. Prolonged fixation of the gaze on a screen that involves restricted eye movement with high convergence is likely to cause visual fatigue (Cail & Salsi, 1992; Dubois-Poulsen, 1969; Gosselin, 2003). Moreover, a negative contrast on the screen (light characters on a dark background) and the use of red letters (located at the end of the visible spectrum) as in the AX-CPT would increase visual fatigue by inducing a decrease in the critical fusion frequency (CFF) (Cail & Salsi, 1992). A decrease in the CFF would rather characterize a decrease of the information processing in the central nervous system than a fatigue of the visual system by itself (Cail & Salsi, 1992). Csathó et al (2010) showed that visual fatigue was involved in reducing cognitive performance during a prolonged visual task. These authors suggested that the effects of fatigue on cognitive performance were not only related to perceptual disorders (impaired vision of stimuli), but rather to a deterioration in attentional treatment.

The AX-CPT is typically a task that requires sustained visual attention that can lead to visual fatigue. Our results suggest that visual fatigue may have been more pronounced in individuals who were more affected by the completion of AX-CPT, with a higher deterioration in postural control in the STAT_EO postural task. Several authors have suggested that visual fatigue can impact postural control by altering visual information and/or their integration (Dubois-Poulsen, 1969; Matheron, 2012; Kapoula, Delfosse & Bremond-Gignac, 2016). In a

different context, Park, An and Moon (2017) showed that the prolonged use of a smartphone inducing visual fatigue could disrupt postural control. It is interesting to note that individuals who experienced a greater deterioration in postural control after the AX-CPT were those with the best postural parameters at baseline. We can assume that these individuals were better able to exploit the visual cues than the other in order to perform the postural task or that they presented a higher dependency to visual cues to control an upright posture. Because subjects who presented a higher visual dependency to postural control are more sensitive to sustained visual stimulation (Fantin, Schaeffer, Vanini & Ceyte, 2019), these individuals might have experienced an "over-stimulation" of the visual cues during the AX-CPT. This could have resulted in an impairment of their ability to use visual cues in a subsequent postural task associated with a more marked disturbance of postural control than other individuals. On the contrary, one can postulate that participants who presented lower MF following the AX-CPT also were less visually fatigued, thus explaining their reduce degradation of postural control when they stood on a stable support with the eyes open. This less pronounced effect of the AX-CPT in these subjects may be related to a visuospatial experience on computer screens. It has been widely demonstrated that video game experience can enhance several visual and cognitive processes and limit the alteration of sustained visual attention due to prolonged engagement in a demanding visual task (Dye, Green & Bavelier, 2009; West, Al-Aidroos & Pratt, 2013). In the STAT_EC postural task, visual fatigue would not impact postural control since the contribution of visual cues was non-existent. In the unstable postural task, although subjects had the eyes open, the alteration of visual information induced by the AX-CPT might have been compensated by an increased contribution of vestibular and proprioceptive cues due to higher joint movements (Ivanenko, Solopova & Levik, 2000).

This study highlighted the heterogeneity of individuals' responses to a sustained cognitive task that was used to induce MF, with a dose-response relationship between the level of MF and the degree of postural disturbance that could be observed only when participants were standing on stable ground with the eyes open. Visual fatigue could explain the heterogeneity of the responses. Future studies about the effect of MF on postural performance should integrate optometric tests in order to assess the level of visual fatigue associated with the performance of a cognitive task which required sustained visual attention.

Partie III - Discussion et conclusion générales

1. Rappel des principaux résultats

Ce travail de recherche visait à approfondir les connaissances concernant les effets des contractions volontaires et électro-induites sur le contrôle postural, ainsi qu'à étudier les effets de la fatigue mentale sur le contrôle postural.

Le **premier objectif** consistait à comparer les effets de contractions fatigantes volontaires et électro-induites sur le contrôle postural, en normalisant la localisation et l'amplitude de la fatigue musculaire. Le **deuxième objectif** était d'identifier si la fatigue mentale induite par une tâche cognitive continue, prolongée et exigeante a un impact sur le contrôle postural. Enfin, le **troisième objectif** se rapportait à déterminer si les individus présentaient des sensibilités différentes à une tâche générant de la fatigue mentale.

Les contractions fatigantes volontaires et électro-induites perturbent le contrôle postural et induisent des mécanismes compensatoires. En raison de plus grandes perturbations centrales générées par les contractions volontaires, les mécanismes compensatoires sont plus importants suite à cette modalité de contraction.

D'après les résultats de la deuxième et de la troisième étude, la fatigue mentale affecte le contrôle postural dans certaines conditions. De plus, il paraît indispensable de prendre en compte l'hétérogénéité des comportements des individus.

1.1. Fatigue physique

Le but de la première étude était de comparer les effets de contractions fatigantes VOL et ES (par le biais d'une perte de force équivalente), sur le contrôle postural, la CMV et le niveau d'activation volontaire. Grâce à ces mesures et aux enregistrements EMG, l'objectif était de caractériser les altérations induites par ces deux modalités de fatigue, ainsi que les mécanismes compensatoires associés.

Pour une même perte de force, la récupération de la CMV a débuté plus rapidement après l'exercice ES qu'après l'exercice VOL. Seules les contractions volontaires fatigantes ont généré une baisse du niveau d'activation volontaire, ce qui signifie qu'une fatigue centrale était présente uniquement après l'exercice VOL (Kent-Braun, 1999). Cela pourrait expliquer l'allongement du temps de récupération de la CMV dans le cas des contractions volontaires. La perturbation centrale résulte de changements liés aux processus corticaux intrinsèques et/ou à la commande descendante et/ou à l'excitabilité des motoneurones spinaux (Taylor et al., 1996, 2006). Cependant, dans le cas de la fatigue centrale, il est possible que la commande volontaire

puisse augmenter le rendement cortical mais que ce rendement augmenté demeure insuffisant pour surmonter la réactivité réduite des mécanismes spinaux (Rothwell, 2009). Ceci pourrait expliquer pourquoi l'activité EMG des muscles de la jambe (le soléaire et le tibial antérieur) augmente davantage après l'exercice VOL qu'après l'exercice ES pour limiter les effets perturbateurs de la fatigue sur le contrôle postural. Contrairement aux contractions électro-induites générées de façon artificielle, les contractions volontaires dépendent entièrement de la commande centrale, ce qui pourrait expliquer la présence d'une fatigue centrale uniquement après les contractions volontaires fatigantes (Hortobagyi et al., 1999). Néanmoins, la durée de l'exercice volontaire (41,53 min) beaucoup plus élevée que celle de l'exercice électro-induit (6,95 min) pour parvenir à la même perte de force, peut également expliquer la présence d'une fatigue centrale seulement après l'exercice volontaire. En effet, Froyd et al. (2016) et Paillard et al. (2014) ont rapporté que plus l'exercice est long, plus la fatigue centrale est importante pour une intensité d'exercice donnée. La présence d'une durée d'exercice plus importante avec l'exercice VOL pourrait être liée au fait que pour une intensité donnée de contractions musculaires sous-maximales, le coût énergétique du développement de force est plus élevé pour des contractions électro-induites que pour des contractions volontaires (Vanderthommen et al., 2003). Cependant, malgré une activité glycolytique plus élevée avec des contractions électro-induites, la fatigue périphérique n'a pas été plus marquée pour l'exercice ES que pour l'exercice VOL. En effet, au vue des résultats, les valeurs de CMV étaient plus faibles pour l'exercice VOL que l'exercice ES, 5 min après l'arrêt de l'exercice. Ces valeurs de CMV inférieures peuvent s'expliquer par la durée d'exercice plus longue en VOL comparativement à ES, laquelle générerait de plus grands changements au niveau des propriétés contractiles (Fauler et al., 2012 ; Fitts, 2008 ; Jones et al., 2006). Concernant les résultats de la RPE, les deux exercices ont abouti à des valeurs similaires de perception (élevée) de l'effort. L'exercice VOL a nécessité un effort de longue durée, tandis que l'exercice ES a eu une durée relativement courte mais il a engendré une sensation désagréable liée à la stimulation électrique.

Au regard des résultats obtenus sur les paramètres posturaux, les contractions volontaires fatigantes ont davantage affecté le contrôle postural que les contractions électro-induites fatigantes (Paillard & Noé, 2015), malgré une perte de force similaire induite par les deux modalités d'exercices. Ces résultats sont concordants avec ceux de Paillard et al. (2010a, b), qui avaient certes employé des exercices VOL et ES de même durée et de même intensité, mais les pertes de force étaient inégales. D'après l'ensemble de ces observations, dans le cadre d'un exercice fatigant, les deux modalités de contractions altèrent le contrôle postural mais les effets altérants sont plus importants après l'exercice VOL qu'après l'exercice ES, quelle que soit la

durée de l'exercice et le niveau de perte de force. Deux raisons peuvent expliquer ces résultats. D'une part, la fatigue centrale présente uniquement après l'exercice VOL pourrait dégrader une tâche motrice fine telle que le contrôle postural (Paillard, 2012 ; Paillard et al., 2014). D'autre part, au cours d'une contraction musculaire volontaire sous-maximale, les unités motrices sont progressivement recrutées de façon ordonnée, des plus petites aux plus grosses (Henneman et al., 1965), c'est-à-dire de la profondeur du quadriceps fémoral à sa surface (Lexell et al., 1983). En revanche, la stimulation électrique neuromusculaire active les unités motrices situées sous les électrodes de stimulation (Vanderthommen et al., 2003). Etant donné que les unités motrices de gros calibre se trouvent principalement à la surface du quadriceps fémoral (Lexell et al., 1983), lors de contractions électro-induites, elles sont activées avant les unités motrices de petit calibre. Ainsi, les contractions électro-induites fatigantes affecteraient davantage les fibres musculaires de type II. L'intensité des contractions de notre protocole correspondait à 20 % de la CMV. A cette intensité et au cours des contractions volontaires, les unités motrices de petit calibre sont les premières activées. Ce sont donc les fibres musculaires de type I qui ont été les plus affectées par l'exercice VOL. Or la posture est spécialement contrôlée par les fibres de type I (Paillard, 2017a) qui sont localisées en profondeur dans le muscle. La dégradation du contrôle postural plus marquée après l'exercice VOL qu'après l'exercice ES peut donc s'expliquer par la fatigue des fibres de type I, qui sont particulièrement impliquées dans le contrôle de la posture. Les résultats de notre étude confortent la suggestion de Paillard et al. (2010a), selon laquelle la perturbation du contrôle postural est plus influencée par la nature de la contraction musculaire (volontaire vs artificielle) et le type d'unité motrice sollicitée (tonique vs phasique) que par l'amplitude de perte de force.

Afin de limiter les effets préjudiciables de la fatigue musculaire sur le contrôle postural, le SNC met en œuvre des mécanismes compensatoires (Paillard, 2012). Parmi ces mécanismes, une réorganisation de la coordination multi-articulaire peut s'observer, avec une augmentation de la participation des muscles non fatigués (Bonnard et al., 1994 ; Gribble and Hertel, 2004a ; Ritzmann et al., 2016 ; Singh and Latash, 2011). Dans notre étude, les résultats EMG ont en effet montré une augmentation de l'activité du muscle soléaire après les exercices VOL et ES, avec un effet plus marquant pour l'exercice VOL. De plus, l'activité du tibial antérieur a également augmenté mais pour l'exercice VOL uniquement. Ces résultats EMG confirment l'augmentation de la contribution des muscles de la cheville après la fatigue du quadriceps fémoral. Ce mécanisme compensatoire illustre l'accroissement de la participation des muscles distaux non fatigués pour limiter les perturbations posturales liées à la fatigue de la musculature proximale (Paillard, 2012 ; Ritzmann et al., 2016). Les mécanismes compensatoires sont plus

prononcés après l'exercice VOL (l'activité neuromusculaire étant plus importante après cet exercice), ce qui met en évidence un contrôle postural moins économique. Ceci est en accord avec la dégradation du contrôle postural plus marquée après l'exercice VOL qu'après l'exercice ES sous l'effet d'une plus grande perturbation centrale. L'augmentation de l'activité des muscles soléaire et tibial antérieur après l'exercice VOL caractérise une réponse posturale classiquement observée en présence de fatigue. Il s'agit d'un accroissement de la co-activation musculaire, afin d'augmenter la raideur articulaire et de limiter les oscillations posturales (Kennedy et al., 2012 ; Paillard, 2012 ; Ritzmann et al., 2016). Par ailleurs, le contrôle postural était uniquement altéré immédiatement après l'exercice fatigant mais pas après quelques minutes de récupération. Les mécanismes compensatoires ont donc été relativement efficaces pour contrecarrer les perturbations posturales dues à la fatigue et ainsi le contrôle postural a pu être rétabli après une courte période de récupération.

Il est important de relever que l'exercice ES a également conduit à des mécanismes compensatoires, même si ces derniers ont été plus prononcés après l'exercice VOL. Ces résultats vont donc à l'encontre des suggestions de Monjo & Forestier (2015) et Monjo et al. (2015), qui postulaient que la fatigue générée par l'ES ne pouvait pas être interprétée par le SNC de façon précise. Selon ces auteurs, le SNC ne pouvait pas prédire les conséquences sensorielles du mouvement en raison d'un réajustement interne restreint, entraînant un contrôle moteur prédictif inapproprié et l'absence de mécanismes compensatoires. Les résultats EMG de notre étude suggèrent au contraire que les signes de fatigue induits par l'exercice ES sont pris en compte par le SNC, puisque l'activité d'un muscle distal non fatigué (le soléaire) a augmenté après cet exercice. Ceci appuie l'hypothèse émise par Paillard (2015), selon laquelle les signaux de fatigue occasionnés par les contractions électro-induites ne peuvent être ignorés par le SNC puisque les entrées sensorielles qu'elles induisent sont intégrées au niveau cortical. En effet, Veldman et al. (2014) ont montré que des contractions stimulées réalisées à une intensité sous-maximale (proche du seuil moteur) peuvent exciter les afférences musculaires Ia, les afférences Ib des organes tendineux de Golgi, les afférences du groupe II des récepteurs cutanés à adaptation lente et rapide et les afférences musculaire du groupe II. D'après ces mêmes auteurs, les contractions stimulées pourraient affecter l'excitabilité de l'aire somatosensorielle primaire controlatérale, de l'aire motrice supplémentaire, du cortex prémoteur dorsal, du cortex moteur primaire, du cortex pariétal postérieur, du cervelet ipsilatéral et de l'aire somatosensorielle secondaire bilatérale. Les différents mécanismes de contrôle postural qui ont été observés à la suite des exercices VOL et ES peuvent être explorés selon la théorie du gouverneur central de Noakes et al. (2005). D'après ces auteurs, la

performance motrice (dont les tâches sous-maximales comme la motricité fine) est régulée de façon centrale au niveau cérébral par une intégration complexe et dynamique des feedbacks physiologiques et biochimiques et d'autres feedbacks sensoriels provenant de la périphérie. Selon Noakes et al. (2005), la fatigue est une sensation qui résulterait de la perception consciente et de l'interprétation des processus de régulation subconscients.

1.2. Fatigue mentale

L'objectif de la deuxième étude était d'étudier si la fatigue mentale induite par une tâche cognitive continue, prolongée et exigeante avait un impact sur le contrôle postural. Au regard des résultats, la fatigue mentale affecterait effectivement le contrôle postural. La fatigue mentale a néanmoins dégradé le contrôle postural uniquement en l'absence d'informations visuelles. Étonnement, le visionnage d'un documentaire qui est classiquement utilisé comme une condition contrôle dans de nombreuses études (Marcora et al., 2009 ; Pageaux, Marcora & Lepers, 2013 ; Smith et al., 2015) a également affecté le contrôle postural dans toutes les tâches posturales. Cette dégradation pourrait s'expliquer par les effets délétères d'une position assise prolongée sur le contrôle postural lors d'une position debout subséquente. Bien que ces effets puissent également se produire en présence de fatigue mentale, le contrôle postural a été davantage altéré en condition de fatigue mentale qu'en condition contrôle, dans la tâche posturale stable avec les yeux fermés. Dans cette tâche, l'altération du contrôle postural en présence de fatigue mentale est donc confirmée.

Au cours de l'expérimentation, les participants sont restés assis pendant 90 min, que ce soit pour visionner le documentaire ou pour effectuer le test de l'AX-CPT. Baker et al. (2018) ont montré qu'une position assise prolongée pouvait induire un inconfort dans la région lombaire, en raison de contraintes prolongées sur les tissus passifs. De manière plus spécifique, le maintien d'une position assise prolongée peut induire une déformation résiduelle des tissus passifs viscoélastiques du dos (zone lombaire) et une diminution de la rigidité passive des articulations vertébrales de la même zone (Howarth et al., 2013 ; Kastelic et al., 2018). Cette déformation des structures passives peut provoquer des altérations du contrôle neuromusculaire et compromettre de façon aiguë la perception kinesthésique du tronc en retardant l'activation réflexe des muscles extenseurs dorsaux (Dolan and Green, 2006 ; Kastelic et al., 2018 ; Sánchez-Zuriaga et al., 2010). La position assise prolongée peut ainsi dégrader le contrôle des mouvements du tronc (Dolan and Green, 2006 ; Kastelic et al., 2018) et potentiellement avoir un impact perturbateur sur toutes les activités motrices réalisées après être resté assis durant

une longue période. Triglav et al. (2019) ont également révélé qu'une position assise prolongée entraînait une augmentation significative des seuils de sensibilité cutanée plantaire. Malgré une absence de consensus quant aux effets d'une position assise prolongée sur les fonctions cognitives (Russel et al., 2016), plusieurs études ont mis en évidence qu'une position assise prolongée pouvait également entraîner un déclin momentané des fonctions cognitives, probablement causé par une diminution du débit sanguin cérébral (Baker et al., 2018 ; Carter et al., 2018 ; Triglav et al., 2019). En considérant l'ensemble de ces études, plusieurs facteurs peuvent ainsi expliquer la dégradation du contrôle postural en position érigée à la suite d'une position assise prolongée.

Après le visionnage du documentaire, la plupart des paramètres posturaux ont augmenté dans toutes les tâches posturales, ce qui caractérise une dégradation du contrôle postural (Paillard & Noé, 2015). Cette dégradation pourrait s'expliquer par les effets délétères d'une position assise prolongée. Ce phénomène n'a pas été observé dans la condition de fatigue mentale. En effet, après la réalisation de l'AX-CPT le contrôle postural s'est uniquement dégradé dans la tâche posturale stable sans vision, tandis qu'il est resté inchangé dans les autres tâches posturales. Le contrôle postural semble donc ne pas avoir été impacté par un effet perturbateur de la position assise prolongée en condition de fatigue mentale, à l'exception de la tâche sur support stable les yeux fermés. L'observation d'une dégradation du contrôle postural spécifique à cette tâche posturale semble plutôt attribuable à un effet de la fatigue mentale. Bien que dans notre étude la position assise n'ait pas été contrôlée par une analyse cinématique, les individus étaient contraints d'adopter une position assise droite durant la réalisation de l'AX-CPT, afin de garder les mains sur le clavier et de se focaliser sur l'apparition des lettres sur l'écran. Dans la condition contrôle, les individus se sont certainement assis dans une position légèrement avachie avec une flexion marquée au niveau de la zone lombaire, comme c'est souvent le cas lorsqu'on est libre de s'asseoir sans contrainte particulière (Dolan et Green, 2006). Une position assise droite entraîne une activité tonique des muscles stabilisateurs lombo-pelviens, alors que ces muscles sont très faiblement activés lors d'une posture assise affaissée. Ceci engendre un transfert de charge des structures stabilisatrices actives vers les structures vertébrales passives telles que les ligaments et les disques intervertébraux (Howarth et al, 2013 ; Mörl et Bradl, 2013 ; O'Sullivan et al, 2006). Plusieurs études ont montré qu'en position assise prolongée et affaissée, cette contribution accrue des tissus passifs induisait une déformation viscoélastique de ces tissus et une altération des réflexes neuromusculaires proprioceptifs spinaux (Dolan et Green, 2006 ; Howarth et al, 2013 ; Mörl et Bradl, 2013 ; O'Sullivan et al, 2006). Le maintien de la stabilité de la colonne vertébrale peut alors nécessiter un contrôle moteur plus important pendant les

activités qui suivent les périodes prolongées en position assise affaissée (Howarth et al., 2013). Cela pourrait expliquer pourquoi le contrôle postural en position debout était plus affecté après une position assise prolongée et affaissée (condition contrôle) qu'après une position assise droite (condition de fatigue mentale).

Dans la condition de fatigue mentale, l'AX-CPT a entraîné une diminution du nombre de réponses correctes ainsi qu'une augmentation du temps de réponses correctes. De plus, les participants ont présenté des scores plus élevés au test NASA-TLX (concernant les variables MD, PD, TD, FL, EFFORT et GS) à l'issue de l'AX-CPT qu'à l'issue du visionnage du documentaire, ce qui suggère qu'ils ont ressenti une charge subjective de travail plus élevée après la réalisation de l'AX-CPT qu'après le visionnage le documentaire (Van der Linden et al., 2006 ; Smith et al., 2015). L'ensemble de ces résultats confirme la capacité de l'AX-CPT à générer de la fatigue mentale (Boksem et al., 2005 ; Marcora et al., 2009 ; Pageaux et al., 2013). Nos résultats ont montré que le contrôle postural était altéré après l'AX-CPT uniquement dans la tâche posturale sans vision. D'après la comparaison des paramètres posturaux entre la condition contrôle et la condition fatigue mentale, seul le COPX a davantage augmenté dans la condition de fatigue mentale, même si cette condition entraîne également une élévation des paramètres COPS et COPY.

Un modèle psychobiologique a été proposé pour expliquer l'impact de la fatigue mentale sur la performance d'endurance, via le rôle de la perception de l'effort pendant l'exercice (Marcora & Staiano, 2010 ; Marcora et al., 2009). Néanmoins cela ne peut pas expliquer les déficiences liées à la fatigue mentale dans le cadre des habiletés sportives spécifiques et des habiletés motrices fondamentales comme le contrôle postural (Smith et al., 2018). Le maintien et le contrôle d'une posture érigée nécessitent un contrôle central basé sur les ressources attentionnelles et variable selon la complexité de la tâche posturale : plus la tâche posturale est difficile, plus les ressources attentionnelles requises sont importantes (Lajoie et al., 1993 ; Palluel et al., 2010 ; Remaud et al., 2012). La fatigue mentale affecte certaines structures corticales telles que le cortex cingulaire antérieur et les zones corticales préfrontales (Martin et al., 2018 ; Rozand et al., 2015 ; Pires et al., 2018 ; Smith et al., 2018). Ces structures cérébrales sont impliquées dans de nombreuses fonctions exécutives telles que les processus inhibiteurs et attentionnels (Boksem & Tops, 2008), la planification et le contrôle d'actions motrices (Boksem et al., 2006) et la prise de décision (Schweimer et al., 2006). La fatigue mentale induite par un effort cognitif prolongé est alors susceptible d'affecter le contrôle postural en réduisant l'efficacité des processus attentionnels. Dans notre étude, le contrôle postural n'était altéré que dans la tâche posturale stable sans information visuelle. Or la privation visuelle augmente le

poids accordé aux informations somatosensorielles, favorisant le contrôle conscient du mouvement en incitant les individus à adopter une stratégie d'attention associative par une focalisation sur les sensations corporelles internes (Hyvärinen et al., 1981 ; Razon et al., 2009). En s'intéressant aux effets de la fatigue mentale sur la performance de cyclistes amateurs, Pires et al. (2018) ont postulé que la fatigue mentale réduirait l'allocation d'attention aux signaux sensoriels internes, sans doute en raison d'une modification de l'activation préfrontale. Dans un autre contexte expérimental, Diekfuss et al. (2018) ont montré qu'après une période de privation de sommeil, la focalisation interne de l'attention entraînait un contrôle postural moins efficace que la focalisation externe. Ces résultats suggèrent que la fatigue mentale réduit l'efficacité des stratégies d'attention associative (i.e., le traitement des stimuli internes). Ils renforcent ainsi l'idée que la perturbation du contrôle postural avec la fatigue mentale est principalement due à un trouble de l'attention. Dans notre étude, concernant les tâches posturales avec vision, il était demandé aux individus de fixer une cible située à hauteur des yeux, ce qui induisait une focalisation externe de l'attention. Ceci expliquerait pourquoi aucun effet de la fatigue mentale n'a été observé en présence d'informations visuelles. Une stratégie d'attention dissociative détourne l'attention des signaux somatosensoriels et minimise les effets de la fatigue mentale sur le contrôle postural. En lien avec l'hypothèse de « l'action-contrainte » (Wulf et al., 2001), McNevin et al. (2003) et Diekfuss et al. (2018) ont suggéré que le fait d'orienter l'attention vers des stimuli externes permettrait au système moteur de s'organiser naturellement et de se comporter de façon plus automatique, alors que la focalisation interne de l'attention contraindrait les sujets à intervenir consciemment dans les processus de contrôle avec un contrôle postural plus actif.

La troisième étude visait à déterminer si les individus présentaient des sensibilités différentes à la tâche de fatigue mentale et si, par conséquent, l'impact de la fatigue mentale sur le contrôle postural pouvait être variable selon les participants. L'analyse statistique employée nous a permis de mettre en évidence une hétérogénéité des réponses sur le NASA-TLX, l'AX-CPT et sur les paramètres posturaux. Les variables du NASA-TLX et de l'AX-CPT nous ont permis de caractériser l'état de fatigue mentale des individus. Les variables posturales ont été utilisées pour déterminer si la fatigue mentale avait impacté la performance et le contrôle postural. Les individus ont été regroupés dans des groupes appelés clusters, selon la typologie de leurs réponses. Ces clusters ont été élaborés en traitant chaque tâche posturale de façon indépendante. Concernant le NASA-TLX, les clusters ont été effectués sur la base de toutes les dimensions et du score global. Pour l'AX-CPT, des clusters ont été établis sur la base des

pourcentages de réponses correctes (CR). Enfin, en ce qui concerne les paramètres posturaux ce sont les valeurs PRE et RI du COPS, COPX et COPY qui ont été utilisées. En ce qui concerne le NASA-TLX, quatre individus présentaient des valeurs plus faibles que la moyenne des individus dans les dimensions MD, EFFORT et GS (cluster 1) illustrant une charge subjective de travail globalement inférieure à la moyenne. Onze individus étaient caractérisés par une valeur inférieure à la moyenne des individus dans la dimension PERF (cluster 2) ; ils se sont sentis moins performants, sans que la charge subjective de travail en soit réellement impactée. Enfin, quatre individus présentaient des valeurs supérieures à la moyenne des individus dans les dimensions TD, FL et GS (cluster 3), ce qui traduit une charge subjective de travail supérieure à la moyenne. Au regard des clusters de CR de l'AX-CPT, deux individus présentaient des valeurs plus faibles que la moyenne des individus pour une majorité de blocs (cluster 1). Onze individus présentaient des valeurs plus faibles que la moyenne des individus pour seulement deux blocs (cluster 2) et six individus avaient des valeurs plus élevées que la moyenne des individus pour une majorité de blocs (cluster 3). Les individus du cluster 1 sont ceux qui ont été globalement les moins performants à l'AX-CPT. Les individus du cluster 2 ont été proches de la performance moyenne et ceux du cluster 3 ont présentés des performances supérieures à la moyenne. Concernant les paramètres posturaux, trois clusters ont été déterminés pour chaque tâche posturale. Pour la tâche stable avec vision, deux individus présentaient des accroissements du COPX et du COPY supérieurs à la moyenne des individus (cluster 1). Ceci est caractéristique d'une dégradation du contrôle postural après l'AX-CPT plus marquée par rapport à la moyenne des participants. Sept individus étaient caractérisés par un COPS inférieur à la moyenne des individus avant de réaliser l'AX-CPT, avec un accroissement du COPS supérieur à la moyenne (cluster 2). Ces individus affichaient une performance posturale supérieure à la moyenne avant d'effectuer l'AX-CPT mais cette performance a été plus affectée que la moyenne par l'AX-CPT. Enfin, 10 individus présentaient un COPS et un COPX supérieurs à la moyenne des individus, avec un accroissement du COPS inférieur à la moyenne (cluster 3). La performance posturale de ces participants a été peu affectée par la tâche cognitive soutenue comparativement à l'ensemble des sujets, malgré une performance et un contrôle (médio-latéral) postural initial inférieur à la moyenne. Pour la tâche stable avec privation visuelle, deux individus affichaient des valeurs de COPX et de COPY supérieures à la moyenne des individus, avec des accroissements de COPX et de COPY inférieurs à la moyenne (cluster 1). Malgré un contrôle postural moins efficient avant la réalisation de l'AX-CPT, les individus de ce cluster ont présenté un meilleur contrôle postural après l'AX-CPT comparé à la moyenne des individus. Onze individus étaient caractérisés par une valeur de

COPS supérieure à la moyenne des individus avant d'effectuer l'AX-CPT et un accroissement du COPS inférieur (cluster 2). La performance posturale de ces individus était donc inférieure à la moyenne avant l'AX-CPT, mais elle a été moins affectée suite à l'AX-CPT. Pour finir, six individus présentaient des valeurs de COPX et de COPY inférieures à la moyenne des individus avant de réaliser l'AX-CPT, en revanche les accroissements du COPS, COPX et COPY ont été supérieurs à la moyenne (cluster 3). Le contrôle postural de ces individus, meilleur avant d'effectuer l'AX-CPT, a donc été davantage affecté que la moyenne des individus après l'AX-CPT. Pour la tâche instable, quatre individus présentaient un COPS inférieur à la moyenne des individus avant la réalisation de l'AX-CPT, avec un accroissement du COPS supérieur à la moyenne (cluster 1). Les individus manifestant une meilleure performance posturale avant de réaliser l'AX-CPT ont présenté une dégradation plus importante de cette performance posturale après l'AX-CPT. Treize individus étaient caractérisés par un COPY inférieur à la moyenne des individus avant d'effectuer l'AX-CPT, ainsi qu'un accroissement du COPY supérieur à la moyenne (cluster 2). Ces individus, caractérisés par un meilleur contrôle postural avant de réaliser l'AX-CPT, ont présenté une dégradation du contrôle postural supérieure à la moyenne des individus après l'AX-CPT. Enfin, deux individus présentaient des valeurs de COPS, COPX et COPY supérieures à la moyenne des individus avant la réalisation de l'AX-CPT (cluster 3). La performance posturale de ces individus était inférieure à la moyenne des individus et leur contrôle postural moins efficient.

Une relation a été mise en évidence entre les clusters du NASA-TLX et ceux de posture pour la tâche posturale stable avec vision. Tous les individus du cluster 1 du NASA-TLX (ayant ressenti une charge subjective de travail inférieure à la moyenne) appartenaient au cluster 3 de posture (moindre performance posturale que la moyenne des individus au départ mais moins affectée après l'AX-CPT). Les individus du cluster 2 du NASA-TLX (s'étant perçus moins performants que la moyenne durant l'AX-CPT), se répartissaient dans le cluster 2 de posture (performance posturale meilleure que la moyenne avant l'AX-CPT mais plus dégradée après) et le cluster 3. Enfin, les individus du cluster 3 de NASA-TLX (ayant ressenti une charge subjective de travail globalement supérieure à la moyenne) se répartissaient pour la moitié d'entre eux dans le cluster 1 de posture (contrôle postural plus dégradé que la moyenne après l'AX-CPT), et pour l'autre moitié dans les clusters 2 et 3 de posture. Les individus les moins affectés par l'AX-CPT (avec une charge subjective de travail inférieure aux autres individus) étaient également ceux dont la performance posturale avait été peu affectée par cette tâche cognitive. Comparativement à la moyenne des individus, ces participants présentaient également une performance posturale inférieure à la moyenne au départ. À l'inverse, les

participants les plus affectés par l'AX-CPT (ayant ressenti une charge subjective de travail plus élevée que les autres) étaient globalement ceux dont la performance posturale était plus dégradée par cette tâche cognitive que la moyenne des individus.

Une relation a également été révélée entre les clusters de CR de l'AX-CPT et ceux de posture dans la tâche posturale stable avec vision. Tous les individus du cluster 3 de l'AX-CPT (les plus performants dans cette tâche cognitive) appartenaient au cluster 3 de posture (performance posturale inférieure à la moyenne au départ mais moins affectée par l'AX-CPT). Les individus du cluster 2 de l'AX-CPT (performance globalement dans la moyenne, exceptée pour 2 blocs) se répartissaient principalement dans le cluster 2 de posture (performance posturale plus dégradée que la moyenne par la tâche cognitive malgré une meilleure performance posturale initiale) et le cluster 3. Enfin, parmi les 2 individus du cluster 1 de l'AX-CPT (les moins performants dans cette tâche cognitive), un individu se trouvait dans le cluster 1 de posture (contrôle postural plus dégradé que la moyenne après l'AX-CPT) et l'autre dans le cluster 2. Même s'ils présentaient des performances posturales inférieures à la moyenne au départ, les individus qui restaient les plus performants à l'AX-CPT (c'est-à-dire les moins affectés par cette tâche cognitive), étaient également ceux dont la performance posturale avait été peu dégradée par l'AX-CPT. À l'inverse, ceux dont les réponses à l'AX-CPT étaient les plus affectés par cette tâche cognitive étaient ceux dont la performance ou le contrôle postural avait été les plus dégradés.

Une relation dose-effet entre le niveau de fatigue mentale (caractérisé par les réponses au NASA-TLX et à l'AX-CPT) et le degré de perturbation posturale associé a donc été révélée, mais uniquement pour la tâche posturale sur support stable avec les yeux ouverts. Aucune association n'a été observée en condition de privation visuelle sur support stable ou sur support instable avec les yeux ouverts. La réalisation de l'AX-CPT durant 90 min requiert une attention visuelle soutenue (Riccio et al., 2002) et a pu générer une fatigue visuelle. Cail et Salsi (1992) ont en effet montré que la fatigue visuelle induite par un travail sur écran pouvait être associée à une charge de travail élevée. La fatigue visuelle correspond à un phénomène physiologique réversible, résultant de sollicitations excessives des muscles oculaires et de la rétine dans le but de conserver une image nette (Cail & Salsi, 1992). Elle implique à la fois des mécanismes oculomoteurs (fatigue des muscles) et des mécanismes cérébraux d'intégration (Dubois-Poulsen, 1969 ; Kovarski, 2016). La fatigue visuelle peut se traduire par des symptômes subjectifs, des modifications physiologiques et une diminution de la performance visuelle (troubles de l'accommodation et de la vergence, diminution de l'acuité visuelle, perte de sensibilité au contraste et diminution de l'amplitude des potentiels évoqués visuels) (Cail &

Salsi, 1992). Durant l'AX-CPT, les individus devaient fixer le centre de l'écran où les lettres apparaissaient brièvement. La fixation prolongée du regard sur un écran qui implique un mouvement oculaire restreint avec une forte convergence est susceptible de provoquer une fatigue visuelle (Cail & Salsi, 1992 ; Dubois-Poulsen, 1969 ; Gosselin, 2003). La présence d'un contraste négatif à l'écran (caractères clairs sur fond sombre) par rapport au contraste positif (caractères foncés sur fond clair) et la présence de lettres rouges (situées à la fin du spectre visible) comme c'est le cas dans l'AX-CPT, accentueraient l'effet de fatigue visuelle en induisant une baisse de la fréquence critique de fusion (FCF) (Cail & Salsi, 1992). La baisse de FCF serait davantage représentative d'une diminution des capacités d'analyse du SNC plutôt qu'une fatigue du système visuel en lui-même (Cail & Salsi, 1992). Dans une étude sur la fatigue mentale, Csathó et al. (2010) ont révélé que la fatigue visuelle était impliquée dans la baisse des performances cognitives au cours d'une tâche visuelle de longue durée. Ces auteurs ont suggéré que les effets de la fatigue sur la performance cognitive ne sont pas uniquement liés à des troubles perceptifs (altération de la vision des stimuli), mais plutôt à une dégradation du traitement attentionnel.

L'AX-CPT utilisé dans la présente étude a toutes les caractéristiques d'une tâche qui requiert une attention visuelle soutenue susceptible d'engendrer une fatigue visuelle. Nos résultats suggèrent que la fatigue visuelle a pu être plus marquée chez les individus qui ont été les plus affectés par la réalisation de l'AX-CPT, associée logiquement à une dégradation du contrôle postural uniquement dans une tâche posturale avec les yeux ouverts. Plusieurs auteurs ont en effet avancé l'idée que la fatigue visuelle pouvait impacter le contrôle postural par le biais d'une altération des informations visuelles et/ou de leur intégration (Dubois-Poulsen, 1969 ; Kapoula et al., 2016 ; Kovarski, 2016 ; Matheron, 2012). Dans un contexte différent, Park et al. (2017) ont montré qu'une tâche susceptible d'induire une fatigue visuelle, comme l'utilisation prolongée d'un smartphone, pouvait perturber le contrôle postural. Il est intéressant de noter que les individus qui ont présenté une dégradation plus importante de la performance posturale après l'AX-CPT avaient également un niveau de performance posturale initial supérieure à la moyenne dans la tâche posturale sur support stable avec les yeux ouverts. Nous pouvons supposer que ces individus présentaient une capacité à exploiter les indices visuels de façon plus optimale ou qu'ils étaient davantage dépendants des informations visuelles pour réaliser efficacement cette tâche posturale. Or il semblerait que les individus les plus dépendants des informations visuelles seraient les plus sensibles à la stimulation visuelle (Fantin et al., 2019). Il est ainsi probable que ces individus aient subi une « sur-stimulation » du canal visuel durant l'AX-CPT. Ceci aurait pu engendrer une altération de leur capacité à utiliser les indices visuels

dans une tâche posturale subséquente, associée à une perturbation plus marquée du contrôle postural comparativement aux autres individus du groupe expérimental. À l'inverse, les participants qui ont été les moins affectés par la réalisation de l'AX-CPT ont sans doute présenté une fatigue visuelle moins importante qui n'a pas engendré de dégradation importante du contrôle postural sur support stable avec les yeux ouverts. Cet effet moins marqué de l'AX-CPT chez ces sujets peut être lié à une habitude des tâches visuo-spatiales réalisées sur des écrans. Il a en effet été largement démontré que la pratique au long cours des jeux vidéo améliorait certains processus visuels et cognitifs et permettait notamment de limiter les effets d'altération de l'attention visuelle soutenue liés à un engagement prolongé dans une tâche visuelle exigeante (Dye et al., 2009 ; West et al., 2008).

Dans la tâche posturale stable avec privation visuelle, l'altération des informations visuelles n'impacterait pas le contrôle postural puisque leur contribution est inexistante. Concernant la tâche posturale instable avec les yeux ouverts, l'altération des informations visuelles a potentiellement été compensée par une augmentation de la contribution des autres modalités sensorielles (Boisset & Maton, 1995).

Cette étude a permis de mettre en lumière l'hétérogénéité des réponses des individus face à des tâches mentalement fatigantes. Tous les individus n'ont pas été affectés de la même manière par la tâche cognitive (AX-CPT) qui était employée pour induire un état de fatigue mentale. Les individus présentant des signes de fatigue mentale semblent avoir été affectés au niveau postural, malgré leur faible représentativité. Les individus n'affichant pas de signes de fatigue mentale n'ont globalement pas montré de perturbations du contrôle postural. Ces différentes sensibilités à la fatigue mentale conduiraient à des perturbations plus ou moins marquées de la performance et du contrôle postural, par le biais d'une fatigue visuelle et/ou d'une altération de l'attention visuelle soutenue. Il serait intéressant d'intégrer des tests optométriques dans des futurs travaux de recherche pour évaluer le niveau de fatigue visuelle associée à la réalisation d'une tâche soutenue comme l'AX-CPT. Dans le même contexte il conviendrait également d'établir un profil des participants au regard de leurs usages des outils numériques (ordinateur, smartphone, télévision, jeux vidéo) afin de spécifier leur influence sur la fatigue mentale et ses conséquences.

2. Conclusion et perspectives

La fatigue peut résulter d'un déséquilibre entre les exigences d'une tâche et les ressources disponibles pour y répondre (Aaronson et al., 1999). Elle peut également provenir d'un déséquilibre entre l'effort qui est investi dans une tâche et le bénéfice qu'elle procure (Boksem & Tops, 2008). Qu'elle soit induite par une activité physique ou mentale, la fatigue a un rôle protecteur (Aaronson et al., 1999). Elle constitue un signal d'alarme ayant pour objectif de protéger l'homéostasie (Volle et al., 1980). La fatigue engendre une baisse de performance associée à une modification du ressenti de l'individu (Bills, 1937 ; Ream & Richardson, 1996 ; Volle et al., 1980). Elle entraîne un sentiment de faiblesse ou d'épuisement ainsi qu'un désengagement à l'égard de la tâche à accomplir (Boksem & Tops, 2008 ; Hockey, 1997). Ces sentiments désagréables associés à la baisse de performance confèrent généralement à la fatigue une connotation négative. En effet, peu d'individus apprécient d'être fatigués. Cependant, au regard de la théorie de l'évolution, la fatigue peut être considérée comme un phénomène hautement adaptatif en faveur de l'économie d'énergie (Boksem & Tops, 2008).

Le contrôle postural est une habileté motrice fondamentale, indispensable aux activités de la vie quotidienne. Il est désormais reconnu que la fatigue physique altère le contrôle postural (Paillard, 2012). Que ce soit dans le cadre d'un entraînement sportif ou de la rééducation, les exercices peuvent être basés sur des contractions volontaires ou électro-induites. Dans un contexte de fatigue, il est donc essentiel de déterminer si ces deux modalités de contractions impactent le contrôle postural de la même façon. D'après la première étude de ce travail doctoral, des contractions volontaires altèrent davantage le contrôle postural que des électro-induites pour une perte de force musculaire équivalente. Cela s'expliquerait par la présence d'une fatigue centrale après les contractions volontaires, ainsi qu'une sollicitation différente des fibres musculaires entre les deux modalités de contractions. Des mécanismes compensatoires seraient mis en œuvre après ces deux modalités de contractions fatigantes, mais de façon plus prononcée pour les contractions volontaires.

À notre connaissance, aucune étude ne s'est concrètement intéressée à l'impact de la fatigue mentale induite par une tâche cognitive prolongée sur le contrôle postural. Or, il s'agit d'une fatigue de plus en plus présente dans le domaine professionnel notamment, au vue de l'évolution des conditions de travail. Les deuxième et troisième études de ce travail de recherche se sont focalisées sur les effets de la fatigue mentale sur le contrôle postural. De prime abord, la fatigue mentale affecterait le contrôle postural en condition de privation visuelle, en

réduisant l'efficacité des stratégies d'attention associatives (étude 2). De façon surprenante, visionner un documentaire a également conduit à une altération du contrôle postural, potentiellement en raison d'une posture assise affaissée. À notre connaissance, notre étude semble être la première à avoir mis en évidence un effet délétère d'une position assise prolongée sur le contrôle postural, lors d'une position debout subséquente. Ce résultat montre que la posture assise peut agir comme un facteur confondant dans les protocoles expérimentaux impliquant une évaluation de la fonction posturale. Des travaux de recherche complémentaires doivent être réalisés afin de spécifier l'influence de différentes positions assises sur le contrôle postural.

Une analyse statistique de classification en cluster hiérarchique a permis de mettre en évidence des sensibilités différentes au sein des individus à l'égard d'une tâche mentalement fatigante (étude 3). Le niveau de fatigue mentale serait associé au niveau de dégradation du contrôle postural sur un support stable avec les yeux ouverts. Une tâche exigeant une attention visuelle soutenue et effectuée sur écran provoquerait une fatigue visuelle. Cette fatigue serait à l'origine d'une altération des informations visuelles et/ou d'une baisse de la capacité à traiter ces informations. Les individus les plus sensibles à la fatigue et les plus dépendants des informations visuelles verraient alors leur contrôle postural se dégrader davantage que les autres. Il serait intéressant d'inclure des tests optométriques dans les protocoles expérimentaux. Ils permettraient de confirmer ou d'infirmer la présence d'une fatigue visuelle.

Dans le domaine sportif, il est indispensable de tenir compte des conséquences d'un exercice physiquement fatigant, que ce soit lors d'une séance d'entraînement, d'une séance de musculation avec l'utilisation ou non de l'électrostimulation. Des contractions volontaires ou électro-induites altèrent le contrôle postural, ce qui peut provoquer une baisse des performances, ou bien augmenter le risque de blessure et de chute (Paillard, 2012). Bien que des nouvelles recherches soient nécessaires pour en comprendre les mécanismes induits, il apparaît que la fatigue mentale engendrée par une tâche cognitive exigeante altère le contrôle postural. Chez des sportifs, une séance d'analyse vidéo longue et soutenue, une séance de préparation mentale intense ou une activité annexe (professionnelle, étudiante, scolaire) pourrait éventuellement impacter leur contrôle postural. Une baisse de performance et/ou une augmentation du risque de blessure seraient alors possible lors de la pratique d'une activité physique subséquente.

Dans le domaine professionnel, l'altération du contrôle postural induit par une fatigue musculaire locale pourrait augmenter le risque d'accident du travail. Cela devrait donc être pris

en considération dans les métiers physiquement exigeants pour minimiser ce risque. Il en est de même pour les effets de la fatigue mentale. L'augmentation de la distractibilité, l'altération des capacités attentionnelles, de planification et de prise de décision, ainsi que la dégradation du contrôle postural pourraient être à l'origine de certains accidents du travail. Par ailleurs, les conséquences de ces deux types de fatigues pourraient également s'observer après une longue journée de travail. Au regard de notre deuxième étude, une position assise affaissée et adoptée de façon prolongée pourrait également altérer le contrôle postural. Dans le cadre de certaines professions imposant parfois une position assise durant toute la journée, il conviendrait d'adopter une posture assise idoine, i.e. avec le bassin en position neutre.

Dans le domaine médical, prendre en compte les effets de la fatigue (physique et/ou mentale) sur le contrôle postural des patients semble nécessaire pour optimiser leur prise en charge. Cela pourrait consister à organiser les séances de rééducation en fonction des activités quotidiennes des patients, ou informer le personnel soignant des plages horaires durant lesquelles le risque de chute peut potentiellement augmenter. Prenons le cas des personnes âgées institutionnalisées qui effectuent parfois des séances avec une psychomotricienne. Ces séances comprennent généralement des tâches motrices et des tâches cognitives. Elles sont donc susceptibles d'engendrer de la fatigue chez ce public particulièrement vulnérable. Il conviendrait alors de tenir compte de cette fatigue dans le cadre des séances d'activités physiques adaptées et d'être vigilant vis-à-vis du risque de chute immédiat ou à venir (INSERM).

Ce travail de recherche pourrait également se projeter dans le domaine des nouvelles technologies dont la croissance est fulgurante. Ces nouvelles technologies font généralement référence à la télévision, l'ordinateur, la tablette, les téléphones portables ou encore les consoles de jeux vidéo. D'après une étude de Santé Publique France (2017), en 2015 un adulte français passait en moyenne 5h07 par jour devant un écran, en dehors de son activité professionnelle. A cela s'ajoute parfois les écrans utilisés pendant la journée de travail. Il existerait donc une connexion permanente aux outils numériques. Cela ne serait pas sans conséquence pour les utilisateurs (fatigue visuelle, fatigue mentale, anxiété etc...) (Cail, 2017).

La posture étant sensible à la fatigue (physique et mentale), l'évaluation de la fonction posturale pourrait constituer un indicateur du niveau de fatigue (Ma et al., 2009).

Partie IV - Références bibliographiques

- Aaronson, L. S., Teel, C. S., Cassmeyer, V., Neuberger, G. B., Pallikkathayil, L., Pierce, J., Press, A. N., Williams, P. D & Wingate, A. (1999). Defining and measuring fatigue. *Image: Journal of Nursing Scholarship*, 31(1), 45-50.
- Ackerman, P. L. (2011). 100 years without resting. In Ackerman P.L., (Eds), *Cognitive fatigue: multidisciplinary perspectives on current research and future applications*, (pp. 47-66). Washington, DC: American Psychological Association.
- Allen, D. G., Kabbara, A. A. & Westerblad, H. (2002). Muscle fatigue: the role of intracellular calcium store, *Canadian Journal of Applied Physiology*, 27(1), 83-96.
- Allen, D. G., Lamb, G. D., Westerblad, H. (2008). Skeletal muscle fatigue: cellular mechanisms, *Physiological Reviews*, 88, 287-332.
- Ament, W. & Verkerke, G. J. (2009). Exercise and fatigue, *Sports Medicine*, 39(5), 389-422.
- Angus, R. G., & Heslegrave, R. J. (1985). Effects of sleep loss on sustained cognitive performance during a command and control simulation. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 17(1), 55-67.
- Arbogast, S., Vassilakopoulos, T., Darques, J. L., Duvauchelle, J. B. & Jammes, Y. (2000). Influence of oxygen supply on activation of group IV muscle afferents after low-frequency muscle stimulation. *Muscle & Nerve*, 23(8), 1187-1193.
- Azevedo, R., Silva-Cavalcante, M. D., Gualano, B., Lima-Silva, A. E., & Bertuzzi, R. (2016). Effects of caffeine ingestion on endurance performance in mentally fatigued individuals. *European Journal of Applied Physiology*, 116(11-12), 2293-2303.
- Baker, R., Coenen, P., Howie, E., Williamson, A., & Straker, L. (2018). The short term musculoskeletal and cognitive effects of prolonged sitting during office computer work. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 15(8), 1678.
- Balbi, P., Perretti, A., Sannino, M., Marcantonio, L. & Santoro, L. (2002). Postexercise facilitation of motor evoked potentials following transcranial magnetic stimulation: a study in normal subjects. *Muscle & Nerve*, 25(3), 448-452.
- Balkin, T.J., Wesensten, N.J. (2011). Differentiation of sleepiness and mental fatigue effects. In Ackerman P.L., (Eds), *Cognitive fatigue: multidisciplinary perspectives on current research and future applications*, (pp. 47-66). Washington, DC: American Psychological Association.
- Behm, D. G. (2004). Force maintenance with submaximal fatiguing contractions. *Canadian Journal of Applied Physiology*, 29(3), 274-290.
- Bequet, F., Gomez-Merino, D., Berthelot, M., Guezennec, C. Y. (2002). Evidence that brain glucose availability influences exercise-enhanced extracellular 5-HT level in hippocampus: a microdialysis study in exercising rats, *Acta Physiologica Scandinavia*, 176, 65-9.
- Bermejo, J. L., García-Massó, X., Gomis, M., Noé, F., Huertas, F., Pablos, C., & Paillard, T. (2015). The difficulty of postural tasks amplifies the effects of fatigue on postural stability. *European Journal of Applied Physiology*, 115(3), 489-495.
- Bigland-Ritchie, B., Cafarelli, E. & Vollestad, N. K. (1986). Fatigue of submaximal static contractions. *Acta Physiologica Scandinavia*, 128(Suppl 556), 137-148.
- Bigland-Ritchie, B. R., Dawson, N. J., Johansson, R. S. & Lippold, O. C. (1986). Reflex origin for the slowing of motoneurone firing rates in fatigue of human voluntary contractions. *The Journal of Physiology*, 379(1), 451-459.

- Bigland-Ritchie, B., Jones, D. A., Hosking, G. P., & Edwards, R. H. T. (1978). Central and peripheral fatigue in sustained maximum voluntary contractions of human quadriceps muscle. *Clinical Science*, 54(6), 609-614.
- Bigland-Ritchie, B., Johansson, R., Lippold, O. C. & Woods, J. J. (1983). Contractile speed and EMG changes during fatigue of sustained maximal voluntary contractions. *Journal of Neurophysiology*, 50(1), 313-324.
- Bigland-Ritchie, B., Woods, J. J. (1984). Changes in muscle contractile properties and neural control during human muscular fatigue, *Muscle Nerve*, 7, 691-9.
- Bills, A. G. (1937). Fatigue in mental work. *Physiological Reviews*, 17(3), 436-453.
- Binder-Macleod, S. A. & Lee, S. C. K. (1996). Catchlike property of human muscle during isovelocity movements, *Journal of Applied Physiology*, 80(6), 2051-2059.
- Bisson, E. J., Chopra, S., Azzi, E., Morgan, A., & Bilodeau, M. (2010). Acute effects of fatigue of the plantarflexor muscles on different postural tasks. *Gait & Posture*, 32(4), 482-486.
- Bizid, R., Margnes, E., François, Y., Jully, J. L., Gonzalez, G., Dupui, P., & Paillard, T. (2009). Effects of knee and ankle muscle fatigue on postural control in the unipedal stance. *European Journal of Applied Physiology*, 106(3), 375-380.
- Boksem, M. A., Meijman, T. F., & Lorist, M. M. (2006). Mental fatigue, motivation and action monitoring. *Biological Psychology*, 72(2), 123-132.
- Boksem, M. A., Meijman, T. F., & Lorist, M. M. (2005). Effects of mental fatigue on attention: an ERP study. *Cognitive Brain Research*, 25(1), 107-116.
- Boksem, M. A. S., & Tops, M. (2008). Mental fatigue: costs and benefits. *Brain Research Reviews*, 59(1), 125-139.
- Bonnard, M., Sirin, A. V., Oddsson, L., & Thorstensson, A. (1994). Different strategies to compensate for the effects of fatigue revealed by neuromuscular adaptation processes in humans. *Neuroscience Letters*, 166(1), 101-105.
- Borel, L., & Alescio-Lautier, B. (2016). Interactions équilibrage et cognition, In Paillard T. (Eds), *Posture et équilibrage humaines*, (pp. 23-29), De Boeck Supérieur.
- Borg, G. (1990). Psychophysical scaling with applications in physical work and the perception of exertion. *Scandinavian Journal of Work, Environment & Health*, 16(Suppl 1), 55-58.
- Bouisset, S., & Maton, B. (1995). Muscles, posture et mouvement. *Bases et applications de la méthode électromyographique*. Paris: Hermann, 26.
- Boyas, S. (2016). Proprioception et contrôle postural, In Paillard T. (Eds), *Posture et équilibrage humaines*, (pp. 23-29), De Boeck Supérieur.
- Boyas, S., Guével, A. (2011). Neuromuscular fatigue in healthy muscle: Underlying factors and adaptation mechanisms, *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine* 54(2), 88-108.
- Brownsberger, J., Edwards, A., Crowther, R., & Cottrell, D. (2013). Impact of mental fatigue on self-paced exercise. *International Journal of Sports Medicine*, 34(12), 1029-1036.
- Budini, F., Lowery, M., Durbaba, R., & De Vito, G. (2014). Effect of mental fatigue on induced tremor in human knee extensors. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 24(3), 412-418.

- Cail, F. (2017). Ecrans de visualisation, Santé et ergonomie, Institut National de Recherche et de Sécurité (INRS), ED 924.
- Cail, F., & Salsi, S. (1992). La fatigue visuelle. [Rapport de recherche]. Institut National de Recherche et de Sécurité (INRS), 58 pages.
- Camps, J. F., Eugène, D., Gauthier, M., & Gioanni, Y. (2013). *Neurosciences: tout le cours en fiches: licence, master, médecine*. Dunod. Paris.
- Carmichael, M. D., Davis, J. M., Murphy, E. A., Brown, A. S., Carson, J. A., Mayer, E. P., Ghaffar, A. (2006). Role of brain IL-1 β on fatigue after exercise-induced muscle damage, *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 291(5), R1344-R1348.
- Carpentier, A., Duchateau, J., & Hainaut, K. (2001). Motor unit behaviour and contractile changes during fatigue in the human first dorsal interosseus. *The Journal of Physiology*, 534(3), 903-912.
- Carter, C. S., Braver, T. S., Barch, D. M., Botvinick, M. M., Noll, D., & Cohen, J. D. (1998). Anterior cingulate cortex, error detection, and the online monitoring of performance. *Science*, 280(5364), 747-749.
- Carter, S. E., Draijer, R., Holder, S. M., Brown, L., Thijssen, D. H., & Hopkins, N. D. (2018). Regular walking breaks prevent the decline in cerebral blood flow associated with prolonged sitting. *Journal of Applied Physiology*, 125(3), 790-798.
- Cattagni, T., Scaglioni, G., Laroche, D., Van Hoecke, J., Gremeaux, V., & Martin, A. (2014). Ankle muscle strength discriminates fallers from non-fallers. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 6, 336.
- Chaubet, V., Cormery, B., Maitre, J., & Paillard, T. (2013). Stimulated contractions delay and prolong central fatigue compared with voluntary contractions in men. *The Journal of Strength & Conditioning Research*, 27(5), 1378-1383.
- Chaubet, V., Maitre, J., Cormery, B., & Paillard, T. (2012). Stimulated and voluntary fatiguing contractions of quadriceps femoris similarly disturb postural control in the bipedal stance. *European Journal of Applied Physiology*, 112(5), 1881-1887.
- Chaubet, V., & Paillard, T. (2012). Effects of unilateral knee extensor muscle fatigue induced by stimulated and voluntary contractions on postural control during bipedal stance. *Clinical Neurophysiology*, 42(6), 377-383.
- Cheng, S., Ma, J., Sun, J., Wang, J., Xiao, X., Wang, Y., & Hu, W. (2018). Differences in sensory reweighting due to loss of visual and proprioceptive cues in postural stability support among sleep-deprived cadet pilots. *Gait & Posture*, 63, 97-103.
- Conforto, S., Schmid, M., Camomilla, V., D'Alessio, T., & Cappozzo, A. (2001). Hemodynamics as a possible internal mechanical disturbance to balance. *Gait & Posture*, 14(1), 28-35.
- Conlay, L. A., Sabounjian, L. A., & Wurtman, R. J. (1992). Exercise and Neuromodulators. *International Journal of Sports Medicine*, 13(S1), S141-S142.
- Contessa, P., Puleo, A., & De Luca, C. J. (2015). Is the notion of central fatigue based on a solid foundation?. *Journal of Neurophysiology*, 115(2), 967-977.
- Conwit, R. A., Stashuk, D., Suzuki, H., Lynch, N., Schrager, M., & Metter, E. J. (2000). Fatigue effects on motor unit activity during submaximal contractions. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 81(9), 1211-1216.
- Cordeiro, L. M. S., Rabelo, P. C. R., Moraes, M. M., Teixeira-Coelho, F., Coimbra, C. C., Wanner, S. P., Soares, D. D. (2017). Physical exercise-induced fatigue: the role of

serotonergic and dopaminergic systems, *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 50(12), 1-13.

- Coutinho, D., Gonçalves, B., Wong, D. P., Travassos, B., Coutts, A. J., & Sampaio, J. (2018). Exploring the effects of mental and muscular fatigue in soccer players' performance. *Human Movement Science*, 58, 287-296.
- Csathó, Á., Linden, D., Hernádi, I., Buzás, P., & Kalmár, G. (2010). Effects of Mental Fatigue on the Sensory and Capacity Limits of Visual Attention. In *Front Neurosci Conference Abstract: IBRO International Workshop*.
- Cug, M., & Wikstrom, E. A. (2014). Learning effects associated with the least stable level of the biodex® stability system during dual and single limb stance. *Journal of Sports Science & Medicine*, 13(2), 387.
- Darques, J. L., Decherchi, P. & Jammes, Y. (1998). Mechanisms of fatigue-induced activation of group IV muscle afferents: the roles played by lactic acid and inflammatory mediators. *Neuroscience Letters*, 257(2), 109-112.
- Davis, J. M., Zhao, Z., Stock, H. S., Mehl, K. A., Buggy, J., & Hand, G. A. (2003). Central nervous system effects of caffeine and adenosine on fatigue. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 284(2), R399-R404.
- De Luca, C. J., LeFever, R. S., McCue, M. P., & Xenakis, A. P. (1982). Control scheme governing concurrently active human motor units during voluntary contractions. *The Journal of Physiology*, 329(1), 129-142.
- Deschamps, T., Magnard, J., & Cornu, C. (2013). Postural control as a function of time-of-day: influence of a prior strenuous running exercise or demanding sustained-attention task. *Journal of Neuroengineering and Rehabilitation*, 10(1), 26.
- Diekfuss, J. A., Janssen, J. A., Slutsky, A. B., Berry, N. T., Etnier, J. L., Wideman, L., & Raisbeck, L. D. (2018). An external focus of attention is effective for balance control when sleep-deprived. *International Journal of Exercise Science*, 11(5), 84.
- Dolan, K. J., & Green, A. (2006). Lumbar spine reposition sense: the effect of a 'slouched' posture. *Manual Therapy*, 11(3), 202-207.
- Dorfman, L. J., Howard, J. E. & McGill, K. C. (1990). Triphasic behavioral response of motor units to submaximal fatiguing exercise. *Muscle & Nerve*, 13(7), 621-628.
- Dubois-Poulsen, A. (1969). La fatigue visuelle (Part 1 of 2). *Ophthalmologica*, 158(1-3), 157-168.
- Duncan, M. J., Fowler, N., George, O., Joyce, S., & Hankey, J. (2015). Mental fatigue negatively influences manual dexterity and anticipation timing but not repeated high-intensity exercise performance in trained adults. *Research in Sports Medicine*, 23(1), 1-13.
- Dupui, P. (2016). Bases neurophysiologiques du contrôle postural, In Paillard T. (Eds), *Posture et équilibration humaines*, (pp. 23-29), De Boeck Supérieur.
- Dye, M. W., Green, C. S., & Bavelier, D. (2009). The development of attention skills in action video game players, *Neuropsychologia*, 47(8-9), 1780-1789.
- Edwards, R. H. T. (1981). Human muscle function and fatigue, In *Human muscle fatigue: physiological mechanisms*, 1-18. Ciba Foundation Symposium 82, Pitman Medical, London.

- Fantin, L., Schaeffer, M., Vanini, L., & Ceyte, H. (2019). Effet d'une situation nauséogène visuellement induite sur la dépendance visuelle. In *18ème congrès international de l'ACAPS*.
- Fauler, M., Jurkat-Rott, K., & Lehmann-Horn, F. (2012). Membrane excitability and excitation–contraction uncoupling in muscle fatigue. *Neuromuscular Disorders*, 22, S162-S167.
- Fitts, R. H. (2008). The cross-bridge cycle and skeletal muscle fatigue. *Journal of Applied Physiology*, 104(2), 551-558.
- Floresco, S. B., & Ghods-Sharifi, S. (2006). Amygdala-prefrontal cortical circuitry regulates effort-based decision making. *Cerebral Cortex*, 17(2), 251-260.
- Forestier, N., Monjo, F. (2016). Les effets immédiats de l'exercice physique fatigant sur le contrôle postural, In Paillard T. (Eds), *Posture et équilibration humaines*, (pp. 213-219), De Boeck Supérieur.
- Fortier-Brochu, É., Beaulieu-Bonneau, S., Ivers, H., & Morin, C. M. (2010). Relations between sleep, fatigue, and health-related quality of life in individuals with insomnia. *Journal of Psychosomatic Research*, 69(5), 475-483.
- Froyd, C., Beltrami, F. G., Millet, G. Y., & Noakes, T. D. (2016). Central regulation and neuromuscular fatigue during exercise of different durations. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 48(6), 1024-32.
- Gandevia, S. C. (1998). Neural control in human muscle fatigue: changes in muscle afferents, motoneurons and motor cortical drive (corrected), *Acta Physiologica Scandinavica*, 162(3), 275-283.
- Gandevia, S. C. (2001). Spinal and supraspinal factors in human muscle fatigue, *Physiological Reviews*, 81(4), 1725-1789.
- Gandevia, S. C., Allen, G. M., Butler, J. E. & Taylor, J. L. (1996). Supraspinal factors in human muscle fatigue: evidence for suboptimal output from the motor cortex. *The Journal of Physiology*, 490(2), 529-536.
- Gandevia, S.C., Allen, G.M., & McKenzie, D.K. (1995). Central fatigue: critical issues, quantification and practical implications, In *Fatigue*, Advances in Experimental Medicine and Biology, vol 384, (pp. 281-294), Springer, Boston, MA.
- García-Ramos, A., Torrejón, A., Feriche, B., Morales-Artacho, A. J., Pérez-Castilla, A., Padial, P., & Jaric, S. (2018). Selective effects of different fatigue protocols on the function of upper body muscles assessed through the force–velocity relationship. *European Journal of Applied Physiology*, 118(2), 439-447.
- Garland, S. J., Enoka, R. M., Serrano, L. P. & Robinson, G. A. (1994). Behavior of motor units in human biceps brachii during a submaximal fatiguing contraction. *Journal of Applied Physiology*, 76(6), 2411-2419.
- Garland, S. J., & McComas, A. J. (1990). Reflex inhibition of human soleus muscle during fatigue. *The Journal of Physiology*, 429(1), 17-27.
- Gauchard, G. C., Gangloff, P., Vouriot, A., Mallie, J. P., & Perrin, P. P. (2002). Effects of exercise-induced fatigue with and without hydration on static postural control in adult human subjects. *International Journal of Neuroscience*, 112(10), 1191-1206.
- Gibson, H., & Edwards, R. H. T. (1985). Muscular exercise and fatigue. *Sports medicine*, 2(2), 120-132.
- Gosselin, L. (2003). La fatigue visuelle. *Le Médecin du Québec*, 38(5), 99-102.

- Gosselin, G., Rassouliau, H., & Brown, I. (2004). Effects of neck extensor muscles fatigue on balance. *Clinical Biomechanics*, 19(5), 473-479.
- Grange, R. W., Vandenboom, R., Xenii, J., & Houston, M. E. (1998). Potentiation of in vitro concentric work in mouse fast muscle. *Journal of Applied Physiology*, 84(1), 236-243.
- Grandjean, E. (1979). Fatigue in industry. *Occupational and Environmental Medicine*, 36(3), 175-186.
- Green, H. J. (2004). Membrane excitability, weakness, and fatigue, *Canadian Journal of Applied Physiology*, 29(3), 291-307.
- Gribble, P. A., & Hertel, J. (2004a). Effect of hip and ankle muscle fatigue on unipedal postural control. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 14(6), 641-646.
- Gribble, P. A., & Hertel, J. (2004b). Effect of lower-extremity muscle fatigue on postural control. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 85(4), 589-592.
- Griffin L., Ivanova T. & Garland S. J. (2000). Role of limb movement in the modulation of motor unit discharge rate during fatiguing contractions. *Experimental Brain Research*, 130(3), 392-400.
- Hart, S. G., & Staveland, L. E. (1988). Development of NASA-TLX (Task Load Index): Results of empirical and theoretical research. In *Advances in psychology* (Vol. 52, pp. 139-183). North-Holland.
- Head, J., Tenan, M. S., Tweedell, A. J., LaFiandra, M. E., Morelli, F., Wilson, K. M., Ortega, S. V., & Helton, W. S. (2017). Prior mental fatigue impairs marksmanship decision performance. *Frontiers in Physiology*, 8, 680.
- Head, J. R., Tenan, M. S., Tweedell, A. J., Price, T. F., LaFiandra, M. E., & Helton, W. S. (2016). Cognitive fatigue influences time-on-task during bodyweight resistance training exercise. *Frontiers in Physiology*, 7, 373.
- Henneman, E., Somjen, G., & Carpenter, D. O. (1965). Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *Journal of Neurophysiology*, 28(3), 560-580.
- Henriksson-Larsén, K. B., Lexell, J., & Sjöström, M. (1983). Distribution of different fibre types in human skeletal muscles. I. Method for the preparation and analysis of cross-sections of whole tibialis anterior. *The Histochemical Journal*, 15(2), 167-178.
- Hermansen, L., Hultman, E., & Saltin, B. (1967). Muscle glycogen during prolonged severe exercise. *Acta Physiologica Scandinavica*, 71(2-3), 129-139.
- Hill, S. G., Iavecchia, H. P., Byers, J. C., Bittner Jr, A. C., Zaklade, A. L., & Christ, R. E. (1992). Comparison of four subjective workload rating scales. *Human Factors*, 34(4), 429-439.
- Hockey, G. R. J. (1997). Compensatory control in the regulation of human performance under stress and high workload: A cognitive-energetical framework. *Biological Psychology*, 45(1-3), 73-93.
- Hoffman, M. D., Gilson, P. M., Westenburg, T. M., & Spencer, W. A. (1992). Biathlon shooting performance after exercise of different intensities. *International Journal of Sports Medicine*, 13(03), 270-273.
- Horak, F. B., & Nashner, L. M. (1986). Central programming of postural movements: adaptation to altered support-surface configurations. *Journal of Neurophysiology*, 55(6), 1369-1381.

- Horlings, C. G., Van Engelen, B. G., Allum, J. H., & Bloem, B. R. (2008). A weak balance: the contribution of muscle weakness to postural instability and falls. *Nature Reviews Neurology*, 4(9), 504.
- Hortobágyi, T., Scott, K., Lambert, J., Hamilton, G., & Tracy, J. (1999). Cross-education of muscle strength is greater with stimulated than voluntary contractions. *Motor Control*, 3(2), 205-219.
- Howarth, S. J., Glisic, D., Lee, J. G., & Beach, T. A. (2013). Does prolonged seated deskwork alter the lumbar flexion relaxation phenomenon?. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 23(3), 587-593.
- Hufenus, A. F., & Forestier, N. (2006). Effects of fatigue of elbow extensor muscles voluntarily induced and induced by electromyostimulation on multi-joint movement organization. *Neuroscience Letters*, 403(1-2), 109-113.
- Hultborn, H., Lipski, J. & Mackel, R. (1988). Distribution of recurrent inhibition within a motor nucleus. I. Contribution from slow and fast motor units to the excitation of Renshaw cells. *Acta Physiologica Scandinavica*, 134(3), 347-361.
- Hyvärinen, J., Hyvärinen, L., & Linnankoski, I. (1981). Modification of parietal association cortex and functional blindness after binocular deprivation in young monkeys. *Experimental Brain Research*, 42(1), 1-8.
- Ijkema-Paassen, J., & Gramsbergen, A. (2005). Development of postural muscles and their innervation. *Neural Plasticity*, 12(2-3), 141-151.
- Isableu, B., Vuillerme, N. (2016). Contrôle visuel de l'orientation et de l'équilibre, In Paillard T. (Eds), *Posture et équilibration humaines*, (pp. 23-29), De Boeck Supérieur.
- Ishii, A., Tanaka, M., Shigihara, Y., Kanai, E., Funakura, M., & Watanabe, Y. (2013). Neural effects of prolonged mental fatigue: a magnetoencephalography study. *Brain Research*, 1529, 105-112.
- Ishii, A., Tanaka, M., & Watanabe, Y. (2014). Neural mechanisms of mental fatigue. *Reviews in the Neurosciences*, 25(4), 469-479.
- Ivanenko, Y. P., Solopova, I. A., & Levik, Y. S. (2000). The direction of postural instability affects postural reactions to ankle muscle vibration in humans. *Neuroscience Letters*, 292(2), 103-106.
- Jones, D. A., De Ruyter, C. J., & De Haan, A. (2006). Change in contractile properties of human muscle in relationship to the loss of power and slowing of relaxation seen with fatigue. *The Journal of Physiology*, 576(3), 913-922.
- Kapoula, Z., Delfosse, G., & Bremond-Gignac, D. (2016). Impact des troubles de la vergence sur le contrôle postural et effets de la rééducation orthoptique, *Clinical Neurophysiology*, vol 46 (4-5), 264.
- Kastelic, K., Voglar, M., & Šarabon, N. (2018). Acute effect of full time office work in real environment on postural actions and lumbar range of motion. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 43, 82-87.
- Kennedy, A., Guevel, A., & Sveistrup, H. (2012). Impact of ankle muscle fatigue and recovery on the anticipatory postural adjustments to externally initiated perturbations in dynamic postural control. *Experimental Brain Research*, 223(4), 553-562.
- Kent-Braun, J. A. (1999). Central and peripheral contributions to muscle fatigue in humans during sustained maximal effort. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 80(1), 57-63.

- Kent-Braun, J. A., & Le Blanc, R. (1996). Quantitation of central activation failure during maximal voluntary contractions in humans. *Muscle & Nerve: Official Journal of the American Association of Electrodiagnostic Medicine*, 19(7), 861-869.
- Kovarski, C. (2016). Fatigue visuelle, In Zawieja P., *Dictionnaire de la fatigue*, (pp. 353-360), Droz : Genève.
- Kuchinad, R. A., Ivanova, T. D., & Garland, S. J. (2004). Modulation of motor unit discharge rate and H-reflex amplitude during submaximal fatigue of the human soleus muscle. *Experimental Brain Research*, 158(3), 345-355.
- Kukulka, C. G., Moore, M. A., & Russell, A. G. (1986). Changes in human α -motoneuron excitability during sustained maximum isometric contractions. *Neuroscience Letters*, 68(3), 327-333.
- Lagier-Tessonier, F., Balzamo, E., & Jammes, Y. (1993). Comparative effects of ischemia and acute hypoxemia on muscle afferents from tibialis anterior in cats. *Muscle & Nerve*, 16(2), 135-141.
- Lajoie, Y., Teasdale, N., Bard, C., & Fleury, M. (1993). Attentional demands for static and dynamic equilibrium. *Experimental Brain Research*, 97(1), 139-144.
- Langner, R., & Eickhoff, S. B. (2013). Sustaining attention to simple tasks: A meta-analytic review of the neural mechanisms of vigilant attention. *Psychological Bulletin*, 139(4), 870.
- Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1-18.
- Lee, K. A., Hicks, G., & Nino-Murcia, G. (1991). Validity and reliability of a scale to assess fatigue. *Psychiatry Research*, 36(3), 291-298.
- Le Mansec, Y., Pageaux, B., Nordez, A., Dorel, S., & Jubeau, M. (2018). Mental fatigue alters the speed and the accuracy of the ball in table tennis. *Journal of Sports Sciences*, 36(23), 2751-2759.
- Lepers, R., Bigard, A. X., Diard, J. P., Gouteyron, J. F., & Guezennec, C. Y. (1997). Posture control after prolonged exercise. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 76(1), 55-61.
- Leppik, J. A., Aughey, R. J., Medved, I., Fairweather, I., Carey, M. F., & McKenna, M. J. (2004). Prolonged exercise to fatigue in humans impairs skeletal muscle $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$ activity, sarcoplasmic reticulum Ca^{2+} release, and Ca^{2+} uptake, *Journal of Applied Physiology*, 97(4), 1414-1423.
- Lexell, J., Henriksson-Larsén, K., & Sjöström, M. (1983). Distribution of different fibre types in human skeletal muscles 2. A study of cross-sections of whole m. vastus lateralis. *Acta Physiologica Scandinavica*, 117(1), 115-122.
- Lim, J., Wu, W. C., Wang, J., Detre, J. A., Dinges, D. F., & Rao, H. (2010). Imaging brain fatigue from sustained mental workload: an ASL perfusion study of the time-on-task effect. *Neuroimage*, 49(4), 3426-3435.
- Lorient, M. (2003). Donner un sens à la plainte de fatigue au travail. *L'Année sociologique*, 53(2), 459-485.
- Lorist, M. M., Boksem, M. A., & Ridderinkhof, K. R. (2005). Impaired cognitive control and reduced cingulate activity during mental fatigue. *Cognitive Brain Research*, 24(2), 199-205.

- Lorist, M. M., Klein, M., Nieuwenhuis, S., De Jong, R., Mulder, G., & Meijman, T. F. (2000). Mental fatigue and task control: planning and preparation. *Psychophysiology*, 37(5), 614-625.
- Löscher, W. N., Cresswell, A. G., & Thorstensson, A. (1996). Recurrent inhibition of soleus α -motoneurons during a sustained submaximal plantar flexion. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology / Electromyography and Motor Control*, 101(4), 334-338.
- Ma, J., Ma, R. M., Liu, X. W., Bian, K., Wen, Z. H., Li, X. J., ... & Hu, W. D. (2014). Workload influence on fatigue related psychological and physiological performance changes of aviators. *Plos One*, 9(2), e87121.
- Ma, J., Yao, Y. J., Ma, R. M., Li, J. Q., Wang, T., Li, X. J., ... & Zhang, Z. M. (2009). Effects of sleep deprivation on human postural control, subjective fatigue assessment and psychomotor performance. *Journal of International Medical Research*, 37(5), 1311-1320.
- Macefield, G., Hagbarth, K.-E., Gorman, R., Gandevia, S. C. & Burke, D. (1991). Decline in spindle support to alpha-motoneurons during sustained voluntary contractions. *The Journal of Physiology*, 440(1), 497-512.
- MacMahon, C., Schücker, L., Hagemann, N., & Strauss, B. (2014). Cognitive fatigue effects on physical performance during running. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 36(4), 375-381.
- Madigan, M. L., Davidson, B. S., & Nussbaum, M. A. (2006). Postural sway and joint kinematics during quiet standing are affected by lumbar extensor fatigue. *Human Movement Science*, 25(6), 788-799.
- Maincent, A., Martin, R., & Van Box Som, D. (2005). Evaluation de la charge de travail d'opérateurs d'un système complexe à risques, *Cahiers de la MRSH*, n° spécial: 345-365.
- Marcora, S. M. (2008). Do we really need a central governor to explain brain regulation of exercise performance? *European Journal of Applied Physiology*, 104, 929-931.
- Marcora, S. M., & Staiano, W. (2010). The limit to exercise tolerance in humans: mind over muscle?. *European Journal of Applied Physiology*, 109(4), 763-770.
- Marcora, S. M., Staiano, W., & Manning, V. (2009). Mental fatigue impairs physical performance in humans. *Journal of Applied Physiology*, 106(3), 857-864.
- Marieb, E. N. (2005). *Anatomie et physiologie humaine*, Québec, Canada: Pearson Education.
- Marsden, C. D., Meadows, J. C. & Merton, P. A. (1983). "Muscular wisdom" that minimizes fatigue during prolonged effort in man: peak rates of motoneuron discharge and slowing of discharge during fatigue, *Advances in Neurology*, 39, 169-211.
- Martin, C., Hourlier, S., & Cegarra, J. (2013). La charge mentale de travail: un concept qui reste indispensable, l'exemple de l'aéronautique. *Le Travail Humain*, 76(4), 285-308.
- Martin, K., Meeusen, R., Thompson, K. G., Keegan, R., & Rattray, B. (2018). Mental fatigue impairs endurance performance: a physiological explanation. *Sports Medicine*, 48(9), 2041-2051.
- Martin, K., Staiano, W., Menaspà, P., Hennessey, T., Marcora, S., Keegan, R., ... & Rattray, B. (2016). Superior inhibitory control and resistance to mental fatigue in professional road cyclists. *Plos One*, 11(7), e0159907.

- Martin, K., Thompson, K. G., Keegan, R., Ball, N., Rattray, B. (2015). Mental fatigue does not affect maximal anaerobic exercise performance, *European Journal of Applied Physiology*, 115(4), 715-725.
- Massion, J. (1994). Postural control system. *Current Opinion in Neurobiology*, 4(6), 877-887.
- Matheron, E. (2012). Dysfonction d'origine ophtalmologique, *Actes du congrès de la SFETD*.
- Maton, B. & Gamet D. (1989). The fatigability of two agonistic muscles in human isometric voluntary submaximal contraction: an EMG study. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 58(4), 369-374.
- McNair, D. M., Lorr, M., & Droppleman, L. F. (1971). Manual for the profile of mood states (POMS). *San Diego: Educational and Industrial Testing Service*.
- McNevin, N. H., Shea, C. H., & Wulf, G. (2003). Increasing the distance of an external focus of attention enhances learning. *Psychological Research*, 67(1), 22-29.
- Melzer, W., Herrmann-Frank, A., & Lüttgau, H. Ch. (1995). The role of Ca²⁺ ions in excitation-contraction coupling of skeletal muscle fibres, *Biochimica et Biophysica Acta*, 1241(1), 59-116.
- Messé, A. (2013). *Caractérisation de la relation structure-fonction dans le cerveau humain à partir de données d'IRM fonctionnelle et de diffusion : méthodes et applications cognitive et clinique*. Thèse doctorat : Neurosciences, Université Nice Sophia Antipolis, 235 p.
- Mitchell, D. K. (2000). *Mental workload and ARL workload modeling tools* (No. ARL-TN-161). Army Research Lab Aberdeen Proving Ground MD.
- Monjo, F., & Forestier, N. (2015). Electrically-induced muscle fatigue affects feedforward mechanisms of control. *Clinical Neurophysiology*, 126(8), 1607-1616.
- Monjo, F., Terrier, R., & Forestier, N. (2015). Muscle fatigue as an investigative tool in motor control: A review with new insights on internal models and posture–movement coordination. *Human Movement Science*, 44, 225-233.
- Molinier, P., & Flottes, A. (2012). Travail et santé mentale: approches cliniques. *Travail et emploi*, (129), 51-66.
- Mörl, F., & Bradl, I. (2013). Lumbar posture and muscular activity while sitting during office work. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 23(2), 362-368.
- Muehlbauer, T., Gollhofer, A., & Granacher, U. (2015). Associations between measures of balance and lower-extremity muscle strength/power in healthy individuals across the lifespan: a systematic review and meta-analysis. *Sports Medicine*, 45(12), 1671-1692.
- Nagy, E., Toth, K., Janositz, G., Kovacs, G., Feher-Kiss, A., Angyan, L., & Horvath, G. (2004). Postural control in athletes participating in an ironman triathlon. *European Journal of Applied Physiology*, 92(4-5), 407-413.
- Nardone, A., Tarantola, J., Giordano, A., & Schieppati, M. (1997). Fatigue effects on body balance. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Electromyography and Motor Control*, 105(4), 309-320.
- Nashner, L. M., & McCollum, G. (1985). The organization of human postural movements: a formal basis and experimental synthesis. *Behavioral and Brain Sciences*, 8(1), 135-150.
- Newsholme, E. A., & Blomstrand, E. (2006). Branched-chain amino acids and central fatigue, *The Journal of Nutrition*, 136(1), 274S-276S.

- Nielsen, B., & Nybo, L. (2003). Cerebral changes during exercise in the heat, *Sports Medicine*, 33(1), 1-11.
- Noakes, T. D., Gibson, A. S. C., & Lambert, E. V. (2005). From catastrophe to complexity: a novel model of integrative central neural regulation of effort and fatigue during exercise in humans: summary and conclusions. *British Journal of Sports Medicine*, 39(2), 120-124.
- Noé, F. (2016). Les ajustements posturaux anticipés. In T. Paillard (Eds), *Posture et équilibration humaines* (pp. 113-118). De Boeck Supérieur.
- O'sullivan, P. B., Dankaerts, W., Burnett, A. F., Farrell, G. T., Jefford, E., Naylor, C. S., & O'sullivan, K. J. (2006). Effect of different upright sitting postures on spinal-pelvic curvature and trunk muscle activation in a pain-free population. *Spine*, 31(19), E707-E712.
- Pageaux, B., & Lepers, R. (2018). The effects of mental fatigue on sport-related performance. *Progress in Brain Research*, 240, 291-315.
- Pageaux, B., Lepers, R., Dietz, K. C., & Marcora, S. M. (2014). Response inhibition impairs subsequent self-paced endurance performance. *European Journal of Applied Physiology*, 114(5), 1095-1105.
- Pageaux, B., Marcora, S., & Lepers, R. (2013). Prolonged mental exertion does not alter neuromuscular function of the knee extensors. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 45(12), 2254-2264.
- Pageaux, B., Marcora, S. M., Rozand, V., & Lepers, R. (2015). Mental fatigue induced by prolonged self-regulation does not exacerbate central fatigue during subsequent whole-body endurance exercise. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 67.
- Paillard, T. (2018). Muscle plasticity of aged subjects in response to electrical stimulation training and inversion and/or limitation of the sarcopenic process. *Ageing Research Reviews*, 46, 1-13.
- Paillard, T. (2017a). Relationship between muscle function, muscle typology and postural performance according to different postural conditions in young and older adults. *Frontiers in Physiology*, 8, 585.
- Paillard, T. (2017b). Plasticity of the postural function to sport and/or motor experience. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 72, 129-152.
- Paillard, T. (2016). Introduction : approche de la posture et de l'équilibration humaines, In Paillard T., *Posture et équilibration humaines*, (pp. 1-2), De Boeck Supérieur.
- Paillard, T. (2015). Complexity of the effects of the electrically-induced muscle fatigue on motor control. *Clinical Neurophysiology*, 126(8), 1464-1465.
- Paillard, T. (2012). Effects of general and local fatigue on postural control: a review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 36(1), 162-176.
- Paillard, T., Noé, F., Bru, N., Couderc, M., & Debove, L. (2016). The impact of time of day on the gait and balance control of Alzheimer's patients. *Chronobiology International*, 33(2), 161-168.
- Paillard, T., & Borel, L. (2013). Unilateral and bilateral fatiguing contractions similarly alter postural stability but differently modify postural position on bipedal stance. *Human Movement Science*, 32(2), 353-362.
- Paillard, T., Lizin, C., Rousseau, M., & Cebellan, M. (2014). Time to task failure influences the postural alteration more than the extent of muscles fatigued. *Gait & Posture*, 39(1), 540-546.

- Paillard, T., & Noé, F. (2015). Techniques and methods for testing the postural function in healthy and pathological subjects. *BioMed research international*, 2015.
- Paillard, T., Maitre, J., Chaubet, V., & Borel, L. (2010a). Stimulated and voluntary fatiguing contractions of quadriceps femoris differently disturb postural control. *Neuroscience Letters*, 477(1), 48-51.
- Paillard, T., Chaubet, V., Maitre, J., Dumitrescu, M., & Borel, L. (2010b). Disturbance of contralateral unipedal postural control after stimulated and voluntary contractions of the ipsilateral limb. *Neuroscience Research*, 68(4), 301-306.
- Paillard, T., Margnes, E., Maitre, J., Chaubet, V., François, Y., Jully, J. L., ... & Borel, L. (2010c). Electrical stimulation superimposed onto voluntary muscular contraction reduces deterioration of both postural control and quadriceps femoris muscle strength. *Neuroscience*, 165(4), 1471-1475.
- Palluel, E., Nougier, V., & Olivier, I. (2010). Postural control and attentional demand during adolescence. *Brain Research*, 1358, 151-159.
- Park, Y. H., An, C. M., & Moon, S. J. (2017). Effects of visual fatigue caused by smartphones on balance function in healthy adults. *Journal of Physical Therapy Science*, 29(2), 221-223.
- Pattyn, N., Van Cutsem, J., Dessy, E., & Mairesse, O. (2018). Bridging Exercise Science, Cognitive Psychology, and Medical Practice: Is “Cognitive Fatigue” a Remake of “The Emperor’s New Clothes”? *Frontiers in Psychology*, 9.
- Paus, T., Zatorre, R. J., Hofle, N., Caramanos, Z., Gotman, J., Petrides, M., & Evans, A. C. (1997). Time-related changes in neural systems underlying attention and arousal during the performance of an auditory vigilance task. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(3), 392-408.
- Penna, E. M., Filho, E., Wanner, S. P., Campos, B. T., Quinan, G. R., Mendes, T. T., ... & Prado, L. S. (2018). Mental fatigue impairs physical performance in young swimmers. *Pediatric Exercise Science*, 30(2), 208-215.
- Pires, F. O., Silva-Júnior, F. L., Brietzke, C., Franco-Alvarenga, P. E., Pinheiro, F. A., de França, N. M., ... & Meireles Santos, T. (2018). Mental fatigue alters cortical activation and psychological responses, impairing performance in a distance-based cycling trial. *Frontiers in Physiology*, 9, 227.
- Razon, S., Basevitch, I., Land, W., Thompson, B., & Tenenbaum, G. (2009). Perception of exertion and attention allocation as a function of visual and auditory conditions. *Psychology of Sport and Exercise*, 10(6), 636-643.
- Ream, E., & Richardson, A. (1996). Fatigue: a concept analysis. *International Journal of Nursing Studies*, 33(5), 519-529.
- Reid, G. B., & Nygren, T. E. (1988). The subjective workload assessment technique: A scaling procedure for measuring mental workload. In *Advances in psychology* (Vol. 52, pp. 185-218). North-Holland.
- Remaud, A., Boyas, S., Caron, G. A., & Bilodeau, M. (2012). Attentional demands associated with postural control depend on task difficulty and visual condition. *Journal of Motor Behavior*, 44(5), 329-340.
- Riccio, C. A., Reynolds, C. R., Lowe, P., & Moore, J. J. (2002). The continuous performance test: a window on the neural substrates for attention? *Archives of Clinical Neuropsychology*, 17(3), 235-272.

- Ritzmann, R., Freyler, K., Werkhausen, A., & Gollhofer, A. (2016). Changes in Balance Strategy and Neuromuscular Control during a Fatiguing Balance Task—A Study in Perturbed Unilateral Stance. *Frontiers in Human Neuroscience*, *10*, 289.
- Rothwell, J. C. (2009). The fatigued spinal cord. *The Journal of Physiology*, *587*(23), 5517-5518.
- Rozand, V., & Lepers, R. (2017). Influence de la fatigue mentale sur les performances physiques. *Movement & Sport Sciences-Science & Motricité*, (95), 3-12.
- Rozand, V., Lebon, F., Papaxanthis, C., & Lepers, R. (2015). Effect of mental fatigue on speed–accuracy trade-off. *Neuroscience*, *297*, 219-230.
- Rozand, V., Pageaux, B., Marcora, S. M., Papaxanthis, C., & Lepers, R. (2014). Does mental exertion alter maximal muscle activation?. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*, 755.
- Rubio, S., Díaz, E., Martín, J., & Puente, J. M. (2004). Evaluation of subjective mental workload: A comparison of SWAT, NASA-TLX, and workload profile methods. *Applied Psychology*, *53*(1), 61-86.
- Russell, B. A., Summers, M. J., Tranent, P. J., Palmer, M. A., Cooley, P. D., & Pedersen, S. J. (2016). A randomised control trial of the cognitive effects of working in a seated as opposed to a standing position in office workers. *Ergonomics*, *59*(6), 737-744.
- Sacco, P., Thickbroom, G. W., Thompson, M. L., & Mastaglia, F. L. (1997). Changes in corticomotor excitation and inhibition during prolonged submaximal muscle contractions. *Muscle & Nerve*, *20*(9), 1158-1166.
- Salamone, J. D., Aberman, J. E., Sokolowsky, J. D., & Cousins, M. S. (1999). Nucleus accumbens dopamine and rate of responding: neurochemical and behavioral studies. *Psychobiology*, *27*(2), 236-247.
- Salomone, M., Fabre, L., & Barbaroux, P. (2018). Numérisation et comportements humains: l'exemple de la fatigue cognitive des opérateurs aériens. *OpenScience*.
- Salamone, J. D., Cousins, M. S., & Bucher, S. (1994). Anhedonia or anergia? Effects of haloperidol and nucleus accumbens dopamine depletion on instrumental response selection in a T-maze cost/benefit procedure. *Behavioural Brain Research*, *65*(2), 221-229.
- Sánchez-Zuriaga, D., Adams, M. A., & Dolan, P. (2010). Is activation of the back muscles impaired by creep or muscle fatigue?. *Spine*, *35*(5), 517-525.
- Sarlegna, F. (2007). La main vers la cible: intégration multi-sensorielle et contrôle en ligne du mouvement de pointage. *L'Année psychologique*, *107*(2), 303-336.
- Schiaffino, S., & Reggiani, C. (2011). Fiber types in mammalian skeletal muscles. *Physiological Reviews*, *91*(4), 1447-1531.
- Schweimer, J., & Hauber, W. (2006). Dopamine D1 receptors in the anterior cingulate cortex regulate effort-based decision making. *Learning & Memory*, *13*(6), 777-782.
- Sieck, G. C., Prakash, Y. S. (1995). Fatigue at the neuromuscular junction. In *Fatigue*, (pp. 83-100). Springer, Boston MA.
- Siegrist, J. (1996). Adverse health effects of high-effort/low-reward conditions. *Journal of Occupational Health Psychology*, *1*(1), 27.
- Silva-Cavalcante, M. D., Couto, P. G., de Almeida Azevedo, R., Silva, R. G., Coelho, D. B., Lima-Silva, A. E., & Bertuzzi, R. (2018). Mental fatigue does not alter performance or neuromuscular fatigue development during self-paced exercise in

recreationally trained cyclists. *European Journal of Applied Physiology*, 118(11), 2477-2487.

- Singh, T., & Latash, M. L. (2011). Effects of muscle fatigue on multi-muscle synergies. *Experimental Brain Research*, 214(3), 335-350.
- Sjøgaard, G., Savard, G., & Juel, C. (1988). Muscle blood flow during isometric activity and its relation to muscle fatigue. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 57(3), 327-335.
- Smith, M. R., Coutts, A. J., Merlini, M., Deprez, D., Lenoir, M., & Marcora, S. M. (2016a). Mental fatigue impairs soccer-specific physical and technical performance. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 48(2), 267-276.
- Smith, M. R., Fransen, J., Deprez, D., Lenoir, M., & Coutts, A. J. (2017). Impact of mental fatigue on speed and accuracy components of soccer-specific skills. *Science and Medicine in Football*, 1(1), 48-52.
- Smith, M. R., Marcora, S. M., & Coutts, A. J. (2015). Mental fatigue impairs intermittent running performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 47(8), 1682-90.
- Smith, M. R., Thompson, C., Marcora, S. M., Skorski, S., Meyer, T., & Coutts, A. J. (2018). Mental fatigue and soccer: current knowledge and future directions. *Sports Medicine*, 48(7), 1525-1532.
- Smith, M. R., Zeuwts, L., Lenoir, M., Hens, N., De Jong, L. M., & Coutts, A. J. (2016b). Mental fatigue impairs soccer-specific decision-making skill. *Journal of Sports Sciences*, 34(14), 1297-1304.
- Sperandio, J. C. (1972). Charge de travail et régulation des processus opératoires. *Le Travail Humain*, 85-98.
- St Clair Gibson, A., Baden, D. A., Lambert, M. I., Lambert, E. V., Harley, Y. X., Hampson, D., Russell, V. A., & Noakes, T. D. (2003). The conscious perception of the sensation of fatigue. *Sports Medicine*, 33(3), 167-176.
- Tanaka, M., Ishii, A., & Watanabe, Y. (2015). Effects of mental fatigue on brain activity and cognitive performance: A magnetoencephalography study. *Anatomy and Physiology*, 5, 1-5.
- Tanaka, M., Ishii, A., & Watanabe, Y. (2014). Neural effects of mental fatigue caused by continuous attention load: a magnetoencephalography study. *Brain Research*, 1561, 60-66.
- Taylor, J. L., Butler, J. E., Allen, G. M., & Gandevia, S. C. (1996). Changes in motor cortical excitability during human muscle fatigue. *The Journal of Physiology*, 490(2), 519-528.
- Taylor, J. L., Petersen, N. T., Butler, J. E., & Gandevia, S. (2002). Corticospinal transmission after voluntary contractions. In *Sensorimotor Control of Movement and Posture* (pp. 435-441). Springer, Boston, MA.
- Taylor, J. L., Todd, G., & Gandevia, S. C. (2006). Evidence for a supraspinal contribution to human muscle fatigue. *Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology*, 33(4), 400-405.
- Terry, P. C., Lane, A. M., & Fogarty, G. J. (2003). Construct validity of the Profile of Mood States—Adolescents for use with adults. *Psychology of Sport and Exercise*, 4(2), 125-139.

- Terry, P. C., Lane, A. M., Lane, H. J., & Keohane, L. (1999). Development and validation of a mood measure for adolescents. *Journal of Sports Sciences*, 17(11), 861-872.
- Tkachenko, O., & Dinges, D. F. (2018). Interindividual variability in neurobehavioral response to sleep loss: A comprehensive review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 89, 29-48.
- Triglav, J., Howe, E., Cheema, J., Dube, B., Fenske, M. J., Strzalkowski, N., & Bent, L. (2019). Physiological and cognitive measures during prolonged sitting: Comparisons between a standard and multi-axial office chair. *Applied Ergonomics*, 78, 176-183.
- Tsang, P. S., & Velazquez, V. L. (1996). Diagnosticity and multidimensional subjective workload ratings. *Ergonomics*, 39(3), 358-381.
- Van Cutsem, J., Marcora, S., De Pauw, K., Bailey, S., Meeusen, R., & Roelands, B. (2017). The effects of mental fatigue on physical performance: a systematic review. *Sports Medicine*, 47(8), 1569-1588.
- Van Der Hulst, M., & Geurts, S. (2001). Associations between overtime and psychological health in high and low reward jobs. *Work and Stress*, 15(3), 227-240.
- Van der Linden, D., & Eling, P. (2006). Mental fatigue disturbs local processing more than global processing. *Psychological Research*, 70(5), 395-402.
- Van der Linden, D., Frese, M., & Meijman, T. F. (2003). Mental fatigue and the control of cognitive processes: effects on perseveration and planning. *Acta Psychologica*, 113(1), 45-65.
- Van der Linden, D., Massar, S. A., Schellekens, A. F., Ellenbroek, B. A., & Verkes, R. J. (2006). Disrupted sensorimotor gating due to mental fatigue: preliminary evidence. *International Journal of Psychophysiology*, 62(1), 168-174.
- Van Dongen, P. A., Baynard, M. D., Maislin, G., & Dinges, D. F. (2004). Systematic interindividual differences in neurobehavioral impairment from sleep loss: evidence of trait-like differential vulnerability. *Sleep*, 27(3), 423-433.
- Vanderthommen, M., Duteil, S., Wary, C., Raynaud, J. S., Leroy-Willig, A., Crielaard, J. M., & Carlier, P. G. (2003). A comparison of voluntary and electrically induced contractions by interleaved 1H- and 31P-NMRS in humans. *Journal of Applied Physiology*, 94(3), 1012-1024.
- Veldman, M. P., Maffiuletti, N. A., Hallett, M., Zijdewind, I., & Hortobágyi, T. (2014). Direct and crossed effects of somatosensory stimulation on neuronal excitability and motor performance in humans. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 47, 22-35.
- Veness, D., Patterson, S. D., Jeffries, O., & Waldron, M. (2017). The effects of mental fatigue on cricket-relevant performance among elite players. *Journal of Sports Sciences*, 35(24), 2461-2467.
- Volle, M. A., Brisson, G. R., Dion, M., & Tanaka, M. (1980). Frequence de fusion critique visuelle et mesure de fatigue: état de la question. *Le Travail Humain*, 65-86.
- Vuillerme, N., & Hintzy, F. (2007). Effects of a 200 W–15 min cycling exercise on postural control during quiet standing in healthy young adults. *European Journal of Applied Physiology*, 100(2), 169-175.
- Walton, M. E., Bannerman, D. M., Alterescu, K., & Rushworth, M. F. (2003). Functional specialization within medial frontal cortex of the anterior cingulate for evaluating effort-related decisions. *Journal of Neuroscience*, 23(16), 6475-6479.

- Walton, M. E., Bannerman, D. M., & Rushworth, M. F. (2002). The role of rat medial frontal cortex in effort-based decision making. *Journal of Neuroscience*, 22(24), 10996-11003.
- Wang, C., Trongnetrpunya, A., Samuel, I. B. H., Ding, M., & Kluger, B. M. (2016). Compensatory neural activity in response to cognitive fatigue. *Journal of Neuroscience*, 36(14), 3919-3924.
- Ward, Jr, J. H. (1963). Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, 58(301), 236-244.
- Wascher, E., Rasch, B., Sanger, J., Hoffmann, S., Schneider, D., Rinkebaier, G., ... & Gutberlet, I. (2014). Frontal theta activity reflects distinct aspects of mental fatigue. *Biological Psychology*, 96, 57-65.
- Watelain, E., Barbier, F., Allard, P., Thevenon, A., & Angue, J. C. (2000). Gait pattern classification of healthy elderly men based on biomechanical data. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 81(5), 579-586.
- West, G. L., Al-Aidroos, N., & Pratt, J. (2013). Action video game experience affects oculomotor performance. *Acta Psychologica*, 142(1), 38-42.
- White, S. G., & McNair, P. J. (2002). Abdominal and erector spinae muscle activity during gait: the use of cluster analysis to identify patterns of activity. *Clinical Biomechanics*, 17(3), 177-184.
- Windhorst, U. (2007). Muscle proprioceptive feedback and spinal networks. *Brain Research Bulletin*, 73(4-6), 155-202.
- Winter, D. A. (1995). Human balance and posture control during standing and walking. *Gait & Posture*, 3(4), 193-214.
- Wulf, G., McNevin, N., & Shea, C. H. (2001). The automaticity of complex motor skill learning as a function of attentional focus. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 54(4), 1143-1154.
- Zhao, C., Zhao, M., Liu, J., & Zheng, C. (2012). Electroencephalogram and electrocardiograph assessment of mental fatigue in a driving simulator. *Accident Analysis & Prevention*, 45, 83-90.

Sites :

- <https://www.drogues.gouv.fr/comprendre/ce-qu-il-faut-savoir-sur/lexposition-aux-ecrans>

(Mission interministerielle de lutte contre les drogues et les conduites addictives, consulte le 20 juin 2019)

- <http://www.ipubli.inserm.fr/bitstream/handle/10608/6807/?sequence=15>

(INSERM, consulte le 21 juin 2019)

- https://www.santepubliquefrance.fr/content/.../CP_DP_activite_physique_260917.pdf

(Sante Publique France, dossier de presse du 26 septembre 2017, « Bouger plus, une necessite pour les francais », consulte le 20 juin 2019)

Partie V - Annexes

Voluntary and electrically-induced muscle fatigue differently affect postural control mechanisms in unipedal stance

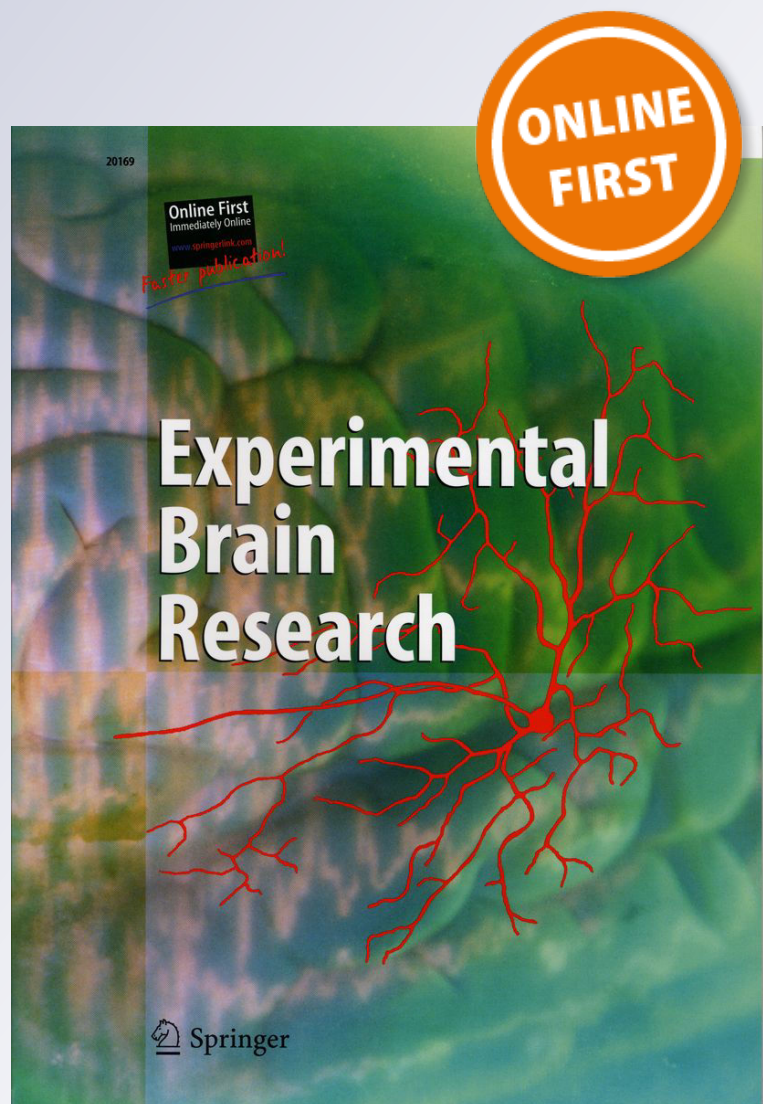
Hachard Betty, Noe Frédéric, Catherine Antony, Zeronian Sacha & Paillard Thierry

Experimental Brain Research

ISSN 0014-4819

Exp Brain Res

DOI 10.1007/s00221-018-5418-9



Your article is protected by copyright and all rights are held exclusively by Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature. This e-offprint is for personal use only and shall not be self-archived in electronic repositories. If you wish to self-archive your article, please use the accepted manuscript version for posting on your own website. You may further deposit the accepted manuscript version in any repository, provided it is only made publicly available 12 months after official publication or later and provided acknowledgement is given to the original source of publication and a link is inserted to the published article on Springer's website. The link must be accompanied by the following text: "The final publication is available at link.springer.com".



Voluntary and electrically-induced muscle fatigue differently affect postural control mechanisms in unipedal stance

Hachard Betty¹ · Noe Frédéric¹ · Catherine Antony¹ · Zeronian Sacha¹ · Paillard Thierry¹

Received: 17 September 2018 / Accepted: 25 October 2018
© Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2018

Abstract

The repetition of muscle contractions is likely to generate fatigue which can provoke alterations of postural control. Regulatory mechanisms can be triggered to counteract these alterations. However, these mechanisms would occur only when fatigue is induced through voluntary (VOL) contractions and not with electrically stimulated (ES) contractions. Hence the aim was to compare the effects of VOL and ES fatiguing contractions inducing a similar level of strength loss on unipedal postural control (assessed by means of force platform and EMG measurements), maximal voluntary contraction (MVC) and central activation ratio (CAR) to characterize the alterations induced by both modalities of fatigue and the associated regulatory mechanisms. Results showed that the VOL exercise induced a significant decrease of the CAR whereas the ES exercise did not, thus illustrating that central fatigue was present only after voluntary contractions. The VOL exercise also induced greater postural disturbances and larger regulatory mechanisms than the ES exercise, which also induced postural regulatory mechanisms. The present study reveals that postural control mechanisms are modulated according to the nature of the fatiguing contractions, likely due integration of specific fatigue signals according to the modality of the contraction. Because of a larger neurophysiological impact of VOL than ES fatiguing contractions due to greater central disturbances, VOL exercise-induced larger regulatory mechanisms. Nevertheless, the presence of regulatory mechanisms with ES contractions clearly underlines the ability of the central nervous system to display an accurate motor control following acute externally induced neuromuscular perturbations.

Keywords Muscle fatigue · Electrically stimulated contractions · Voluntary contractions · Posture · Balance · Motor control

Introduction

Muscle fatigue can be defined as a disturbance of motor output related to peripheral factors that impair muscle contractile properties and central factors arising within the central nervous system (CNS), with an alteration of the number of motor units recruited for the action as well as the rates at which they discharge action potentials (Bigland-Ritchie and Woods 1984; Contessa et al. 2016). Hence, disturbances can be characterized by a central fatigue i.e. alterations of activation of primary motor cortex, propagation of the descending command, excitability of spinal motoneurons and/or by a

peripheral fatigue i.e. alterations of transmission across the neuromuscular junction, excitation–contraction coupling, availability of energetic substrates, hydrogen ion concentration, or formation of cross-bridges (Bigland-Ritchie and Woods 1984). Muscle fatigue can be identified on the basis of a decrease in muscle force, muscle-velocity capacities, a variation in electromyographic (EMG) activity and a degradation of voluntary activation level (Gandevia 2001; García-Ramos et al. 2018). From a functional viewpoint, muscle fatigue leads to a drop in maximal voluntary contraction (MVC) force but also to an increase in motor variability and changes in motor coordination and movement parameters (Huffenus and Forestier 2006; Singh and Latash 2011). This explains why fatigue alters motor performance not only in maximal tasks but also in sub-maximal tasks as well as in finer motor tasks such as postural control (Paillard et al. 2010c; Paillard 2012).

Adaptive neuromuscular strategies can be implemented to counteract or limit the disturbance of postural control

✉ Paillard Thierry
thierry.paillard@univ-pau.fr

¹ Département STAPS, Laboratoire Mouvement, Equilibre, Performance et Santé (UPRES EA 4445), Université de Pau et des Pays de l'Adour, ZA Bastillac Sud, 65000 Tarbes, France

due to central and/or peripheral fatigue (Paillard 2012; Monjo and Forestier 2015). A reorganization of multi-joint coordination usually occurs, characterized by a redistribution of the contribution of active muscles, with an increased demand on the non-fatigued muscles which compensates for the neuromuscular deficit of the fatigued muscles (Bonnard et al. 1994; Gribble and Hertel 2004; Ritzmann et al. 2016). However, these regulatory mechanisms would occur only when fatigue is induced through voluntary (VOL) contractions (Monjo and Forestier 2015). When fatigue is generated through neuromuscular electrical stimulation (ES), the CNS would gate or not interpret the fatigue signals, which consequently prevents any possibility of accurate feedforward postural control, thus resulting in the absence of any motor reorganization (Monjo and Forestier 2015). Nevertheless, when comparing the effects of VOL and ES fatiguing muscular contractions of the quadriceps femoris on postural control, Paillard et al. (2010a) observed that postural control was disturbed more after VOL than after ES muscular contractions. Even though the experimental models were different between the studies of Paillard et al. (2010a) and Monjo and Forestier (2015) (quiet stance paradigm with postural sway measurements versus self-paced arm-raising movements with anticipatory postural adjustments evaluation), taken together, these results suggest that postural control would be more affected after VOL than after ES fatiguing muscular contractions (Paillard et al. 2010a) in spite of more efficient fatigue-related adaptive mechanisms when using VOL than when using ES contractions (Monjo and Forestier 2015). At first glance, these results are not consistent in terms of postural adaptations, and thus deserve to be clarified.

One possible mechanistic explanation could be that fatigue induced by VOL and ES contractions differently affects central drive (Chaubet et al. 2013). More specifically, ES contractions are likely to induce delayed central fatigue compared to VOL contractions, which produce earlier central fatigue (Chaubet et al. 2013). Moreover, it is known that ES and VOL muscular contractions do not produce similar strength loss even though fatiguing exercises are performed with equal duration and intensity (Paillard et al. 2010a, b; Chaubet and Paillard 2012). The effects of fatigue on postural control also depend on the cross-sectional area of the fatigued muscles, the larger the size, the more perturbed the postural control (Bizid et al. 2009). Hence, the unequal strength loss between VOL and ES fatigue in the study of Paillard et al. (2010a) and the large volume-differences between the muscles fatigued in the studies of Paillard et al. (2010a) and Monjo and Forestier (2015) (Quadriceps Femoris vs. Deltoid) can act as confounding factors rendering difficult any reliable and accurate comprehension of the

specificity of the postural regulation mechanisms induced by fatigue with ES and VOL contractions.

Therefore, the aim of this study was to compare the effects of VOL and ES fatiguing contractions on postural control, while standardizing the location (i.e. knee extensors) and the magnitude of the muscle fatigue (i.e. equated level of strength loss). A protocol combining assessments of MVC, central activation ration (CAR) and postural control with force platform and EMG measurements was performed to accurately characterise the alterations induced by both modalities of fatigue (impact on central drive and motor output) and the associated postural regulatory mechanisms. Because central command is a sine qua non condition for VOL but not for ES fatiguing contractions, we hypothesized that central fatigue would be greater after VOL than after ES fatiguing contractions, thus inducing a greater disturbance on the postural control system which would display a motor reorganization only with VOL contractions.

Methods

Ethical approval

All subjects gave their written informed consent to participate in the experiment, which was approved by the University's Institutional Review Board in accordance with the Declaration of Helsinki.

Participants

Seventeen healthy males participated in the study (age 20.4 ± 1.8 years; height 179.7 ± 8.2 cm; body weight 75.9 ± 9.2 kg). Exclusion criteria included a documented postural control disorder or a medical condition that might affect postural control, a neurological or a musculoskeletal impairment in the past 2 years, or current injury making the subjects unable to participate. Participants had to continue their habitual physical activity between the test sessions without taking part to a new physical activity. They were asked to avoid strenuous activity and did not eat and drink excitatory substances 24 h prior to the data collection sessions.

Protocol

The experiment began with a warm-up exercise which consisted of 12 min of pedaling on a cycle ergometer (Monark® Ergomedic E874, Vansbro, Sweden), with a first 5 min phase at a 45–55% maximal heart rate (MHR) target, a second 5 min phase at a 65–75% MHR target and a last 2 min at a 75–85% MHR target. The heart rate was monitored by a heart rate transmitter (Polar® M400, Kempele, Finland).

Then, postural control, isometric MVC and CAR were assessed on the supporting limb (PRE condition). These assessments were repeated immediately after a fatigue protocol (POST condition) and after 5 min, 10 min and 20 min of recovery (respectively POST5, POST10 and POST20 conditions). The fatiguing protocol consisted in two different exercises: voluntary muscular contractions (VOL) and by electrically-induced or stimulated muscular contractions (ES). A randomized cross-over study design was adopted, in which each participant completed each fatiguing exercise (VOL and ES) separated by a period of 6–31 days.

Postural control assessment

Participants were asked to stand barefoot as still as possible on their supporting leg with their arms crossed on their chest in a unipedal stance for 25 s on a force platform (Techno-Concept, Feet-test©6, FRANCE) which recorded the centre of foot pressure (COP) at 40 Hz. When the participants had a dominant right leg for kicking a ball, then the left leg was the supporting leg (inversely when the subjects had a dominant left leg). Surface EMG activity of the following muscles was recorded during the postural task at 1000 Hz (CMMR > 100 dB; input impedance 1 M Ω) with the PowerLab 16/35 data acquisition system (ADInstruments, Castle Hill, Australia) with a resolution of 16 bits using a g.BSamp biosignal amplifier (g.tec, Schiedlberg, Austria): Soleus (SOL), Gastrocnemius Medialis (GM), Tibialis Anterior (TA), Vastus Medialis (VM) and Biceps Femoris (BF). After appropriate skin preparation, pre-gelled self-adhesive disc bipolar Ag/AgCl surface (10 mm recording diameter) electrodes (Kendall Meditrace 100, Covidien, Mansfield, USA) were positioned on the supporting leg of the subjects with 2 cm centre-to-centre spacing according to SENIAM's recommendations (<http://www.seniam.org>). The foot was placed according to precise landmarks with respect to the medio-lateral (X) and antero-posterior (Y) axes of the platform. Participants were asked to raise the unsupported leg with a 90° knee flexion angle. The two hips were placed in a neutral position (0° of flexion). Participants first performed two familiarization trials in the postural test to avoid any learning effect and to achieve a stable postural score on unipedal stance which was obtained in the third trial within a single test session (Cug and Wikstrom 2014).

From COP signals, the COP surface area (mm²) and the mean COP velocity (the total COP displacement divided by the total time, in mm.s⁻¹) on the medio-lateral and antero-posterior axes (COP_x and COP_y velocity respectively) were calculated. It is commonly admitted that the smaller these parameters, the better subjects' ability to minimize and control postural sway (Paillard and Noé 2015).

The raw EMG signals were digitally processed with Matlab R2015b (The Mathworks Inc., Natick, USA) by applying a band-pass filter (fourth-order Butterworth filter, 20–400 Hz). The EMG activity of each muscle was then assessed by computing its root mean-square (RMS) value over the whole trial.

Maximal voluntary contraction assessment

The MVC of the quadriceps of the supporting leg was measured on an ergometer (Leg extensor, Panatta Sport™, Apiro, Italy) in each condition (PRE, POST, POST5, POST10, POST20). This device was equipped with a force sensor (Model SSM Series, PM Instrumentation™, Courbevoie, France) attached to the participants' ankle. Force signals were recorded with a Biopac MP100 data acquisition system (Biopac Systems, Inc, Santa Barbara, USA) at a 200 Hz sampling frequency. Participants sat with a 90° knee flexion and a 90° hip flexion, measured with a goniometer (Comed®, Strasbourg, France). The depth of the seat was fitted to the length of the subjects' thighs. Subjects were strongly attached with straps positioned across the pelvis and chest. Participants were asked to perform two MVC each of 6 s, separated by 30 s while receiving verbal encouragement. The best performance was recorded. Two familiarization trials preceded the test.

Central activation ratio assessment

Four rectangular self-adhesive conducting electrodes (Complex®, 50 mm x 50 mm, USA; Sport-Elec®, 89 x 50 mm, France) were placed over the motor point of the vastus medialis, vastus lateralis and rectus femoris muscles, and one electrode was placed on the proximal part of the quadriceps across the vastus lateralis and rectus femoris. To quantify central activation failure during each MVC, an electrical stimulation (STIM) was triggered manually after force plateau (i.e. after 3 s), for a duration of 3 s. Muscles were stimulated using biphasic symmetrical rectangular waves (pulse duration 450 μ s; 100 mA, frequency 80 Hz) while using a high-voltage constant-current stimulator (model DS7, Digi-timer, Hertfordshire, UK). CAR was calculated according to the following equation (Kent-Braun and Le Blanc 1996):

$CAR = MVC / (MVC + STIM)$, where MVC + STIM = voluntary + stimulated forces.

In the case where there was no increase in force during the electrical stimulation, CAR = 1.0 and voluntary activation was considered as complete.

Fatiguing exercise

Two minutes after the MVC and CAR tests (in the PRE condition), participants began the fatigue exercise which was only

completed with the supporting leg. The fatiguing exercise consisted in repeating 5 s isometric knee extension followed by 2 s of recovery. There were two modes of exercise: VOL and ES. Electrostimulation was completed with a portable stimulator (Cefar™ Rehab 4 Pro®, Lund, Sweden), which delivered a biphasic symmetrical rectangular wave current with a 350 μ s pulse duration and a 50 Hz frequency. The electrodes that were used to assess the central activation ratio were used in the ES fatiguing exercise. The intensity of the contraction was set at a target force value of 20% of MVC force (determined from PRE MVC test) and controlled on-line on a computer screen using the AcqKnowledge® software (Biopac Systems, Inc, Santa Barbara, USA). The knee extension continued until the force output dropped below the 20% MVC target force value for three consecutive repetitions, despite strong verbal encouragement by the investigators in the VOL condition or an increase of the intensity of electrostimulation to maintain the 20% of force level in the ES condition. The exercise duration was recorded as the time to task failure. The rating of perceived exertion (RPE) was assessed according to the Borg scale (from 6 to 20) -on the basis of identical verbal instructions for both exercises- immediately after the completion of the fatiguing exercise (Borg 1990). The experimental set-up was organised to limit subjects' displacement and to perform the MVC, CAR and postural assessments as quickly as possible after the fatiguing exercise.

Statistical analysis

Normality was tested using the Shapiro–Wilk test. As most of the variables did not meet the assumption of normal distribution, non-parametric tests were applied and data were expressed as median (interquartile range—IQR). For each fatiguing exercise (VOL and ES), MVC, CAR, EMG and COP parameters were analysed using a Friedman test to characterise a fatigue effect. The follow-up of the Friedman test was performed by means of Nemenyi's multiple comparisons to evaluate the differences between each condition (PRE, POST, POST5, POST10 and POST20). Wilcoxon signed rank tests for paired samples were used to determine differences between VOL and ES exercises for each parameter in each condition. Wilcoxon signed rank tests were also used to compare the time to task failure and the RPE between VOL and ES exercises. Results were considered significant for $P < 0.05$.

Results

VOL exercise

The Friedman test revealed a significant fatigue effect regarding the MVC ($X^2(4) = 42.49$; $P < 0.001$), the

CAR ($X^2(4) = 25.682$; $P < 0.001$), the COP surface ($X^2(4) = 16.329$; $p < 0.003$), the COPx velocity ($X^2(4) = 12.8$; $P < 0.02$), the COPy velocity ($X^2(4) = 17.271$; $P < 0.002$), the EMG of the TA ($X^2(4) = 14.447$; $P < 0.006$), SOL ($X^2(4) = 23.247$; $p < 0.001$) and BF ($X^2(4) = 10.118$; $P < 0.04$) muscles.

As illustrated on Fig. 1, the MVC was significantly higher at PRE than at POST ($P < 0.001$), POST5 ($P < 0.001$) and POST10 ($P < 0.001$). MVC values at POST20 were higher than at POST ($P < 0.002$) and POST5 ($P < 0.03$). Results of CAR are presented in Fig. 2. A significant difference of the CAR was observed between PRE and POST5 ($P < 0.002$) and between PRE and POST10 ($P = 0.01$), with higher values in the PRE condition.

As illustrated on Fig. 3, COP surface showed a significant increase between PRE and POST ($P < 0.002$) and a significant decrease between POST and POST10 ($P < 0.03$). Data from COP velocities revealed significant rises between PRE and POST for both the COPx ($P < 0.04$) and COPy velocity ($P < 0.003$). Significant reductions between POST and POST10 ($P < 0.007$) and between POST and POST20 ($P < 0.04$) were also observed for the COPy velocity. Concerning the EMG signals (Fig. 4), results revealed a significant increase of the RMS value of the TA and SOL muscles between PRE and POST (TA: $P < 0.007$; SOL: $P < 0.001$). For the SOL muscle, there was also a significant difference between PRE and POST5 ($P < 0.005$) and between PRE and POST20 ($P < 0.02$).

ES exercise

The Friedman test revealed a significant fatigue effect for the MVC ($X^2(4) = 57.074$; $P < 0.001$), the COPx velocity ($X^2(4) = 18.494$; $P < 0.001$), the COPy velocity ($X^2(4) = 15.671$; $P < 0.004$), the EMG of the SOL ($X^2(4) = 14.588$; $P < 0.006$), VM ($X^2(4) = 14.4$; $P < 0.007$) and BF ($X^2(4) = 10.118$; $P < 0.04$) muscles. There were no significant effects of fatigue for the CAR (Fig. 2) and for the COP surface (Fig. 3).

The MVC decreased significantly after the fatiguing exercises (POST condition) compared to the PRE condition ($P < 0.001$) and remained lower in POST5 ($P < 0.001$) and POST10 ($P < 0.006$) conditions than in PRE. A first sign of recovery was observed at POST10 since the MVC values were significantly higher than in POST ($P < 0.002$). At POST20, the MVC values remained significantly different from those observed at POST ($p < 0.001$) (Fig. 1).

The COPx velocity significantly increased between PRE and POST ($P < 0.02$) whereas it significantly decreased between POST and POST20 ($P < 0.002$). Data from COPy velocity revealed a significant decrease between POST and POST20 ($P < 0.002$) (Fig. 3). When focusing on the

Fig. 1 Effects of two fatiguing exercises (VOL and ES) on maximal voluntary contraction (MVC). Filled circles and squares represent the median value (error bars: interquartile range) for the VOL and ES exercises, respectively, in five conditions (PRE, POST, POST5, POST10, POST20). * indicates significant pairwise differences between the conditions in each exercise modality (** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$). Δ indicates significant differences between the VOL and ES exercises in a specific condition ($\Delta\Delta P < 0.001$; $\Delta\Delta P < 0.01$; $\Delta P < 0.05$)

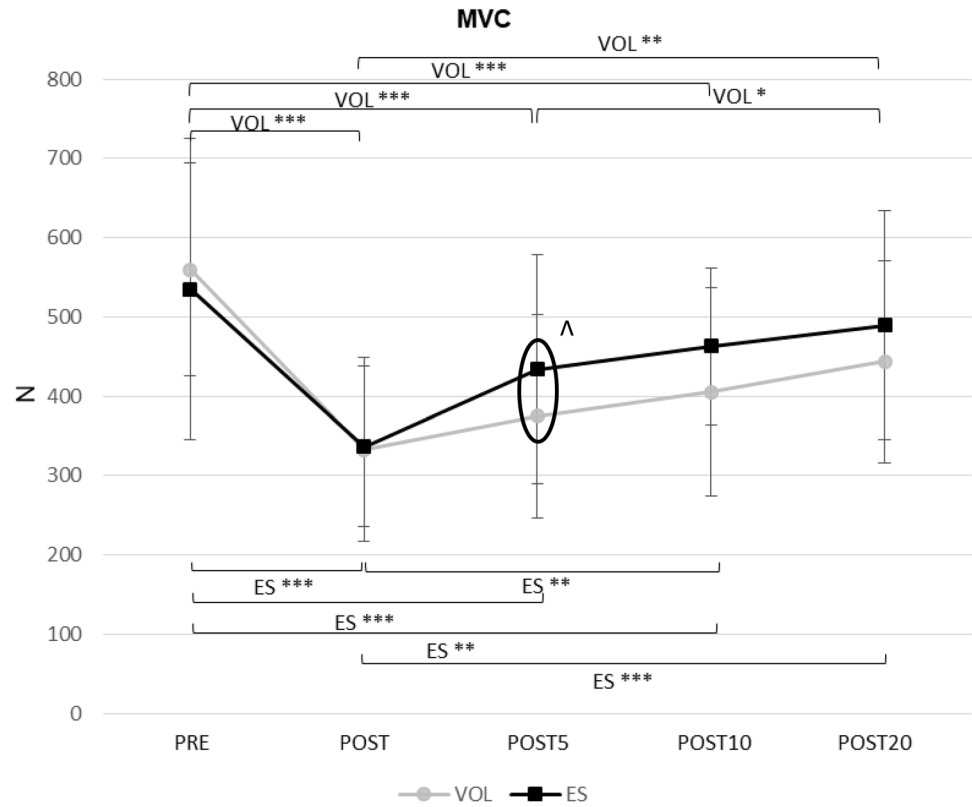
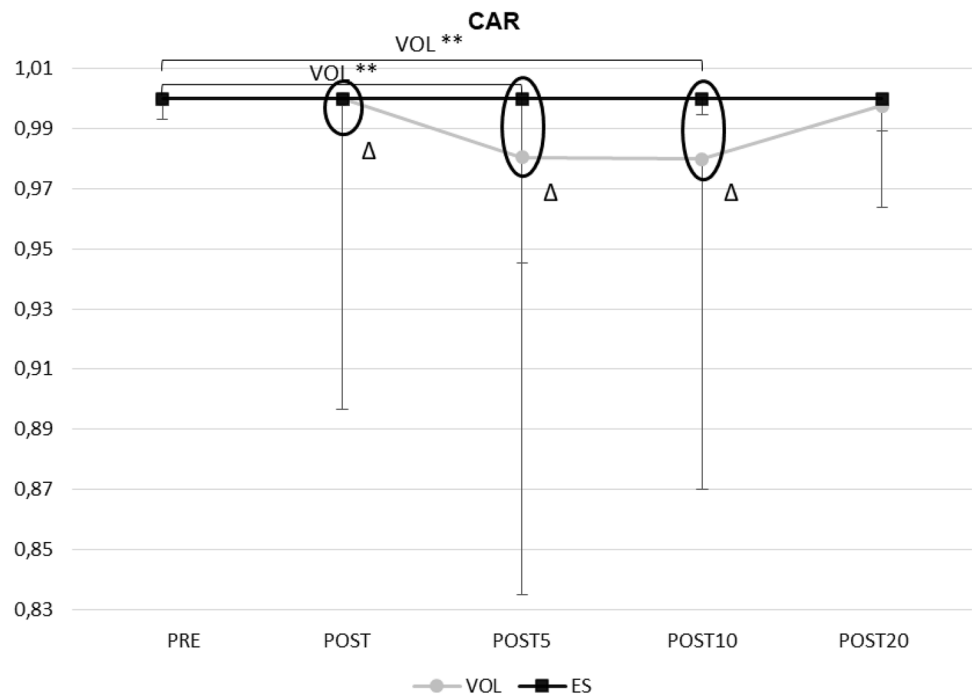


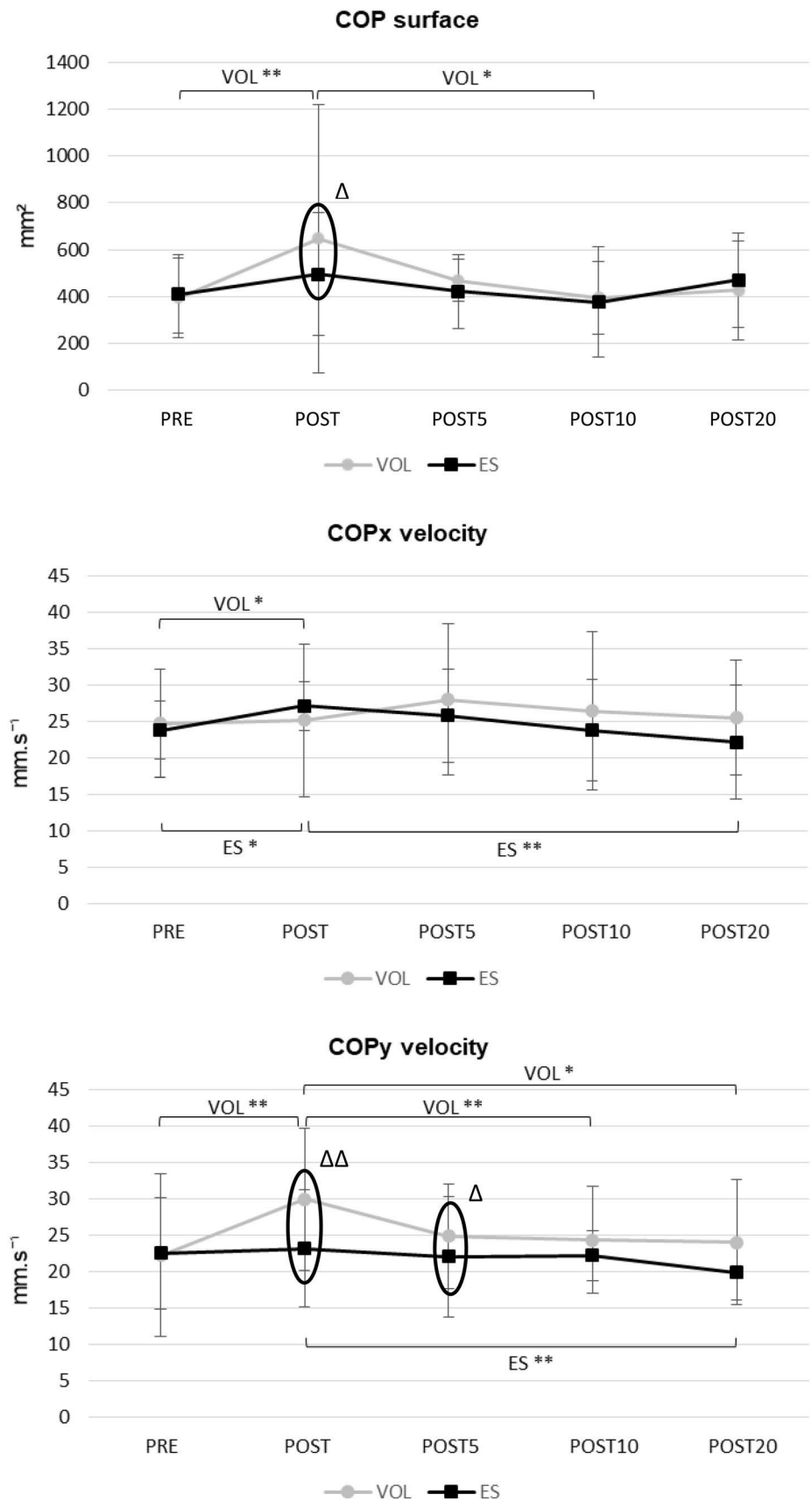
Fig. 2 Effects of two fatiguing exercises (VOL and ES) on the central activation ratio (CAR). Filled circles and squares represent the median value (error bars: interquartile range) for the VOL and ES exercises, respectively, in five conditions (PRE, POST, POST5, POST10, POST20). * indicates significant pairwise differences between the conditions in each exercise modality (** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$). Δ indicates significant differences between the VOL and ES exercises in a specific condition—visualized by an ellipse ($\Delta\Delta P < 0.001$; $\Delta\Delta P < 0.01$; $\Delta P < 0.05$)



EMG activity of the thigh and leg muscles during the postural task, the RMS value of the EMG signal of the SOL muscles was significantly higher at POST ($P < 0.04$) and

POST5 ($P < 0.004$) than at PRE. The RMS value of the VM muscle EMG signal was reduced at POST20 compared to POST5 ($P < 0.007$) (Fig. 4).

Fig. 3 Effects of two fatiguing exercises (VOL and ES) on postural parameters. Filled circles and squares represent the median value (error bars: interquartile range) for the VOL and ES exercises, respectively, in five conditions (PRE, POST, POST5, POST10, POST20). * indicates significant pairwise differences between the conditions in each exercise modality (** $P < 0.001$; * $P < 0.01$; * $P < 0.05$). Δ indicates significant differences between the VOL and ES exercises in a specific condition—visualized by an ellipse ($\Delta\Delta\Delta P < 0.001$; $\Delta\Delta P < 0.01$; $\Delta P < 0.05$)



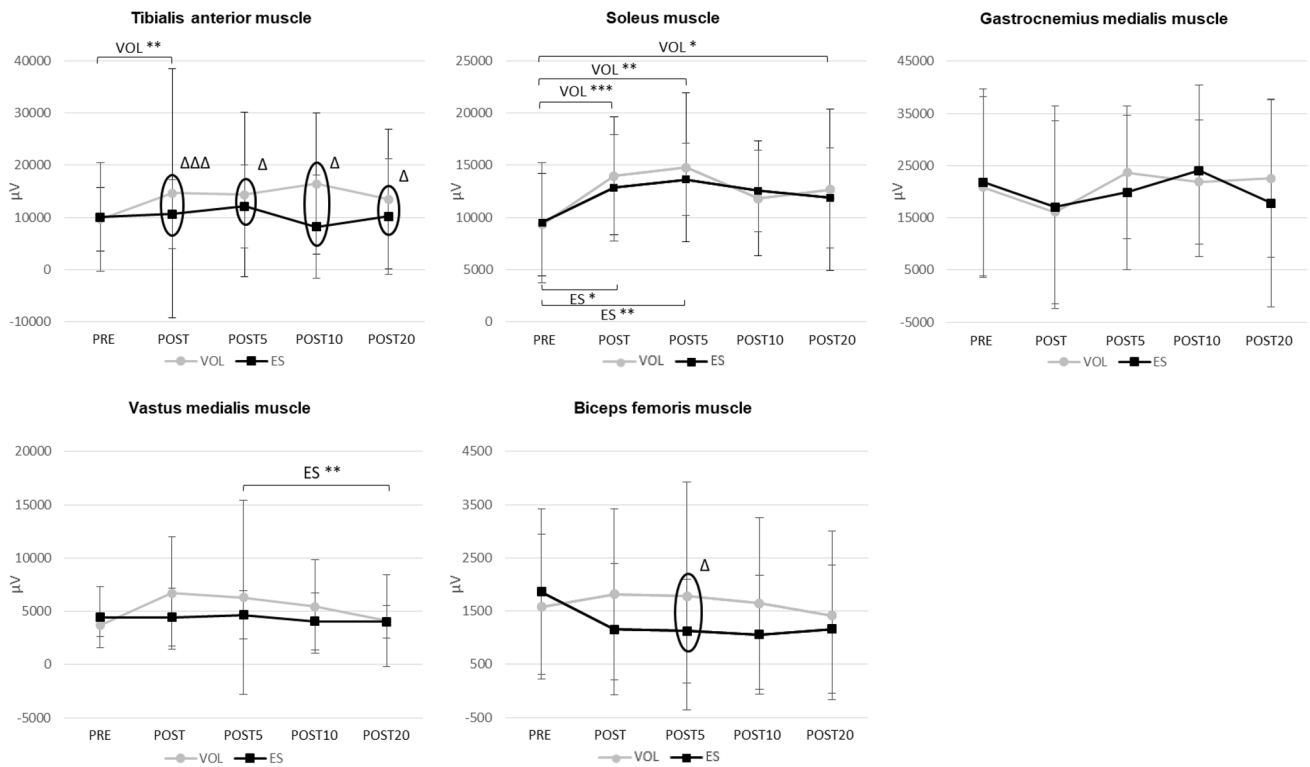


Fig. 4 Effects of two fatiguing exercises (VOL and ES) on EMG RMS. Filled circles and squares represent the median value (error bars: interquartile range) for the VOL and ES exercises, respectively, in five conditions (PRE, POST, POST5, POST10, POST20). *indicates significant pairwise differences between the conditions in each

exercise modality (** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; Δ indicates significant differences between the VOL and ES exercises in a specific condition—visualized by an ellipse ($\Delta\Delta\Delta P < 0.001$; $\Delta\Delta P < 0.01$; $\Delta P < 0.05$))

VOL vs ES

The different fatigue modalities did not result in a similar duration of exercise. With median durations of 41.53 min (IQR = 37.71) and 6.95 min (IQR = 5.17) respectively, the exercise was significantly longer with VOL than with ES muscular contractions ($V = 153$; $P < 0.001$). Values of RPE were not significantly different between VOL (17, IQR = 3) and ES (17, IQR = 3) exercises.

Results about MVC revealed a significant difference in POST5 condition only ($V = 34$; $P < 0.05$) with a greater MVC for the ES exercise (Fig. 1). Differences were more marked for the CAR since significantly higher values were observed for the ES than for the VOL exercise in POST ($V = 4$; $P < 0.04$), POST5 ($V = 17$; $P = 0.05$) and POST10 ($V = 8$; $P < 0.02$) conditions (Fig. 2).

Considering the COP parameters, both the COP surface ($V = 120$; $P < 0.04$) and the COPy velocity ($V = 130$; $P < 0.01$) were significantly higher in VOL than in ES in the POST condition (Fig. 3). The COPy velocity was also significantly higher in VOL than ES in the POST5 condition ($V = 124$; $P < 0.03$). No significant differences were observed for the COPx velocity between the VOL and ES

exercises. When focusing on the EMG signals, the TA muscle demonstrated a significantly higher level of activation in VOL than in ES in POST ($V = 142$; $P < 0.001$), POST5 ($V = 127$; $P < 0.02$), POST10 ($V = 123$; $P < 0.03$) and POST20 ($V = 120$; $P < 0.04$) conditions. Moreover, the RMS value of the BF muscle was significantly higher in VOL than in ES in POST5 condition ($V = 108$; $P < 0.04$) (Fig. 4).

Discussion

The aim was to compare the effects of standardized VOL and ES fatiguing contractions (while equating the level of strength loss) on postural control, MVC and CAR to accurately characterise the alterations induced by both modalities of fatigue and the associated postural regulatory mechanisms. Since central fatigue would be greater after VOL than after ES fatiguing contractions, the hypothesis was that VOL contractions would have a greater disturbance than ES contractions on the postural control system which would display a motor reorganization only with VOL contractions. This hypothesis was partially confirmed by our results since VOL contractions induced greater postural disturbances than

ES contractions, but the ES fatiguing exercise also induced a motor reorganization.

Following the different fatiguing exercises which induced the same muscle strength loss, results showed that the restoration of MVC strength began earlier with the ES than with the VOL exercise, since first signs of recovery were observed at POST10 for the ES exercise whereas they were observed at POST20 for the VOL exercise (differences between the POST and the POST 10 and POST 20 conditions respectively). Moreover, only the VOL exercise induced a significant decrease of the CAR, which presented lower values in POST5 and POST10 than in the pre-fatigue condition, thus illustrating that central fatigue was present only after voluntary contractions (Kent-Braun 1999; Chaubet et al. 2013), which could explain the longer MVC recovery time observed with the VOL exercise. Central disturbance results from changes related to intrinsic cortical processes and/or descending drive and/or excitability of spinal motoneurons (Taylor et al. 1996, 2006). However, in the case of central fatigue, it is possible that voluntary drive can increase cortical output but it cannot achieve the levels necessary to overcome the reduced responsiveness of the spinal motor apparatus (Rothwell 2009). This could explain why the EMG activity of leg muscles (i.e., TA and SOL) increased more after the VOL exercise than after the ES exercise to limit the altering effects of fatigue on postural control. The fact that VOL contractions totally depend on central command whereas ES contractions are independently and artificially generated without any central drive's involvement can be viewed as the main cause of a central fatigue with VOL contractions (Hortobagyi et al. 1999; Paillard et al. 2010b). Nevertheless, the longer duration of exercise in voluntary mode (41.53 min time to task failure) than in stimulated mode (6.95 min time to task failure) can constitute another potential origin of central fatigue presence with VOL exercises that could have impacted motor control of ankle muscles. It has been reported that the longer the exercise, the more important the central fatigue for a given exercise intensity (Paillard et al. 2014; Froyd et al. 2016). The longer duration of exercise with the VOL exercise could be related to the fact that for a given submaximal muscular contractions intensity, the energy cost of force development is higher for stimulated than for voluntary contractions (Vanderthommen et al. 2003). These authors have shown that stimulated contractions degrade glycogen reserves, acidify the cytoplasm and reduce the intracellular pH more than voluntary contractions. However, our results suggest that despite this higher glycolytic activity induced by stimulated contraction, ES exercise did not generate a greater peripheral fatigue since MVC values remained lower for the VOL exercise than for the ES exercise after 5 min of recovery. This lower value of muscle strength could also result from the longer duration of exercise in voluntary mode, which would induce greater

changes in contractile properties (Jones et al. 2006; Fitts 2008; Fauler et al. 2012). Moreover, the similar RPE at the end of each exercise could be also related to the longer duration of the VOL exercise (which involves physiological and psychological efforts over a longer period) in comparison with the ES exercise, in which the high perception of exertion is rather related to the painful sensation of the electrical stimulation.

When focusing on the effects of VOL and ES fatiguing exercises on postural control, results showed that the COP surface, COPx and COPy velocity were significantly increased immediately after the completion of the VOL exercise (difference between the PRE and the POST condition), whereas only the COPx velocity was increased following the ES exercise. These results indicate that the subjects' ability to minimize and control postural sway was more disturbed after completing the VOL than the ES exercise (Paillard and Noé 2015), in spite of similar strength loss induced by both exercises modalities. Concordant findings were reported by Paillard et al. (2010a, b) with VOL and ES exercises of equal duration and intensity that induced different magnitude of strength loss. Taken together, these findings illustrate that VOL and ES fatiguing exercises produce specific impacts on postural control with more deleterious effects with VOL exercises, regardless of the duration of the exercise and the level of loss of strength. Two reasons could explain these results. First, the greater central fatigue after the VOL exercise than after the ES exercise would affect a fine motor task such as postural control more after the VOL exercise than after the ES exercise (Paillard 2012; Paillard et al. 2014). Second, during submaximal voluntary muscle actions, motor units are progressively recruited in an orderly fashion from small to large (Henneman et al. 1965), i.e. from the depth of the muscle to the surface (Lexell et al. 1983). Conversely, neuromuscular electrical stimulation activates the motor units located directly beneath the stimulation electrodes (Vanderthommen et al. 2003). Since the large motor units are mainly located on the surface of the quadriceps femoris (Lexell et al. 1983), they are progressively recruited from the surface of the muscle to the depth i.e. in an orderly fashion from large to small. Posture being specially controlled by type I muscle fibers (Paillard 2017) mainly located in the depth of the muscle, these fibers could be more exhausted after a VOL than after an ES exercise. In the present study, since the intensity of the VOL exercise was 20% of MVC, the small motor units were first activated which could degrade postural control more than the ES exercise. This result tends to validate the suggestion formulated by Paillard et al. (2010a) about a more severe fatigue in the type I muscle fibers induced by VOL exercises, which are mainly active in postural regulation, and a less accentuated effect of ES exercises which instead generate severe fatigue in the

type II muscle fibers which are not especially required in postural regulation.

The CNS can develop regulatory mechanisms to attenuate the detrimental effects of muscle fatigue on postural control (Paillard 2012). Among these mechanisms, a reorganization of multi-joint coordination usually occurs, while taking advantage of motor redundancy with an increased participation of the non-fatigued muscles (Bonnard et al. 1994; Gribble and Hertel 2004; Singh and Latash 2011; Ritzmann et al. 2016). In the present study, the EMG results illustrate an increased activity of the the SOL muscle after both the VOL and ES exercises, with a more persistent effect with VOL contractions (a significant difference was observed between PRE and POST20 only with VOL contractions). The EMG activity of the TA muscle also increased immediately after the VOL exercise (significant difference between PRE and POST) with overall higher RMS values with VOL than with ES contractions at POST, POST5, POST10 and POST20 (and to a lesser extent that of the BF muscle at POST 5). Such an increased contribution of the ankle muscles after quadriceps femoris fatigue typically characterizes a postural regulatory mechanism which accentuates the participation of the non-fatigued distal muscles to limit the postural disturbances related to fatigue of the proximal musculature (Paillard 2012; Ritzmann et al. 2016). These results also illustrate a more active postural control with larger regulatory mechanisms following the VOL fatiguing exercise. This higher neuromuscular activity of the subjects after the VOL exercise thus emphasizes a less economic postural control. This is totally in accordance with the higher values of COP parameters observed with this fatiguing condition which induced greater central disturbance. The increased participation of the TA muscle following the VOL exercise also characterizes a classically observed postural response in the presence of fatigue, with an enhanced muscle co-activation in order to increase joint stiffness and moderate postural sway (Kennedy et al. 2012; Paillard 2012; Ritzmann et al. 2016). The fact that postural control was only altered immediately after the fatiguing tasks (POST condition), but not after some minutes of recovery (at POST5, POST10 and POST20) show that these regulatory mechanisms were fairly efficient in counteracting the postural disturbance and that a short recovery period was sufficient to restore postural control.

Even though VOL contractions induced greater muscle regulatory actions than ES contractions, it is important to notice that regulatory mechanisms were present following the ES fatiguing exercise. This result does not corroborate the suggestions of Monjo and Forestier (2015) and Monjo et al. (2015) who postulated that fatigue generated through ES, because of its passive nature, could not be accurately interpreted by the CNS. Hence the CNS could not predict the sensory consequences of movement because restricted

internal representation updating, thus resulting in inappropriate predictive motor control and absence of regulatory actions (Monjo et al. 2015; Monjo and Forestier 2015). The changes in the activity in a distal non-fatigued muscle observed after ES fatiguing contractions rather suggest that fatigue signals evoked by externally-generated contractions are not gated by the CNS despite their peripheral nature. This would validate the hypothesis formulated by Paillard (2015) who assumed that fatigue signals evoked by stimulated contractions could not be gated by the CNS since the sensory inputs associated with ES were cortically integrated. Veldman et al. (2014) have shown that stimulated contractions achieved at sub-maximal intensities (even below the motor threshold), can excite Ia and Ib afferents, group II afferents from slow and rapidly adapting skin receptors and group II muscle afferents and affect the excitability of the contralateral S1, supplementary motor area, dorsal premotor cortex, posterior parietal cortex M1, and ipsilateral cerebellum and bilateral S2. The different postural control mechanisms observed after both VOL and ES contractions can be typically explored through the central governor theory, which states that motor performance (including sub-maximal tasks such as fine motor tasks) is regulated centrally in the brain by a complex and dynamic integration of physiological, biochemical, and other sensory feedback from the periphery (Noakes et al. 2005).

The present study reveals that postural control mechanisms are modulated according to the nature of the fatiguing contractions, likely due to the integration of specific fatigue signals according to the modality of the contraction. Because of a larger neurophysiological impact of VOL than ES fatiguing contractions due to greater central disturbances, VOL exercises induced larger postural regulatory mechanisms. Even though it is widely accepted that the chronic use of ES can provide major neuromuscular parameter improvements in rehabilitation and/or training programs, this technique is often believed to have a detrimental impact on motor control since the CNS is not involved in motor activation (Monjo et al. 2015). Nevertheless, the presence of regulatory mechanisms with ES contractions clearly underlines the ability of the CNS to display an accurate motor control following acute externally induced neuromuscular perturbations, which can explain the positive chronic effects of ES on postural control and gait observed with elderly subjects (Paillard 2018).

Acknowledgements The authors thank all the subjects for their cooperation.

Funding This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethical approval All procedures performed in studies involving human participants were in accordance with the ethical standards of the institutional research committee and with the 1964 Helsinki declaration and its later amendments or comparable ethical standards.

References

- Bigland-Ritchie B, Woods JJ (1984) Changes in muscle contractile properties and neural control during human muscular fatigue. *Muscle Nerve* 7(9):691–699
- Biomedical Health and Research Program (BIOMED II), SENIAM project (Surface Electromyography for the Non-Invasive Assessment of Muscles). <http://www.seniam.org>. Accessed Dec 2016
- Bizid R, Margnes E, François Y, Jully JL, Gonzalez G, Dupui P, Paillard T (2009) Effects of knee and ankle muscle fatigue on postural control in the unipedal stance. *Eur J Appl Physiol* 106(3):375–380
- Bonnard M, Sirin AV, Oddsson L, Thorstensson A (1994) Different strategies to compensate for the effects of fatigue revealed by neuromuscular adaptation processes in human. *Neurosci Lett* 166:101–105
- Bord G (1990) Psychophysical scaling with applications in physical work and the perception of exertion. *Scandinavian Journal of Work, Environment & Health*: 55–58
- Chaubet V, Paillard T (2012) Effects of unilateral knee extensor muscle fatigue induced by stimulated and voluntary contractions on postural control during bipedal stance. *Clin Neurophysiol* 42(6):377–383
- Chaubet V, Cormery B, Maitre J, Paillard T (2013) Stimulated contractions delay and prolong central fatigue compared with voluntary contractions in men. *J Strength Cond Res* 27(5):1378–1383
- Contessa P, Puleo A, De Luca CJ (2016) Is the notion of central fatigue based on a solid foundation? *J Neurophysiol* 115(2):967–977
- Cut M, Wikstrom EA (2014) Learning effects associated with the least stable level of the Biodex® stability system during dual and single limb stance. *J Sports Sci Med* 13:387–392
- Fauler M, Jurkat-Rott K, Lehmann-Horn F (2012) Membrane excitability and excitation-contraction uncoupling in muscle fatigue. *Neuromuscul Disord* 22(3):162–167
- Fitts RH (2008) The cross-bridge cycle and skeletal muscle fatigue. *J Appl Physiol* 104(2):551–558
- Froyd C, Beltrami FG, Millet GY, Noakes TD (2016) Central Regulation and Neuromuscular Fatigue during Exercise of Different Durations. *Med Sci Sports Exerc* 48(6):1024–1032
- Gandevia SC (2001) Spinal and Supraspinal factors in human muscle fatigue. *Physiol Reviews* 81(4):1725–1789
- García-Ramos A, Torrejón A, Feriche B, Morales-Artacho AJ, Pérez-Castilla A, Padial P, Jaric S (2018) Selective effects of different fatigue protocols on the function of upper body muscles assessed through the force-velocity relationship. *Eur J Appl Physiol* 118(2):439–447
- Gribble PA, Hertel J (2004) Effect of hip and ankle muscle fatigue on unipedal postural control. *J Electromyogr Kinesiol* 14(6):641–646
- Henneman E, Somjen G, Carpenter DO (1965) Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *J Neurophysiol* 28:560–580
- Hortobagyi T, Scott K, Lambert J, Hamilton G, Tracy J (1999) Cross-education of muscle strength is greater with stimulated than voluntary contractions. *Mot Control* 3:205–219
- Huffenus AF, Forestier N (2006) Effects of fatigue of elbow extensor muscles voluntarily induced and induced by electromyostimulation on multi-joint movement organization. *Neurosci Lett* 403(1–2):109–113
- Jones DA, De Ruyter CJ, De Haan A (2006) Change in contractile properties of human muscle in relationship to the loss of power and slowing of relaxation seen with fatigue. *J Physiol* 576(3):913–922
- Kennedy A, Guevel A, Sveistrup H (2012) Impact of ankle muscle fatigue and recovery on the anticipatory postural adjustments to externally initiated perturbations in dynamic postural control. *Exp Brain Res* 223(4):553–562
- Kent-Braun JA (1999) Central and peripheral contributions to muscle fatigue in humans during sustained maximal effort. *J Appl Physiol* 80:57–63
- Kent-Braun JA, Le Blanc R (1996) Quantification of central activation failure during maximal voluntary contractions in humans. *Muscle Nerve* 19(7):861–869
- Lexell J, Henriksson-Larsen K, Sjoström M (1983) Distribution of different fibre types in human skeletal muscles. 2. A study of cross-sections of whole m. vastus lateralis. *Acta Physiol Scand* 117:115–122
- Monjo F, Forestier N (2015) Electrically-induced muscle fatigue affects feedforward mechanisms of control. *Clin Neurophysiol* 126(8):1607–1616
- Monjo F, Terrier R, Forestier N (2015) Muscle fatigue as an investigative tool in motor control: A review with new insights on internal models and posture-movement coordination. *Hum Mov Sci* 44:225–233
- Noakes TD, St Clair Gibson A, Lambert EV (2005) From catastrophe to complexity: a novel model of integrative central neural regulation of effort and fatigue during exercise in humans: summary and conclusions. *Br J Sports Med* 39(2):120–124
- Paillard T (2012) Effects of general and local fatigue on postural control: A review. *Neurosci Biobehav Rev* 36:162–176
- Paillard T (2015) Complexity of the effects of the electrically-induced muscle fatigue on motor control. *Clin Neurophysiol* 126(8):1464–1465
- Paillard T (2017) Relationship between muscle function, muscle typology and postural performance according to different postural conditions in young and older adults. *Front Physiol* 8:585
- Paillard T (2018) Muscle plasticity of aged subjects in response to electrical stimulation training and inversion and/or limitation of the sarcopenic process. *Ageing Res Rev* 18:1568–1637
- Paillard T, Noé F (2015) Techniques and methods for testing the postural function in healthy and pathological subjects. *BioMed Res International*, 2015:891390
- Paillard T, Maitre J, Chaubet V, Borel L (2010a) Stimulated and voluntary fatiguing contractions of quadriceps femoris differently disturb postural control. *Neurosci Lett* 477:48–51
- Paillard T, Chaubet V, Maitre J, Dumitrescu M, Borel L (2010b) Disturbance of contralateral unipedal postural control after stimulated and voluntary contractions of the ipsilateral limb. *Neurosci Res* 68:301–306
- Paillard T, Margnes E, Maitre J, Chaubet V, François Y, Jully JL, Gonzalez G, Borel L (2010c) Electrical stimulation superimposed onto voluntary muscular contraction reduces deterioration of both postural control and quadriceps femoris muscle strength. *Neuroscience* 165:1471–1475
- Paillard T, Lizin C, Rousseau M, Cebellan M (2014) Time to task failure influences the postural alteration more than the extent of muscles fatigued. *Gait Posture* 39:540–546
- Ritzmann R, Freyler K, Werkhausen A, Gollhofer A (2016) Changes in Balance Strategy and Neuromuscular Control during a Fatiguing Balance Task-A Study in Perturbed Unilateral Stance. *Front Hum Neurosci* 10:289
- Rothwell JC (2009) The fatigued spinal cord. *J Physiol* 587:5517–5518

- Singh T, Latash ML (2011) Effects of muscle fatigue on multi-muscle synergies. *Exp Brain Res* 214:335–350
- Taylor JL, Butler JE, Allen GM, Gandevia SC (1996) Changes in motor cortical excitability during human muscle fatigue. *J Physiol* 490:519–528
- Taylor JL, Todd G, Gandevia SC (2006) Evidence for a supraspinal contribution to human muscle fatigue. *Clin Exp Pharmacol Physio* 33:400–405
- Vanderthommen M, Duteil S, Wary C, Raynaud JS, Leroy-Willig A, Crielaard JM, Carlier PG (2003) A comparison of voluntary and electrically induced contractions by interleaved 1H- and 31P-NMRS in humans. *J Appl Physiol* 94:1012–1024
- Veldman MP, Maffiuletti NA, Hallett M, Zijdwind I, Hortobágyi T (2014) Direct and crossed effects of somatosensory stimulation on neuronal excitability and motor performance in humans. *Neurosci Biobehav Rev* 47:22–35