

ÉCOLE DOCTORALE 414 DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTÉ
EA 3072 Mitochondries, Stress Oxydant et Protection Musculaire

THÈSE présentée par :
Marcel Lemire

soutenue le : **24 septembre 2019**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université de Strasbourg**

Discipline/ Spécialité : Sciences de la vie et de la santé, disciplines de la santé

**Optimisation de la performance en trail :
Etude des réponses cardiorespiratoires
et des facteurs de la performance en
course en montée vs descente**

THÈSE dirigée par :

M. FAVRET Fabrice

Professeur, Université de Strasbourg

RAPPORTEURS :

M. PERREY Stéphane

Professeur, Université de Montpellier

Mme THOMAS-JUNIUS Claire

Maître de conférences – HDR, Université d'Evry Val d'Essonne

AUTRES MEMBRES DU JURY :

M. PICHON Aurélien

Professeur, Université de Poitiers – examinateur externe

M. BLANC Stéphane

Directeur, CNRS - Université de Strasbourg – examinateur interne

MEMBRE INVITE :

M. DUFOUR P. Stéphane

Maître de conférences, Université de Strasbourg

A Christine,
Mes trois enfants,
mes frère et sœur
et mes parents

*All that is gold does not glitter,
Not all those who wander are lost.
The old that is strong does not wither,
Deep roots are not reached by the frost.*

(J. R. R. Tolkien, 1955)

REMERCIEMENTS

A

M. le Professeur Stéphane PERREY,

Mme la Maître de Conférences Claire THOMAS-JUNIUS,

Je vous remercie sincèrement tous les deux d'avoir accepté de rapporter ce travail scientifique en dépit des délais très courts auxquels vous avez dû faire face.

M. le Directeur Stéphane BLANC,

Je vous remercie d'avoir accepté d'examiner le manuscrit.

M. le Professeur Fabrice FAVRET, sans qui je n'aurais jamais goûté aux délices d'une recherche scientifique vivante et chaleureuse. Je crois que ton humanité et tes valeurs éthiques affirmées associées à un caractère presque trop humble ne pourraient laisser personne insensible. Ton optimisme sincère a conforté la foi nécessaire en l'accomplissement de notre projet. Tu es mon mentor et en t'écoutant, je ne pouvais pas être mal aiguillé. A la direction de la composante, tout en restant équitable, tu as toujours fait les choix qui ont permis de réunir les conditions de réalisation de cette thèse.

M. le Maître de Conférences Stéphane DUFOUR, nos relations ont toujours été d'une sincérité naturelle. Le travail d'équipe n'a été que facilité : tu as su me « tutorer » avec finesse et justesse, ce qui m'a immédiatement inspiré une confiance sur la durée. Nous regardons ensemble dans la même direction et je crois que notre complicité exacerbée est alimentée par une passion commune pour nos domaines de recherche. Une thèse dédiée serait trop courte pour te remercier, tant tu m'as consacré de temps pour l'acquisition de l'écriture d'un article scientifique et le développement des compétences inhérentes à la recherche scientifique.

Mme Docteur Evelyne LONSDORFER, la femme qui m'a littéralement ouvert les portes de son antre professionnel pour me permettre d'y réaliser de très belles études. Bien plus que d'un soutien logistique et matériel et d'un travail collaboratif engagé, de l'élaboration d'un projet de recherche intensive soumis au comité de protection des personnes jusqu'à l'étude à proprement parler, je te suis profondément reconnaissant des compétences partagées dans le domaine de la physiologie et de l'exploration fonctionnelle et respiratoire.

M. le Professeur Bernard GENY, l'homme qui pour moi incarne la rigueur scientifique et qui a su me procurer de l'assurance. A la direction du laboratoire, tu as été à mes côtés lorsque notre équipe était confrontée aux nombreux aléas techniques que nous avons dû et su gérer.

M. le Professeur Aurélien PICHON, membre aux différents comités de suivi de thèse qui ont jalonné mon parcours. Merci de la pertinence des observations formulées qui ont permis d'affiner le travail mené tout au long de ces dernières années. Ton regard à la fois externe et expert a contribué à questionner nos analyses et à discuter nos résultats scientifiques.

Mme la Professeure Marie-Eve Isner-Horobeti, pour son appui et son soutien dans la mise à disposition gracieuse du Con-Trex.

M. le kinésithérapeute Christian Ruiz, opérateur expérimenté du Con-Trex, avec qui nous avons réfléchi au protocole de mesure de force isométrique.

M. le Docteur Romain Remetter, avec qui nous avons noué une relation amicale et sincère autour d'un double centre d'intérêt commun : la course à pied et la meilleure compréhension des paramètres physiologiques associés.

L'équipe médicale et technique du Nouvel Hôpital Civil de Strasbourg, pour avoir partagé son savoir-faire et avoir donné son assistance lors de la réalisation des nombreux tests. Je pense notamment aux Docteurs Irina Enache et Cristina Pisteia et à l'ensemble du personnel du service pour sa bienveillance (Martine, Virginie, Esther, Jonathan, Anne, Christelle, Sandrine, Farah et Claudine).

M. le Maître de Conférences Yao Blah Kouassi, avec qui j'ai partagé tant de joie dans notre bureau 309 du Portique et qui a relu ce manuscrit.

M. le Maître de Conférences Thomas Hureau, pour sa disponibilité, ses idées, ses relectures d'article, son soutien et les conversations passionnées et enrichissantes.

M. le Maître de Conférences Allan Pagano, pour son esprit critique, le travail d'équipe et les échanges nourris.

M. le Maître de Conférences Claude Karcher, pour sa bonne humeur, ses valeurs et ses innovations.

M. Msc Mourad Boukhari, pour la réalisation de tests de force et d'endurance de force dans notre dernière étude.

L'équipe de la Faculté des Sciences du Sport de Strasbourg, devenue ma seconde famille. Nos réunions, nos débats animés, notre passion pour un objet commun – la physiologie de l'exercice -, le professionnalisme des échanges et tous ces milliers de courriels échangés durant ces années ont tissé des liens que le temps ne saurait défaire.

M. « le retraité » Didier Amet, qui est monté et descendu de la montagne plus d'une dizaine de fois sur son vélo électrique pour accompagner les athlètes.

Mes père et beau-père, Roland et Jean pour la relecture de ce manuscrit de thèse.

Mon épouse, qui m'a véritablement manifesté un dévouement indéfectible, à la fois dans les moments de labeur et de réussite, et cela malgré une vie professionnelle également bien chargée. Merci ma chérie...

Mes deux grands, Jasmine et Baptiste, qui sont tout pour moi. Vous avez grandi si vite et êtes devenus si autonomes, responsables, brillants, rigoureux, sérieux et sociables à la fois. Je n'ai pas peur de l'écrire, vous êtes les enfants parfaits que tout père souhaiterait avoir. Je vous aime.

Mon adolescente Marion qui restera un bébé innocent et angélique toute sa vie.

Les « cobayes », parce que sans eux rien n'eut été possible. En acceptant de donner de leur temps, de leur sang, de leur énergie et parfois même jusqu'aux limites du soutenable, 36 volontaires ont participé gracieusement aux expérimentations rapportées dans cette thèse, avec un investissement à la fois désintéressé, généreux et avec le sourire. Un grand merci à tous.

SOMMAIRE

Liste des publications faisant l'objet de cette thèse	11
Liste des communications orales faisant l'objet de cette thèse.....	12
LISTE DES PRINCIPALES ABREVIATIONS	13
LISTE DES FIGURES.....	17
LISTE DES EQUATIONS.....	18
LISTE DES ANNEXES	19
PREAMBULE	20
ETAT DE L'ART	23
CHAPITRE 1 : LES FACTEURS PHYSIOLOGIQUES DE LA PERFORMANCE AEROBIE CHEZ L'HOMME.....	24
L'efficacité du système cardiorespiratoire et la performance aérobie : de l'environnement à la mitochondrie.....	26
1.1. Le concept de consommation maximale d'O ₂	26
1.1.1. La ventilation pulmonaire	30
1.1.2. Diffusion alvéolo-capillaire.....	31
1.1.3. Transport d'O ₂	31
1.1.3.1. Le débit cardiaque	31
1.1.3.2. Le contenu artériel en O ₂ et débit cardiaque	34
1.1.4. Diffusion tissulaire.....	36
1.1.5. Utilisation de l'O ₂ : le rôle clé des mitochondries	37
1.2. Les concepts de seuils métaboliques.....	38
1.3. Cinétique de la $\dot{V}O_2$	40
1.3.1. Zone d'intensité modérée	41
1.3.2. Zone d'intensité difficile	42
1.3.3. Fraction de $\dot{V}O_{2max}$, temps limite et performance aérobie.....	44
1.4. L'indice de rendement énergétique au service de la performance aérobie.....	45
1.4.1. L'économie ou le coût en O ₂ de la course	45
1.4.2. L'efficacité métabolique	48
1.4.2.1. Les types de fibres musculaires.....	48
1.4.2.2. L'utilisation des substrats énergétiques.....	48
1.4.3. L'efficacité biomécanique.....	49
1.4.4. L'efficacité neuromusculaire	50
1.4.4.1. Rôle de la force maximale	51
1.4.4.2. Rôle de l'endurance de force : résistance à la fatigue	53
1.4.4.3. Rôle de la raideur musculo-tendineuse.....	54

1.4.4.4.	La coordination et l'agilité	56
CHAPITRE 2 : REPONSES CARDIORESPIRATOIRES A LA COURSE A PIED EN		
DESCENTE (i.e., dominante excentrique) OU EN MONTEE (i.e., dominante concentrique)		
CHEZ L'HOMME.....		
2.1.	L'action musculaire excentrique en course à pied en descente.....	58
2.1.1.	La part de l'action musculaire excentrique en course à pied en descente	58
2.1.2.	Les 3 particularités de la course en descente (i.e., action musculaire excentrique)	61
2.1.3.	L'atténuation des dommages musculaires liés à la course en descente.....	62
2.1.3.1.	Les dommages inhérents à la course en descente.....	62
2.1.3.2.	La prévention des DOMS et les moyens d'atténuer les effets délétères	63
2.2.	Effet de l'intensité de la course en déclivité sur les réponses cardiorespiratoires ...	67
2.2.1.	A intensité faible à modérée	67
2.2.1.1.	La transition marche - course à plat	70
2.2.1.2.	La transition marche - course en montée	70
2.2.1.3.	La transition marche - course en descente	71
2.2.1.4.	L'effet de la charge additionnelle.....	71
2.2.1.5.	Une contribution spécifique de l'articulation du genou en pente négative	72
2.2.2.	A même vitesse sous-maximale	73
2.2.2.1.	Au niveau physiologique	73
2.2.2.2.	Au niveau neuromusculaire et biomécanique	77
2.2.2.3.	Au niveau de la lactatémie et des marqueurs d'inflammation	79
2.2.3.	A même intensité métabolique sous-maximale.....	81
2.2.4.	A intensité sous-maximale exclusivement en montée.....	83
2.2.5.	A intensité sous-maximale exclusivement en descente.....	84
2.2.6.	A intensité maximale	84
2.2.6.1.	Emergence des tests $\dot{V}O_{2max}$ en course en déclivité	85
2.2.6.2.	Lactatémie et intensité maximale en course en déclivité	85
2.2.6.3.	La consommation maximale d' O_2 sur tapis roulant en pentes positives	86
2.2.6.4.	Tentative de test $\dot{V}O_{2max}$ sur tapis roulant en pentes négatives	88
2.3.	L'économie de course en déclivité	90
2.4.	Course en déclivité et fatigue associée.....	93
2.4.1.	Spécificité de la fatigue associée à la course en descente	93
2.4.2.	Spécificités de la fatigue associée à la course en montée vs descente.....	95
2.5.	Facteurs de la performance en course en descente vs montée	95
2.5.1.	Rôle de la force musculaire et de la raideur musculo-tendineuse.....	97
2.5.2.	Rôle des paramètres spatio-temporels	98

2.5.3. Rôle de la coordination et de l'anthropométrie.....	99
OBJECTIFS SCIENTIFIQUES	102
MATERIELS ET METHODES	105
1 ^{ère} étude – DURSAME : comparaison des réponses cardiorespiratoires et métaboliques en course en montée vs descente à même vitesse sur tapis roulant chez le coureur bien entraîné aux efforts aérobies	106
2 ^{ème} étude, partie A – DURmax : comparaison des réponses cardiorespiratoires maximales en course en montée vs descente chez le coureur entraîné	109
2 ^{ème} étude, partie B – DURsubmax : comparaison des réponses cardiorespiratoires en course en montée vs descente à intensité vs vitesse constantes chez le coureur entraîné	113
3 ^{ème} étude – DURNAT : les facteurs physiologiques liés à la performance d'un contre-la-montre en course en montée vs descente chez le coureur très entraîné	117
RESULTATS	124
1^{ERE} ETUDE : COMPARAISON DES REPONSES CARDIORESPIRATOIRES ET METABOLIQUES EN COURSE EN MONTEE VS DESCENTE A MEME VITESSE SUR TAPIS ROULANT CHEZ LE COUREUR BIEN ENTRAINE AUX EFFORTS AEROBIES	125
1.1. Présentation	125
1.2. Résultats	126
1.3. Principaux résultats	134
1.4. Résultats secondaires	134
2^{EME} ETUDE : COMPARAISON DES REPONSES CARDIORESPIRATOIRES EN COURSE EN MONTEE VS DESCENTE CHEZ LE COUREUR ENTRAINE	136
2^{EME} ETUDE, PARTIE A – DURMAX : COMPARAISON DES REPONSES CARDIORESPIRATOIRES MAXIMALES EN COURSE EN MONTEE VS DESCENTE CHEZ LE COUREUR ENTRAINE	136
1. Présentation de l'étude	136
2. Résultats	138
3. Principaux résultats	165
4. Résultats secondaires	165
2^{EME} ETUDE, PARTIE B – DURSUBMAX : COMPARAISON DES REPONSES CARDIORESPIRATOIRES SOUS-MAXIMALES EN COURSE EN MONTEE VS DESCENTE CHEZ LE COUREUR ENTRAINE	166
1. Présentation de l'étude	166
2. Résultats	167
3. Principaux résultats	197
4. Résultats secondaires	197
3^{EME} ETUDE – DURNAT : LES FACTEURS PHYSIOLOGIQUES DE LA PERFORMANCE EN CONTRE-LA-MONTRE EN COURSE EN DESCENTE VS MONTEE CHEZ LE COUREUR TRES ENTRAINE	199

1. Présentation de l'étude.....	199
2. Résultats.....	200
3. Principaux résultats.....	222
4. Résultats secondaires.....	222
DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	223
CHAPITRE 1 : DISCUSSION GENERALE	224
1. Problématique de la course en descente au niveau des réponses cardiorespiratoires en laboratoire et <i>in situ</i> chez l'homme.....	224
1.1. Les réponses cardiorespiratoires.....	225
1.2. Une ventilation pulmonaire plus superficielle	227
1.3. Cinétique des paramètres cardiorespiratoires au cours de l'exercice	228
1.4. Une lactatémie basse	229
1.5. Un puissant stimulus mécanique associé à une fatigue neuromusculaire	230
1.6. Des hypothèses explicatives davantage d'ordre mécanique que chimique	232
2. Intégration des travaux de thèse dans le contexte scientifique actuel.....	232
2.1. Comparaison des réponses cardiorespiratoires en course en descente vs montée à même vitesse dans une pente de 15%.....	232
2.2. Comparaison des réponses cardiorespiratoires en course en descente vs montée à même $\dot{V}O_2$ dans une pente de 15%.....	233
2.3. A intensité maximale dans une pente de 15%.....	234
2.4. Des facteurs de performance spécifiques.....	236
CHAPITRE 2 : PERSPECTIVES DE TRAVAIL.....	239
1. Economie de course en déclivité.....	239
2. Puissance mécanique associée aux réponses cardiorespiratoires de la course en descente.....	240
3. Balance énergétique et calorimétrie lors d'un trail court : une étude de cas.....	241
4. Effets d'une pratique chronique de la course en modalité excentrique	242
CONCLUSION GENERALE	243
BIBLIOGRAPHIE	245
ANNEXES.....	265
Synthèse des protocoles publiés relatifs à course sur plan incliné.....	266
1. Protocoles aigus sous-maximaux en laboratoire sur tapis roulant	266
2. Protocoles incrémentaux maximaux en laboratoire sur tapis roulant	274
3. Protocoles <i>in situ</i>	276

Liste des publications faisant l'objet de cette thèse

Etude 1 :

- ***Cardiorespiratory Responses to Downhill Versus Uphill Running in Endurance Athletes.***

Marcel LEMIRE, Evelyne LONSDORFER-WOLF, Marie-Eve ISNER-HOROBETI, Blah YL KOUASSI, Bernard GENY, Fabrice FAVRET, Stéphane P DUFOUR, Res Q Exerc Sport. 2018 Sep 19:1-7.

Etude 2 – partie A :

- ***Incremental downhill running in endurance-trained athletes: can $\dot{V}O_{2max}$ be reached?***

Marcel LEMIRE, Thomas J. HUREAU, Romain REMETTER, Bernard GENY, Blah Y. L. KOUASSI, Evelyne LONSDORFER, Marie-Eve ISNER-HOROBETI, Fabrice FAVRET, Stéphane P. DUFOUR, article en révision à MSSE.

Etude 2 – partie B :

- ***Iso-velocity or $\dot{V}O_2$ in downhill vs uphill running: acute cardiorespiratory responses***

Marcel LEMIRE, Romain REMETTER, Thomas J. HUREAU, Bernard GENY, Blah Y. L. KOUASSI, Evelyne LONSDORFER, Marie-Eve ISNER-HOROBETI, Fabrice FAVRET, Stéphane P. DUFOUR, article soumis à MSSE.

Etude 3 :

- ***Physiological factors determining endurance performance in downhill vs uphill running***

Marcel LEMIRE, Thomas HUREAU, Romain REMETTER, Bernard GENY, Blah Y. L. KOUASSI, Mourad BOUKHARI, Evelyne LONSDORFER, Fabrice FAVRET, Stéphane P. DUFOUR, article soumis à Journal of Science and Medicine in Sport (JSAMS).

Liste des communications orales faisant l'objet de cette thèse

1st Congress of Physiology and Integrative Biology

4-6 Mai 2015, Strasbourg (France)

Acta Physiologica, 2015, 214(Suppl S700); 52 – P-05-032

Lemire M, Lonsdorfer-Wolf E, Isner-Horobeti ME, Kouassi YBL, Geny B, Favret F, Dufour SP,

Effect of downhill vs uphill running at the same speed on oxygen consumption in well-trained endurance runners.

22nd Annual Congress of the European College of Sport Science

5 au 8 juillet 2017 à Essen (Allemagne)

Lemire M, Lonsdorfer-Wolf E, Isner-Horobeti ME, Kouassi YBL, Geny B, Favret F, Dufour SP,

Negative $\dot{V}O_2$ slow component during downhill running.

24th Annual Congress of the European College of Sport Science

3 au 6 juillet 2019 à Prague (République Tchèque)

Lemire M, Hureau TJ, Lonsdorfer-Wolf E, Remetter R, Geny B, Kouassi YBL, Favret F, Dufour SP,

Physiological factors related to uphill vs downhill running time-trial performance.

18th ACAPS Congress

29 au 31 octobre 2019 à Paris (France)

Lemire M, Hureau TJ, Remetter R, Geny B, Kouassi YBL, Lonsdorfer-Wolf E, Ruiz C, Isner-Horobeti ME, Favret F, Dufour SP,

Réponses cardiorespiratoires et cinématique de la foulée au cours de tests d'efforts maximaux réalisés en course à plat, en montée et en descente.

LISTE DES PRINCIPALES ABREVIATIONS

1RM	Une répétition maximum
A ₁ , A ₂ , A ₃	Amplitudes des phases successivement cardiodynamique, fondamentale et lente de la cinétique de la consommation d'O ₂ en début d'exercice
ADP	Adénosine diphosphate
ARNm	Acide ribonucléique messenger
ATP	Adénosine triphosphate
bpm	Battements par minute
Ca ²⁺	Ions calcium
CaO ₂	Contenu sanguin artériel en O ₂
CPP	Comité de Protection des Personnes
CHO	Carbohydrates
CK	Créatine kinase
CMJ	Counter movement jump pour qualifier un saut en contre mouvement
CO ₂	Dioxyde de carbone
CON	Concentrique
Cr	Coût énergétique de la course en J·m ⁻¹ ·kg ⁻¹
CT	Temps de contact au sol en s
D(a-v)O ₂	Différence artérioveineuse en mlO ₂ ·100ml ⁻¹
DMO	Densité minérale osseuse en g·cm ⁻²
DOMS	Delayed onset muscular damages pour qualifier les apparitions retardées des dommages musculaires
EXC	Excentrique

EEG	Electroencéphalogramme
EMG	Electromyogramme
ERO ₂	Equivalent respiratoire en oxygène
ERCO ₂	Equivalent respiratoire en dioxygène de carbone
FC	Fréquence cardiaque en battements·min ⁻¹
FR	Fréquence respiratoire en cycles respiratoires·min ⁻¹
H+	Ions hydrogène
Hb	Protéine d'hémoglobine
[Hb]	Concentration sanguine en hémoglobine en g·100ml sang ⁻¹
HCO ₃ ⁻	Ions bicarbonate
IMC	Indice de masse corporelle en kg·m ⁻²
IMVC	Isometric maximal voluntary contraction pour qualifier la contraction maximale volontaire isométrique en N ou Nm
[La]	Lactatémie en mmol·l ⁻¹
MCV	Metabolic coupling of the ventilation pour qualifier le couplage métabolique de la ventilation en ml(O ₂)·l ⁻¹
MVC	Maximal voluntary contraction pour qualifier la contraction maximale volontaire en N ou Nm
O ₂	Oxygène
PaCO ₂	Pression artérielle en CO ₂ en mmHg
PaO ₂	Pression artérielle en O ₂ en mmHg
PCr	Phosphocréatine
PO ₂	Pression partielle en O ₂ en mmHg
Q _c	Débit cardiaque en l·min ⁻¹
QR	Quotient respiratoire

R ₁	Après 1 minute de récupération
R ₃	Après 3 minutes de récupération
RE	Running economy pour qualifier l'économie de course en ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹ ou en mlO ₂ ·kg ⁻¹ ·km ⁻¹
RPE	Rating of perceived exertion pour qualifier l'échelle de perception de l'effort
SaO ₂	Saturation artérielle en oxygène en %
SF	Fréquence de foulée en Hz
SL	Amplitude de foulée en m
SNC	Système nerveux central
SJ	Squat jump pour qualifier un saut depuis la position de squat
SV ₁	Premier seuil ventilatoire en mlO ₂ ·min ⁻¹ ·kg ⁻¹
SV ₂	Deuxième seuil ventilatoire en mlO ₂ ·min ⁻¹ ·kg ⁻¹
τ ₁ , τ ₂ , τ ₃ ,	Constantes de temps des phases successivement cardiodynamique, fondamentale et lente de la cinétique de la consommation d'O ₂
td ₁ , td ₂ , td ₃	Délais d'apparition des phases successivement cardiodynamique, fondamentale et lente de la cinétique de la consommation d'O ₂
T _{lim}	Temps écoulé avant épuisement à vitesse constante
VES	Volume d'éjection systolique en ml·battement ⁻¹
VEMS	Volume de gaz rejeté pendant la première seconde d'une expiration forcée l·s ⁻¹
Ṁ _E	Ventilation en l·min ⁻¹
Ṁ _{max}	Respiration mitochondriale en ml(O ₂)·min ⁻¹ ·kg ⁻¹
Ṁ _{CO₂}	Volume de dioxyde de carbone expiré en ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹
Ṁ _{O₂}	Consommation d'O ₂ en l·min ⁻¹ (absolu) ou en ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹ (relatif)

$\dot{V}O_{2max}$	Consommation maximale d'O ₂ en l·min ⁻¹ ou en ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹
$\dot{V}O_{2pic}$	Consommation pic d'O ₂ en l·min ⁻¹ ou en ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹
V_T	Volume courant en l
vSV_1	Vitesse au premier seuil ventilatoire en km·h ⁻¹
vSV_2	Vitesse au second seuil ventilatoire en km·h ⁻¹
$v\dot{V}O_{2max}$	Vitesse à $\dot{V}O_{2max}$ en km·h ⁻¹

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Part de la filière aérobie lors d'un exercice à intensité maximale, de Gustin (2001).....	24
Figure 2 : schéma des facteurs physiologiques interdépendants de la performance aérobie (de Joyner & Coyle, 2008)	26
Figure 3 : Facteurs physiologiques déterminant $\dot{V}O_{2max}$ (adapté de Lundby et al., 2017)	29
Figure 4 : corrélations entre $\dot{V}O_{2max}$, Qc (gauche) et le volume de globule rouge (droite) (Lundby et al., 2017).....	32
Figure 5 : Réponse du VES selon le niveau d'entraînement (haut) et Qc (bas)	33
Figure 6 : consommation d'oxygène en fonction de l'intensité de l'exercice sur ergocycle, adapté de Poole & Jones, 2012	41
Figure 7 : haut - cinétique de la $\dot{V}O_2$ lors d'un effort modéré sur ergocycle ; bas - modélisation de la composante rapide de $\dot{V}O_2$ (d'après Poole et Jones, 2012)	42
Figure 8 : facteurs à l'origine de la composante lente de la consommation d'oxygène	44
Figure 9 : profils d'économie de course de coureurs avec la même $\dot{V}O_{2max}$ (adapté de Barnes & Kilding, 2015).....	47
Figure 10 : facteurs affectant l'économie de course (Barnes & Kilding, 2015)	47
Figure 11 : esquisse des déterminants physiologiques connus de la performance en course à pied à plat.....	57
Figure 12 : pourcentage de travail négatif du travail externe en fonction de la pente.	59
Figure 13 : forces antéropostérieures de réaction au sol en fonction de la pente du tapis de course (à 11 km·h ⁻¹).....	60
Figure 14 : une séquence aigue de course en descente prévient des dommages perçus lors d'une nouvelle séquence de course en descente réalisée 4 jours après.	65
Figure 15 : évolution de la consommation d'oxygène en fonction de la pente à 4 km·h ⁻¹ en marchant (Johnson et al., 2002)	68
Figure 16 : consommation d'oxygène en fonction de la pente (Pivarnik & Sherman, 1990).....	74
Figure 17 : protocoles de tests $\dot{V}O_{2max}$ pour des traileurs (Scheer et al., 2018).....	87
Figure 18 : Dépense énergétique en fonction de la vitesse et de l'inclinaison.....	90
Figure 19 : esquisse de schéma hypothétique des facteurs physiologiques de la performance en course de descente versus montée.....	101
Figure 20 : protocole expérimental de la 1 ^{ère} étude	108
Figure 21 : protocole expérimental de la 2 ^{ème} étude	116
Figure 22 : profil du contre-la-montre en milieu naturel	118
Figure 23 : chronologie du protocole expérimental de la 3 ^{ème} étude	123
Figure 24 : différence de réponses physiologiques en course en descente vs montée à même vitesse (8,5 km·h ⁻¹)	135
Figure 25 : % de différence de réponses physiologiques et spatio-temporelles à la course en descente vs montée (pente de 15%) à même vitesse (6,2 km·h ⁻¹)	198
Figure 26 : % de différence de réponses physiologiques et spatio-temporelles à la course en descente vs montée (pente de 15%) à même intensité métabolique (~48 ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	198
Figure 27 : réponse de $\dot{V}O_2$ à 60% du SV d'un sujet entraîné (en noir) (adapté de Koppo et al., 2004)	228
Figure 28 : Modèles prédictifs de la performance en trail.....	236
Figure 29 : meilleurs modèles prédictifs de la performance en course en descente (haut) vs montée (bas).....	237

LISTE DES EQUATIONS

Équation 1 : équation de Fick	28
Équation 2 : expression de la ventilation en fonction de la FR et du V_T	30
Équation 3 : débit cardiaque en fonction de la FC et du VES	32
Équation 4 : expression du transport d' O_2	34
Équation 5 : contenu sanguin artériel en O_2	34
Équation 6 : formule de l'extraction d' O_2	36
Équation 7 : O_{2ER} exprimé en fonction de la $\dot{V}O_2$ et du transport d' O_2	36
Équation 8 : $\dot{V}O_2$ exprimée en fonction de Q_c , de CaO_2 et de la $D(a-v)O_2$	36
Équation 9 : modélisation à 2 exponentielles de la cinétique de $\dot{V}O_2$ (Poole & Jones, 2012)	41
Équation 10 : modélisation à 3 exponentielles de la cinétique de $\dot{V}O_2$ (Poole & Jones, 2012)	43
Équation 11 : expression du rendement brut	45
Équation 12 : coût net en oxygène de la course (Margaria et al., 1975)	46
Équation 13 : expression du coût énergétique net de la course	49
Équation 14 : équation de prédiction de la performance au trail d'Aix-les-Bains (Balducci et al., 2017)	52
Équation 15 : équation de la raideur musculo-tendineuse verticale (Lienhard et al., 2013)	55
Équation 16 : prédiction de la $\dot{V}O_2$ en descente à partir de la $\dot{V}O_2$ en montée dans une pente identique à allure de marche (Johnson et al. 2002)	68
Équation 17 : approximation de la $\dot{V}O_2$ en fonction de l'inclinaison du tapis de marche (allure de 4 $km \cdot h^{-1}$) (Johnson et al. 2002)	68
Équation 18 : équation du coût en O_2 de la marche en fonction de la pente (Minetti et al., 2002)	69
Équation 19 : équation de la consommation d'oxygène en fonction de la vitesse et de la pente (pour les pentes faibles) (Robergs et al., 1997)	74
Équation 20 : expression théorique de la raideur musculo-tendineuse	121

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : synthèse des études portant sur les réponses cardiorespiratoires et/ou biomécaniques à intensité sous-maximales en course en montée et/ou descente sur tapis roulant.....	274
Annexe 2 : synthèse des études portant sur les réponses cardiorespiratoires maximales en course en montée et/ou descente sur tapis roulant	276
Annexe 3 : synthèse des études portant sur les réponses cardiorespiratoires et/ou biomécaniques de courses en montée et ou descente in situ	277

PREAMBULE

La devise olympique « Citius, Altius, Fortius » se traduirait aujourd'hui par le concept de performance sportive. Et pourtant, cette volonté intemporelle de surpassement de soi reste complexe et ne fait toujours pas l'objet d'une définition consensuelle dans la communauté scientifique. Pour les psychocliniciens, les facteurs mentaux sont déterminants. Pour les physiciens, la biomécanique constitue le facteur principal de la performance. Et pour les physiologistes, les facteurs biologiques sont déterminants, car ils permettent de comprendre les mécanismes sous-jacents de la performance et de son optimisation. Bien qu'une vision holistique pourrait paraître pertinente aux yeux du néophyte pour percevoir toute la complexité du concept, seule une approche spécialisée du concept de performance sportive donne accès à la connaissance et à la compréhension de cette notion. La physiologie, en particulier dans le cadre des efforts aérobies, permet d'appréhender la performance de l'athlète ainsi que son optimisation par le biais des différents paramètres associés : l'intensité de la charge, la durée du stimulus, la durée de la récupération et la nature de cette dernière. Au-delà de ces leviers d'action sur les paramètres d'entraînement, la compréhension, en filigrane, des composantes métaboliques et mécaniques est de mise. Dans ce contexte, le pari consiste à maîtriser au mieux le couple entraînement - performance sportive : chaque série de stimuli crée chez l'homme un stress mécanique et métabolique qui engendre lui-même une adaptation en conséquence. Ainsi, le type d'action musculaire (concentrique vs excentrique) génère un stress mécanique et métabolique singulier. Toutefois, l'utilisation de ce type de régimes d'actions musculaires dans les phases propédeutiques aux échéances compétitives à dominante aérobie induit des réponses adaptatives dont les effets potentiellement bénéfiques sont controversés. Les conditions optimales de mise en œuvre de ce type d'approche restent expressément à préciser.

Le présent travail de thèse prend part dans une démarche plus globale de quête d'optimisation de ces deux méthodes (i.e., action musculaire excentrique et concentrique), dans le but d'améliorer la performance aérobie des athlètes en comprenant mieux les réponses aiguës à ce type d'exercices par le truchement des stimuli métaboliques et mécaniques associés et de surcroît d'identifier les déterminants de la performance dans ces conditions. Une partie de ce travail étudie

la différence d'amplitude de réponses des paramètres cardiorespiratoires selon le type dominant de contraction musculaire lors d'un effort aérobie en déclivité (course en descente vs montée). La physiologie spécifique de la course en descente est notamment mise en exergue comme piste d'optimisation de l'entraînement.

Comprendre les réponses physiologiques d'un organisme sain à l'exercice physique est un enjeu scientifique majeur, car cela permet de connaître les valeurs normatives, qui peuvent servir de référence pour des patients. Un exercice en modalité excentrique diffère des modes d'exercices dits classiques. En excentrique, le muscle préalablement activé est soumis à un allongement forcé et produit des actions musculaires frénatrices que l'on retrouve notamment dans la marche ou la course en descente. Les actions musculaires excentriques sont caractérisées par une dépense énergétique plus faible et un potentiel de force musculaire plus important que les actions musculaires concentriques. Le travail musculaire excentrique émerge actuellement comme une nouvelle modalité d'entraînement permettant de maximiser le niveau de stimulation mécanique appliqué sur les muscles entraînés tout en minimisant le niveau de stress métabolique. D'une intensité modérée à une intensité élevée, des lésions musculaires importantes peuvent apparaître en mode excentrique et se manifestent en différé par des courbatures. Toutefois, à ce jour, très peu de recherches dans ce domaine ont été menées.

Historiquement, les actions musculaires excentriques ont été principalement utilisées pour induire expérimentalement des dommages musculaires dans le but d'étudier les mécanismes de dégénération et régénération musculaire (Hyldahl & Hubal, 2014). Dans ce contexte, les réponses aiguës engendrées par des exercices en mode excentrique ont été étudiées, notamment sur les plans métabolique, cardio-respiratoire, vasculaire, nerveux et musculaire (Hoppeler & Herzog, 2014; Isner-Horobeti et al., 2013). Toutefois, quelques études réalisées lors des 15 dernières années démontrent que l'exercice excentrique peut être réalisé en toute sécurité, même chez les sujets les moins entraînés, sans générer de dommages musculaires (Hoppeler & Herzog, 2014; Isner-Horobeti et al., 2013).

L'action musculaire excentrique émerge donc comme une modalité permettant de maximiser le niveau de stimulation mécanique appliqué sur les muscles entraînés tout en minimisant le niveau de stress métabolique (Lindstedt, LaStayo, & Reich, 2001). Bien que ces actions musculaires excentriques soient réalisées

quotidiennement (descente d'escaliers ou marche/course en descente), une connaissance plus fine des effets physiologiques liés à ce type de d'action musculaire mérite encore d'être affinée. Un de nos protocoles a pour vocation d'atténuer les dommages musculaires en augmentant progressivement le stimulus mécanique pour atteindre un stimulus métabolique important permettant d'optimiser les effets des réponses physiologiques sur la puissance musculaire et les adaptations notamment sur les plans métabolique et cardio-respiratoire.

Afin d'introduire ce travail de thèse, le contexte théorique, construit autour de deux chapitres, fait état des connaissances sur les facteurs de la performance aérobie et notamment ceux liés à la course de trail. Le premier chapitre est consacré aux facteurs physiologiques de la performance aérobie chez l'homme en détaillant principalement les aspects cardiorespiratoires et musculaires. Le second chapitre est quant à lui principalement consacré aux réponses cardiorespiratoires et secondairement aux réponses musculaires et biomécaniques liées à l'exercice de course à pied en descente (i.e., action musculaire excentrique) et en montée (i.e., contraction musculaire concentrique).

ETAT DE L'ART

CHAPITRE 1 : LES FACTEURS PHYSIOLOGIQUES DE LA PERFORMANCE AEROBIE CHEZ L'HOMME

La performance aérobie est intimement liée à la filière aérobie. La courbe de Howald dessine la part de la filière aérobie dans le processus énergétique global (Howald, 1974). Quand bien même cette filière est mise en route dès le départ d'une course, celle-ci ne devient majeure qu'après un certain laps de temps, puis sa prédominance s'amplifie encore avec l'augmentation de la durée de l'exercice. L'intervention de cette filière est dépendante de l'intensité de l'exercice, de sa durée et du niveau d'entraînement des sujets. Concrètement, la performance aérobie est un effort compris dans la fourchette de temps entre 2 min 15 (Howald, 1974) et 240 min (Watt, Heigenhauser, Dyck, & Spriet, 2002), même si la consommation maximale d'oxygène peut être atteinte sur des efforts plus courts et très intenses tels des courses de 800 m ou 1 500 m et presque atteinte sur une course de 400 m (i.e., 97%) et que cette consommation d'oxygène rebaisse lors des 100 derniers mètres pour les courses de 400 et 800 m (Hanon & Thomas, 2011). Cela se justifie notamment par le fait que sa filière Adhoc n'est prédominante qu'en différé et jusqu'après plusieurs heures d'effort, où une fatigue principalement nerveuse peut devenir le facteur limitant. A partir d'environ 40 min d'effort à intensité modérée, la resynthèse de l'adénosine triphosphate (ATP) se fait principalement par ces métabolismes aérobie (Egan & Zierath, 2013). A intensité maximale, la part aérobie peut devenir prédominante dès 1 minute d'effort (Figure 1) et cette part est également progressivement augmentée au sein même de la course (e.g., les 30 premières secondes d'un 800m font majoritairement intervenir la filière anaérobie) (Gastin, 2001).

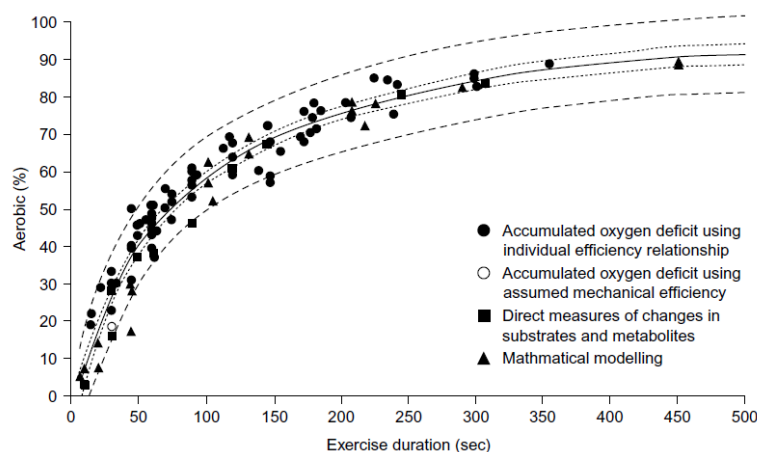


Figure 1 : Part de la filière aérobie lors d'un exercice à intensité maximale, de Gastin (2001)

Selon le modèle classique, il est communément admis que les principaux facteurs déterminants la performance lors d'un effort d'endurance aérobie incluent : la vitesse à la consommation maximale d'O₂, les seuils métaboliques et la rapidité d'ajustement de la $\dot{V}O_2$ à la demande d'ATP au début de l'exercice (Whipp, 1987). Puisque le concept de vitesse à consommation maximale d'O₂ sous-tend la consommation maximale d'O₂ et le rendement énergétique lié au mode de locomotion, la performance aérobie peut également être perçue à travers la consommation maximale d'oxygène, le pourcentage de la consommation d'oxygène pouvant être maintenu pendant cet exercice (qui est étroitement lié au seuil lactique) et l'économie de course (exprimée comme un coût énergétique), c'est-à-dire la dépense d'énergie métabolique par unité de distance parcourue (Barnes & Kilding, 2015; Bassett & Howley, 2000). D'autres facteurs sont toutefois à prendre en considération, telle la force musculaire (Joyner & Coyle, 2008), tant la performance d'un coureur et plus spécifiquement d'un traileur est multifactorielle (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018). Le facteur génétique est certes incontournable : récemment, une revue de littérature a recensé 97 gènes qui prédisent le potentiel d'amélioration de la consommation maximale d'oxygène (C. J. Williams et al., 2017).

Les facteurs déterminants la performance aérobie sont d'ordres cardiorespiratoire (e.g., capacité aérobie, seuils métaboliques, rapidité d'ajustement métabolique, efficacité de la chaîne de transport de l'oxygène), neuromusculaire (e.g., force maximale, force endurance, typologie musculaire, raideur musculo-tendineuse) et biomécanique (e.g., pattern de foulée, cinématique) (Figure 2) (Joyner & Coyle, 2008). Le premier facteur de la performance aérobie chez l'homme se traduit par la capacité qu'a l'organisme à recevoir, transporter et utiliser l'O₂. Son évaluation traduit la capacité du système cardiorespiratoire à i) ventiler, ii) diffuser l'oxygène à travers la paroi alvéolo-capillaire, iii) transporter l'O₂ et iv) diffuser l'O₂ au niveau des tissus. Ce potentiel cardiorespiratoire se décline concrètement en consommation maximale d'oxygène, seuils métaboliques, vitesse à la consommation maximale d'oxygène et rapidité d'ajustement de consommation d'O₂ à la demande d'ATP en début d'exercice (Whipp, 1987). Outre ces considérations métaboliques, relatives à la production d'énergie cellulaire, la performance aérobie est également régie par des facteurs neuromusculaires (Joyner & Coyle, 2008). Ces paramètres de force dépendent notamment de la masse musculaire mobilisée, de la typologie musculaire et peuvent

s'exprimer en puissance mécanique. A cette combinaison de principaux facteurs (métabolique et mécanique) s'ajoutent encore d'autres déterminants (e.g. biomécanique, économie de locomotion, élasticité musculaire, type de fibres).

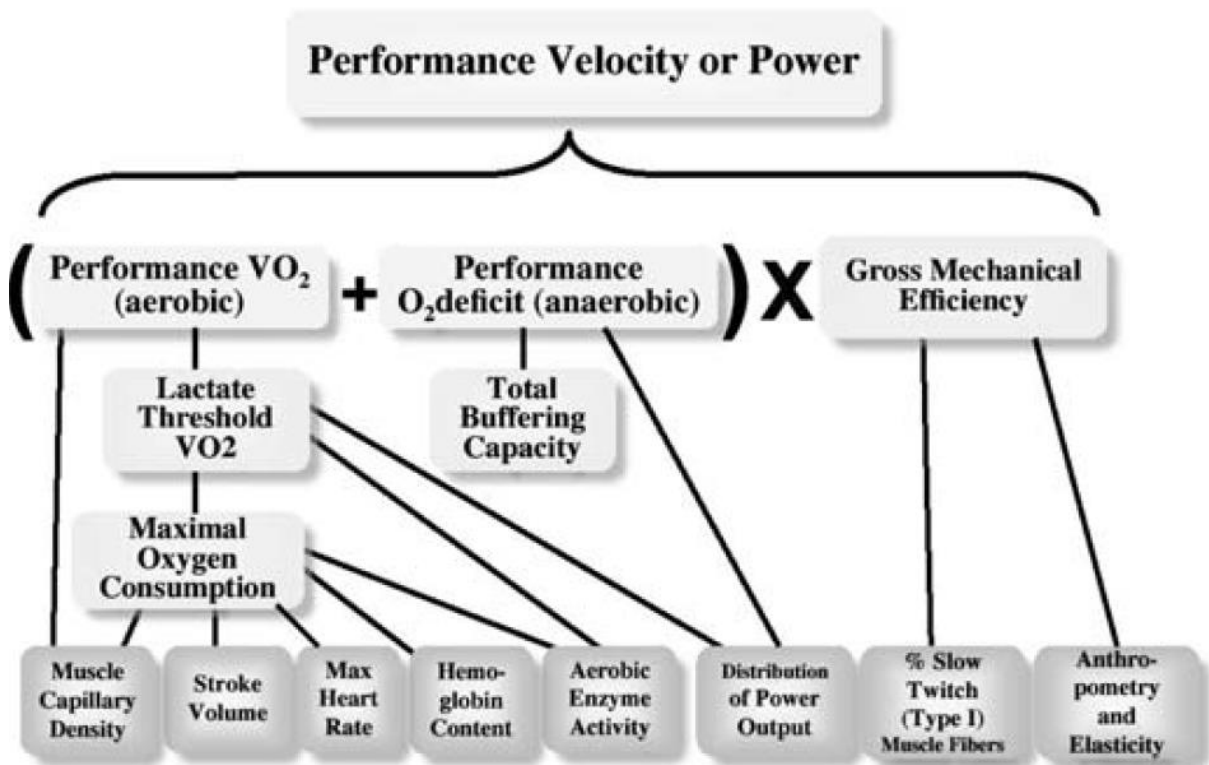


Figure 2 : schéma des facteurs physiologiques interdépendants de la performance aérobie (de Joyner & Coyle, 2008)

L'efficacité du système cardiorespiratoire et la performance aérobie : de l'environnement à la mitochondrie

1.1. Le concept de consommation maximale d'O₂

Le concept de consommation maximale d'O₂ ($\dot{V}O_{2max}$) est une des mesures les plus omniprésentes dans toutes les sciences de l'exercice (Levine, 2008; Lundby, Montero, & Joyner, 2017). Le concept est basé sur le fait qu'il existe une limite supérieure à l'utilisation de l'O₂ à l'exercice chez l'homme, où $\dot{V}O_{2max}$ est le débit maximal de consommation d'O₂ dans l'organisme pour permettre la production oxydative d'ATP (C. A. Hill & Lupton, 1923). Si au repos, un sujet sain consomme en moyenne environ 3,5 ml·kg⁻¹·min⁻¹ d'oxygène, dont environ un quart est alloué aux

muscles squelettiques, cette valeur peut être multipliée par 10-15 à effort maximal et même dépasser $85 \text{ ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ chez l'athlète élite entraîné aux efforts aérobies. La consommation d'oxygène maximale peut être atteinte lorsque le sujet arrive à épuisement notamment lors d'un test incrémental maximal (Bassett, 2002). Sur tapis roulant motorisé par exemple, l'augmentation de la la vitesse de course ne s'accompagne alors plus d'une augmentation de la $\dot{V}O_2$ (Howley, Bassett Jr, & Welch, 1995). On estime que cette vitesse à $\dot{V}O_{2\text{max}}$ ($v\dot{V}O_{2\text{max}}$) est atteinte lorsque la $\dot{V}O_2$ n'augmente pas plus de $2,1 \text{ ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ sur un laps de temps de 30 sec (L. V. Billat & J. P. Koralsztejn, 1996). Bien que le choix des critères de maximalité soient controversés, les indices tels un quotient respiratoire (QR) supérieur à 1,1, une fréquence cardiaque (FC) supérieure à 90% de la FC maximale théorique ($220 - \text{âge du sujet}$) et une lactatémie supérieure à $8 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ (Howley et al., 1995). En effet, d'autres critères peuvent être considérés tels que l'atteinte d'une valeur de 18 sur l'échelle de l'effort perçu (RPE), l'arrêt volontaire du sujet, des signes d'effort intense ou encore des tests complémentaires de confirmation de la $\dot{V}O_{2\text{max}}$ (Midgley, Bentley, Luttikholt, McNaughton, & Millet, 2008). Il n'existe pas de consensus autour de la notion de plateau de $\dot{V}O_2$, et la notion de $\dot{V}O_{2\text{max}}$ est contestée (Bassett & Howley, 1997; Saltin & Calbet, 2006; Saltin & Strange, 1992; Wagner, 2006). En l'absence d'atteinte de plateau de $\dot{V}O_2$, phénomène qui peut apparaître chez des athlètes entraînés en endurance (Doherty, Nobbs, & Noakes, 2003) ou dans des conditions de test spécifiques (e.g., patients atteints de maladies chroniques, membres supérieurs, hypoxie, environnement spécifique), nous pouvons parler de $\dot{V}O_2$ pic ($\dot{V}O_{2\text{pic}}$). Dans ce cas, une alternative possible peut être la prédiction de $\dot{V}O_{2\text{max}}$ à partir de la pente d'efficiencia de la $\dot{V}O_2$ dérivée de la relation entre $\dot{V}O_2$ et \dot{V}_E (Baba et al., 1996). Bien que cet index d'efficiencia soit significativement corrélé avec la $\dot{V}O_{2\text{max}}$ réelle (Pichon, Jonville, & Denjean, 2002), une forte variation interindividuelle peut être une limite à cette méthode de prédiction.

La valeur de $\dot{V}O_{2\text{max}}$ est à mettre en rapport avec le type d'exercice utilisé pour son évaluation et augmente avec la masse musculaire mise en jeu (Mitchell, Sproule, & Chapman, 1958; Taylor, Buskirk, & Henschel, 1955). La valeur sera donc plus basse lors d'un test mobilisant uniquement les membres supérieurs (Baumgart, Gurtler, Ettema, & Sandbakk, 2018) que lors d'un test avec les membres inférieurs sur ergocycle par exemple. De même, la $\dot{V}O_{2\text{max}}$ mesurée sur tapis roulant sera encore

supérieure (Hermansen & Saltin, 1969). Sur tapis, chez des coureurs élités masculins, $\dot{V}O_{2max}$ est compris entre 70 et 85 ml·kg⁻¹·min⁻¹. Ces valeurs sont environ 10% plus basses pour les femmes, en raison d'une concentration en hémoglobine plus faible et d'une masse grasse supérieure (Larsen & Sheel, 2015; Saltin & Astrand, 1967) ; même en exprimant $\dot{V}O_{2max}$ relativement à la masse maigre, celle-ci reste donc plus basse. Dans l'ensemble, ces valeurs sont voisines de celles des skieurs de fond élités testés sur un ergomètre simulant la technique du pas de patineur (Calbet et al., 2004).

Dans la littérature, la vitesse de course associée à $\dot{V}O_{2max}$ ($v\dot{V}O_{2max}$) est primordiale pour la prédiction de la performance lors de courses tel un contre-la-montre de 5-km chez les femmes et les hommes (Ramsbottom, Williams, Kerwin, & Nute, 1992) ou encore lors de trails (Balducci, Clemencon, Trama, Blache, & Hautier, 2017; Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018). Quand nous comparons les $\dot{V}O_{2max}$ mesurées lors de 5 tests incrémentaux maximaux différents, les valeurs sont plus basses uniquement pour un test dont les paliers durent 5 min avec un incrément de 1,44 km·h⁻¹ (Sperlich et al., 2015). Quand bien même les protocoles sont très différents en termes d'incrément de vitesse, de durée de paliers, de pente et de durée totale (i.e., entre ~7 et ~25 min), la fréquence cardiaque, la ventilation, l'effort perçu et la concentration de lactate sanguin n'étaient pas différents entre les protocoles.

Selon l'équation de Fick, la consommation maximale d'oxygène est égale au produit de la fréquence cardiaque maximale, du volume d'éjection systolique maximal et de la différence artérioveineuse en O₂ (Fick A. Ueber diffusion. 1855) :

Équation 1 : équation de Fick

$$\dot{V}O_{2max} = FC_{max} \cdot VES_{max} \cdot (CaO_2 - CvO_2)$$

Où FC_{max} représente la fréquence cardiaque maximale, VES_{max} représente le volume d'éjection systolique maximal, CaO₂ représente le contenu artériel en O₂ et CvO₂ représente le contenu veineux en O₂.

En se basant uniquement sur cette équation, les réponses physiologiques sous-jacentes à l'exercice et affectant $\dot{V}O_{2max}$ sont nombreuses (Figure 3) (Lundby et al., 2017). Une augmentation du volume plasmatique est observée dans les heures suivant l'exercice (Bonne et al., 2014). Un volume important de globule rouge facilite le retour veineux, associé à un important volume de fin de diastole et de VES (Joyner & Coyle, 2008). Et les réponses des muscles squelettiques contribuent à l'extraction

de l'O₂ et par là même à la différence artérioveineuse en O₂, principalement en incluant la densité des mitochondries, leur pouvoir oxydatif et la capillarisation.

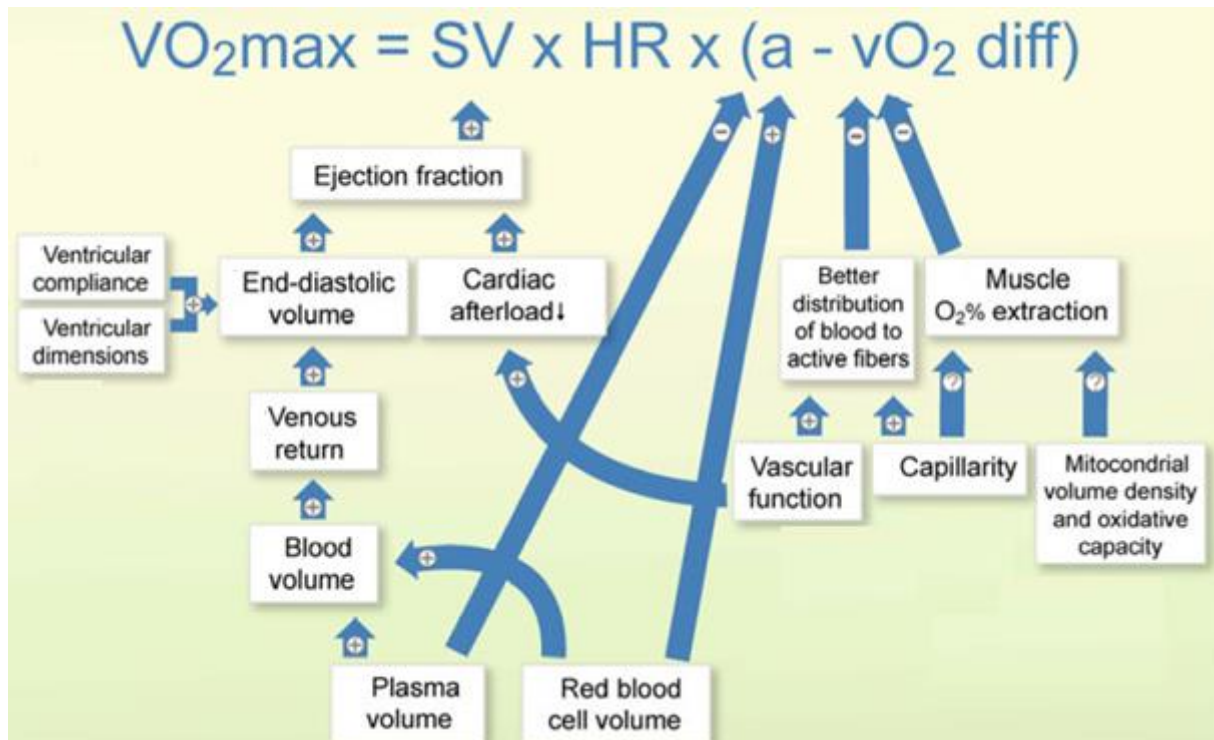


Figure 3 : Facteurs physiologiques déterminant $\dot{V}O_{2max}$ (adapté de Lundby et al., 2017)

Point à retenir

Le concept de consommation maximale d'O₂ émerge comme un déterminant majeur de la performance aérobie et correspond à la limite supérieure de transport et d'utilisation de l'O₂ de l'organisme. Ce concept est habituellement atteint lorsqu'une importante masse musculaire est sollicitée. Les facteurs limitants $\dot{V}O_{2max}$ peuvent se situer à différents niveaux de ce qu'on appelle communément la chaîne de transport de l'O₂ (K. Wasserman, Hansen, Sue, Casaburi, & Whipp, 1999), ou cascade d'O₂ selon un gradient de pression décroissant, qui représente le cheminement de l'O₂ depuis l'air ambiant jusqu'à la mitochondrie.

Puisque les étapes du transport de l'O₂ sont à la fois des indicateurs de performance aérobie et des facteurs limitants $\dot{V}O_{2max}$, ces étapes nécessitent d'être détaillées.

1.1.1. La ventilation pulmonaire

Chez l'homme sain, le système respiratoire est considéré comme ayant une capacité suffisante pour répondre à la demande de ventilation pulmonaire et d'échange gazeux liée à l'exercice (Tiller, 2019). A l'exercice, la ventilation de sujets sédentaires requiert moins de 10% de $\dot{V}O_{2max}$ et du débit cardiaque maximum (Harms et al., 1998).

Le débit ventilatoire constaté et mesuré est le résultat du produit du volume courant (V_T) par la fréquence respiratoire (FR). La ventilation pulmonaire (\dot{V}_E) peut s'exprimer de la manière suivante en $l \cdot \text{min}^{-1}$:

Équation 2 : expression de la ventilation en fonction de la FR et du V_T

$$\dot{V}_E = FR \cdot V_T$$

Où \dot{V}_E représente la ventilation pulmonaire, FR la fréquence respiratoire et V_T le volume courant.

La \dot{V}_E augmente à l'effort, essentiellement par augmentation du V_T en début d'effort et de la FR en fin d'effort et peut atteindre $200 l \cdot \text{min}^{-1}$. La $\dot{V}_{E_{max}}$ est toujours inférieure à la ventilation volontaire maximale théorique, estimée proche de $VEMS \cdot 35$ (où VEMS est le volume de gaz rejeté pendant la première seconde d'une expiration forcée). Ce point fondamental débouche sur la notion de réserve ventilatoire (différence entre la $\dot{V}_{E_{max}}$ constatée et la ventilation volontaire maximale théorique par minute). La \dot{V}_E croît linéairement à l'effort, comme le $\dot{V}CO_2$, selon la relation $\dot{V}_E = 22 \cdot \dot{V}O_2 + 5$ et $\dot{V}_E = 24,6 \cdot \dot{V}CO_2 + 3,2$ et cela jusqu'au premier seuil ventilatoire (SV_1), où la \dot{V}_E va alors suivre le $\dot{V}CO_2$. Notons que la réserve ventilatoire est en principe proche de 30% de la ventilation volontaire maximale. Cette réserve ventilatoire peut être proche de nulle dans le cas de certaines pathologies, mais elle peut aussi être diminuée à l'effort chez le patient obèse. Chez les athlètes de haut niveau, l'interprétation de la réserve ventilatoire a souvent peu de valeur.

L'exercice au-delà du seuil lactique induit une diminution de la saturation artérielle en O_2 (SaO_2), principalement due à des facteurs indépendants au système respiratoire (i.e., acidose métabolique et hyperthermie, à l'origine d'un déplacement vers la droite de la courbe de dissociation de l'oxyhémoglobine) (K. Wasserman, Van Kessel, & Burton, 1967). La demande respiratoire d'un exercice prolongé pourrait

affecter la fonction respiratoire au repos et atténuer la capacité de travail des muscles respiratoires impliquant des répercussions sur la performance aérobie. Ainsi, un marathon peut provoquer une réduction de la fonction respiratoire de l'ordre de 10-15% et une fatigue des muscles respiratoires de l'ordre de 15-25% (Tiller, 2019).

Dans ces conditions, ou encore dans des environnement particuliers (e.g., hypoxie), la ventilation peut devenir un facteur limitant de la performance aérobie. Mais dans des efforts plus courts, en condition standard de laboratoire (e.g., normoxie), la ventilation n'est pas le principal facteur limitant la performance aérobie.

1.1.2. Diffusion alvéolo-capillaire

La différence de pression partielle de l'oxygène des alvéoles pulmonaires (PAO_2 , 100 mmHg) et celle de l'oxygène artériel (PaO_2 , 40 mmHg) constitue le gradient alvéolo-artériel en O_2 (gradient A-a) qui est responsable de la diffusion de l' O_2 . Le débit de cette diffusion dépend la solubilité du gaz et de la surface et de l'épaisseur de la membrane.

Chez certains sujets prédisposés, l'exercice lui-même peut induire une hypoxémie artérielle définie comme une réduction de la PaO_2 de plus de 7,5 mmHg et/ou une saturation artérielle en O_2 (SaO_2) en hémoglobine inférieure à 95% (H. B. Nielsen, 2003). Cette hypoxémie est multifactorielle : la capacité de maintenir un haut niveau de PaO_2 semble être liée à de hauts niveaux de débit cardiaque qui engendrent un transit trop rapide des globules rouges dans les capillaires pulmonaires. Une augmentation de la différence entre la PAO_2 et la PaO_2 indique une diminution de la diffusion alvéolocapillaire.

1.1.3. Transport d' O_2

1.1.3.1. Le débit cardiaque

Le débit cardiaque est le produit du VES et de la FC :

$$\dot{Q}_c = FC \cdot VES$$

Exprimé en $\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$, où FC représente la fréquence cardiaque (bpm) et VES le volume d'éjection systolique ($\text{ml}\cdot\text{battement}^{-1}$).

Une approche « classique » de $\dot{V}O_{2\max}$ considère que la capacité oxydative dans le muscle squelettique est le plus souvent limitée par la capacité du cœur et des vaisseaux à assurer le transport de l' O_2 aux muscles sollicités (Bassett & Howley, 1997). Cela peut se vérifier, puisque $\dot{V}O_{2\max}$ est altérée en augmentant (Ekblom & Ekblom, 2006) ou en diminuant (Levine, 2008) le transport d'oxygène vers la périphérie sans altérer la pression partielle d' O_2 (PO_2). Ces résultats soulignent le rôle majeur joué par le cœur et les vaisseaux dans la performance aérobie.

Le débit cardiaque augmente à l'effort de façon quasi linéaire avec l'intensité de de l'exercice et la $\dot{V}O_2$ (Lundby et al., 2017) avec laquelle il est lié par la relation suivante : $\dot{Q}_c = 5,5\cdot\dot{V}O_2 + 4,5 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$. Si au repos, sa valeur est d'environ $5 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$ pour des combinaisons de FC (50-85 bpm) et de VES (60-100 ml) très variées, à l'effort il atteint plus de 35 voire $40 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$ chez des individus bien entraînés. Il est bien admis que la $\dot{V}O_{2\max}$ est fortement corrélée avec \dot{Q}_c , ce qui suggère très fortement que \dot{Q}_c est un facteur limitant de $\dot{V}O_{2\max}$ (Figure 4A). De même, le volume de globule rouge est lui aussi fortement corrélé avec $\dot{V}O_{2\max}$ (Figure 4B). Ensemble, ces résultats indiquent que le transport de l' O_2 est un déterminant important de la performance aérobie.

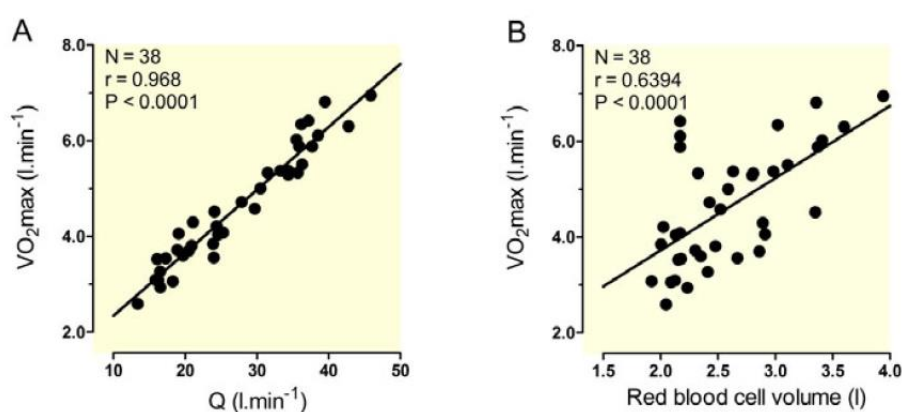


Figure 4 : corrélations entre $\dot{V}O_{2\max}$, \dot{Q}_c (gauche) et le volume de globule rouge (droite) (Lundby et al., 2017)

L'évolution de la fréquence cardiaque a été largement étudiée et il est admis que la FC maximale est atteinte à $\dot{V}O_{2\max}$. La plupart des physiologistes admettent que la relation entre la FC et la $\dot{V}O_2$ évolue de manière plus ou moins linéaire avec

l'intensité de l'exercice. En revanche, si VES augmente avec l'intensité jusqu'à 50% de $\dot{V}O_{2max}$ (Vella & Robergs, 2005), son évolution lors d'un test incrémental maximal a été controversée. Les premiers travaux de recherche à ce sujet suggéraient que le temps de diastole était trop court pour que les ventricules soient complètement « remplis » lors d'exercices intenses (Astrand, Cuddy, Saltin, & Stenberg, 1964). Les débats sont notamment alimentés par l'atteinte ou non d'un plateau de VES lors d'un effort aérobie à haute intensité (Levine, 2008). Chez les athlètes entraînés, VES augmente de plus de 40-50 ml lors d'exercices de 50 à 100% de $\dot{V}O_{2max}$ (Zhou et al., 2001). Si VES augmente de 50 ml pour une augmentation de FC de 120 à 180 bpm, il devrait y avoir une accélération de la courbe de $\dot{Q}c$ avec l'augmentation de l'intensité de travail. Ainsi de 50% à 100% de $\dot{V}O_{2max}$, l'augmentation de $\dot{V}O_2$ devrait accélérer avec l'intensité de travail en supposant que la différence artério-veineuse ($D(a-v)O_2$) ne baisse pas. Une autre explication serait que la FC n'augmente pas linéairement à partir de 50% de $\dot{V}O_{2max}$ jusqu'au maximum, et augmenterait plus doucement avec l'augmentation de $\dot{V}O_2$, à cause de l'augmentation de VES chez les athlètes élités – bien que cela reste débattu (Ekblom & Ekblom, 2006). Dans une discussion de publication (Zhou et al., 2001), l'argument portant sur une augmentation progressive de VES durant l'exercice incrémental est basé les considérations méthodologiques. La conclusion a été que les coureurs de distance élités ont un VES de 137 ml pendant l'exercice sous-maximal à une FC de 120 bpm, qui augmente à 187 ml durant le pic de l'exercice à une FC de 180 bpm (Figure 5).

Le résultat de cette étude détonne avec le point de vue classique d'un plateau de VES (Boutcher, McLaren, Cotton, & Boutcher, 2003; Holmgren & Pernow, 1960). Notons que ces valeurs de $\dot{V}O_2$, $\dot{Q}c$, FC et VES lors d'efforts maximaux en course à pied (Zhou et al., 2001)

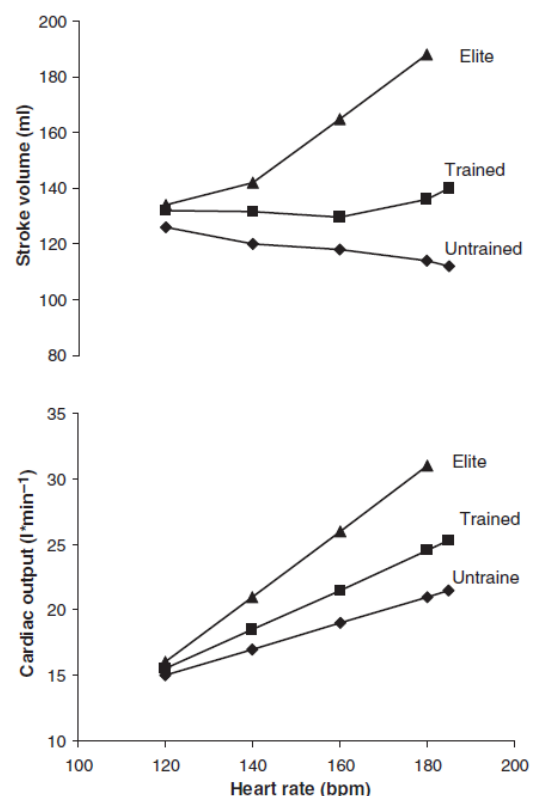


Figure 5 : Réponse du VES selon le niveau d'entraînement (haut) et $\dot{Q}c$ (bas) à différentes valeurs de fréquence cardiaque, lors d'un test incrémental maximal sur tapis roulant avec des athlètes élités, des athlètes entraînés et des sédentaires, adapté de Zhou et al. (2001)

sont toutefois cohérentes avec celles publiées précédemment (Ekblom & Hermansen, 1968).

1.1.3.2. Le contenu artériel en O₂ et débit cardiaque

La capacité de transport est dépendante de \dot{Q}_c au niveau systémique et du débit sanguin local au niveau musculaire. Le transport d'O₂ peut s'exprimer ainsi :

Équation 4 : expression du transport d'O₂

$$\dot{T}_{O_2} = \dot{Q}_c \cdot CaO_2$$

Exprimé en l(O₂)·min⁻¹, où \dot{Q}_c représente le débit cardiaque et CaO₂ le contenu artériel en O₂.

Près de 97% de l'O₂ est transporté par les protéines d'hémoglobines (Hb) présentes dans les globules rouges. Le reste est transporté sous forme dissoute dans le plasma. Chaque protéine d'hémoglobine dispose de 4 sites de fixation pour les molécules d'O₂. Leur saturation et leur nombre est lié à la capacité de transport de l'O₂. Le contenu sanguin total de l'O₂, ou contenu artériel en O₂ se calcule ainsi :

Équation 5 : contenu sanguin artériel en O₂

$$CaO_2 = (PaO_2 \cdot 0,003) + (1,34 \cdot [Hb] \cdot SaO_2/100)$$

Exprimé en ml O₂·100 ml de sang⁻¹, où PaO₂ représente la pression partielle en O₂ en mmHg, 0,003 représente le coefficient de solubilité de l'O₂ en %vol ·mmHg⁻¹, 1,34 représente le pouvoir oxyphorique massique de l'hémoglobine (quantité d'O₂ qui peut être fixée par l'Hb, ml O₂·g Hb⁻¹), SaO₂ représente la saturation des globules rouges en Hb (en %) et [Hb] représente la concentration sanguine en Hb (g·100 ml sang⁻¹).

Chez l'homme sain au repos, si [Hb] ≈ 15 g·100 ml sang⁻¹ et SaO₂ ≈ 98% dans le sang artériel, alors CaO₂ ≈ 20,4 ml(O₂)·100 ml sang⁻¹). Lors de tests incrémentaux maximaux, l'altération du transport d'O₂ systémique est dû à l'atteinte d'un plateau de \dot{Q}_c , parce que le CaO₂ continue d'augmenter (Mortensen et al., 2005). L'incapacité du système circulatoire à maintenir une augmentation linéaire du transport d'O₂ aux

muscles locomoteurs limite la puissance aérobie. L'altération similaire de VES et du transport d'O₂ lors de tests sur ergocyclcles, incrémental et à charge constante, pointe en faveur d'une limitation centrale à la performance aérobie (Mortensen et al., 2005).

La concentration en hémoglobine pour des athlètes élités masculins est proche de 17 g·l⁻¹ qui est la limite supérieure fixée par la Fédération Internationale de Ski. Si l'on suppose que la SaO₂ est de 100% (i.e., pas de limitation de diffusion ou de déséquilibre ventilation/perfusion (\dot{V}/\dot{Q}), et la saturation en oxygène veineux (SvO₂) la plus basse mesurée – 14% près du sommet du Mont Everest (Sutton et al., 1988), alors la différence artérioveineuse (a-v) en O₂ la plus grande possible serait de 200 ml·l⁻¹. Cette valeur est entre 10 et 20% au-dessus des valeurs rapportées chez les athlètes élités (Ekblom & Hermansen, 1968).

Si la FC maximale des athlètes est plus basse que chez les sujets sédentaires (Rowell, Sheriff, Wyss, & Scher, 1986), une hypothèse serait un VES plus important chez les athlètes. Et puisque le volume de fin de systole n'a jamais été reporté comme étant plus petit chez l'athlète que le sujet sédentaire, le seul facteur important permettant ce VES important est un grand volume en fin de diastole, aussi appelé télédiastolique (Levine, 2008). Chez l'athlète élite, la littérature reporte un volume télédiastolique d'environ 250 ml, qui génère un VES d'environ 130-150ml, pour une FC de ~200 bpm et donc un \dot{Q}_c de ~30 l·min⁻¹ (Levine, Lane, Buckey, Friedman, & Blomqvist, 1991). En se basant sur des valeurs publiées de a-v O₂ les plus hautes à notre connaissance, ces caractéristiques donneraient une $\dot{V}O_{2max}$ de 6-7 l·min⁻¹ (Levine, 2008), semblable aux skieurs ou rameurs élités (Ekblom & Hermansen, 1968; Zhou et al., 2001). Parmi les articles publiés, à notre connaissance, le \dot{Q}_c le plus haut a été mesuré chez un pratiquant de course d'orientation et le plus haut VES chez un champion du monde de cyclisme (i.e., respectivement 42,3 l·min⁻¹ et 212 ml) (Ekblom & Hermansen, 1968), même si des affirmations anecdotiques ont annoncé des valeurs encore supérieures (e.g., $\dot{V}O_{2max}$ de 7,48 l·min⁻¹), elles n'ont pas été publiées. Nous basant sur l'ensemble des valeurs maximales théoriques composant l'équation de Fick (i.e., VES, FC et D(a-v)O₂), la $\dot{V}O_{2max}$ théorique chez l'homme serait de 8 l·min⁻¹ (Levine, 2008). Toutefois, cette projection théorique ne tient pas compte du fait que les différents paramètres sont interdépendants et varient avec le contexte.

1.1.4. Diffusion tissulaire

La diffusion tissulaire conditionne l'approvisionnement en oxygène des mitochondries présentes dans le muscle et l'extraction du dioxyde de carbone. On parle de circulation capillaire périphérique. Pour les efforts aérobies, plus les capillaires musculaires sont nombreux et plus l'activité oxydative musculaire est riche, ce qui conditionne la performance aérobie. L'augmentation de la densité capillaire et par conséquent de l'apport en O₂ est un des déterminants clés de la performance aérobie au niveau du muscle squelettique, même si la capacité maximum de vasodilatation du muscle squelettique dépasse clairement la capacité du cœur à fournir le sang et à maintenir une pression de perfusion artérielle adéquate (Richardson, Leigh, Wagner, & Noyszewski, 1999). Le taux d'extraction d'O₂ s'exprime ainsi :

Équation 6 : formule de l'extraction d'O₂

$$O_{2ER} = \frac{c_{(a-v)}O_2}{c_{aO_2}}$$

Exprimé en %, où C(a-v)O₂ représente la différence artérioveineuse en ml O₂·100 ml de sang⁻¹ et CaO₂ le contenu artériel en ml O₂·100 ml de sang⁻¹.

Et ce taux d'extraction peut s'exprimer en fonction de la $\dot{V}O_2$ et du transport d'O₂ :

Équation 7 : O_{2ER} exprimé en fonction de la $\dot{V}O_2$ et du transport d'O₂

$$O_{2ER} = \frac{\dot{V}O_2}{\dot{T}O_2} \Leftrightarrow \dot{V}O_2 = \dot{T}O_2 \cdot O_{2ER}$$

Où O_{2ER} est exprimé en %, $\dot{T}O_2$ représente le transport en O₂ et $\dot{V}O_2$ la consommation d'O₂ en ml·min⁻¹·kg⁻¹.

Et en développant $\dot{T}O_2$ et O_{2ER} en se basant sur les équations 4, 6 et 7 :

Équation 8 : $\dot{V}O_2$ exprimée en fonction de \dot{Q}_c , de CaO₂ et de la D(a-v)O₂

$$\dot{V}O_2 = \dot{Q}_c \cdot CaO_2 \cdot \frac{c_{(a-v)}O_2}{c_{aO_2}}$$

Dans une population de sujets sains jeunes et motivés, $\dot{V}O_{2max}$ n'est pas limité par la capacité oxydative des mitochondries du muscle (Boushel et al., 2011). Ce serait

plutôt l'apport d'O₂ au muscle squelettique qui serait le facteur limitant, déterminé à la fois par la fonction cardiovasculaire centrale et le flux sanguin du muscle squelettique périphérique (Gonzalez-Alonso & Calbet, 2003). Pourtant, la capacité oxydative du muscle squelettique apparaît comme un déterminant majeur de la performance aérobie (Joyner & Coyle, 2008). Une typologie musculaire avec une prédominance de fibres I, plus oxydatives par rapport au IIa et surtout IIx est bénéfique à la performance aérobie. Une relation positive existe entre la vitesse maximale de respiration des fibres musculaires *in situ* (\dot{V}_{max}) et $\dot{V}O_{2max}$, où la vitesse maximale de respiration des fibres musculaires permet d'expliquer ~40% de la variance de $\dot{V}O_{2max}$ (Zoll et al., 2002).

1.1.5. Utilisation de l'O₂ : le rôle clé des mitochondries

Chez les athlètes entraînés, les exercices prolongés de course induisent des changements qui augmentent le contenu en protéine des mitochondries et la capacité des myofibres impliquées. Ces adaptations sous entendent le pattern altéré de l'oxydation des substrats durant l'exercice de course à intensité sous-maximale (du glycogène aux acides gras)(Egan & Zierath, 2013) qui conduisent à une production de lactates plus faible, toujours à une vitesse de course sous-maximale. L'exercice prolongé de course engendre des adaptations mitochondriales, caractérisées par la biogenèse mitochondriale (Rowe, El-Khoury, Patten, Rustin, & Arany, 2012; Zoll et al., 2002). Le rôle précis de la fonction mitochondriale dans l'amélioration de la performance reste encore inconnu. Cette digression met en lumière le fait que les capacités oxydatives maximales mesurées au niveau systémique ($\dot{V}O_{2max}$) ou musculaire (\dot{V}_{max}) sont des déterminants pertinents de la performance à haut niveau, même si pour des niveaux de $\dot{V}O_{2max}$ similaires, les performances d'un groupe d'athlète peuvent être hétérogènes.

Point à retenir

Les facteurs limitants $\dot{V}O_{2\max}$ (i.e., la performance aérobie) peuvent se situer à différents niveaux du cheminement de l'O₂ depuis l'air ambiant jusqu'à la mitochondrie. Ces limites peuvent être fixées par la capacité du cœur à générer un haut débit cardiaque, le volume total d'hémoglobine dans le sang, l'importante capillarisation sanguine musculaire et l'extraction de l'O₂, et dans certains cas la capacité des poumons à oxygéner le sang.

Selon Joyner et Coyle, les étapes développées précédemment sont déterminantes pour $\dot{V}O_{2\max}$ ainsi que pour le niveau des seuils métaboliques qui représentent des indicateurs de performance aérobie (Joyner & Coyle, 2008).

1.2. Les concepts de seuils métaboliques

Lors de tests incrémentaux maximaux, l'évolution des paramètres physiologique et métabolique permettent d'identifier deux seuils métaboliques en référence à Wasserman et al. (K. Wasserman et al., 1999). Ces seuils sont considérés comme étant des indicateurs pertinents de la performance aérobie (Joyner & Coyle, 2008).

Un premier seuil métabolique apparaît pour des intensités d'exercice autour de 55% de $\dot{V}O_{2\max}$ chez le sujet sain, voire 70-75% de $\dot{V}O_{2\max}$ chez le sujet très entraîné aux efforts aérobies. Au-delà des discordances terminologiques de ce seuil aérobie, une méthode par lecture graphique permet d'identifier ce premier seuil de manière non invasive. Alors que la $\dot{V}O_2$, le $\dot{V}CO_2$ et la \dot{V}_E augmentent de manière linéaire à des intensités faibles d'exercice, le premier seuil ventilatoire est caractérisé par une accélération de l'éjection du CO₂. Le $\dot{V}CO_2$ augmente alors plus rapidement que la $\dot{V}O_2$, car le CO₂ produit lié au tamponnage des ions H⁺ par les ions HCO₃⁻ s'ajoute à la production métabolique de CO₂. Ces adaptations induisent un rapport constant $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$, tandis que le rapport $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ augmente (K. Wasserman et al., 1999). On parle alors de premier seuil ventilatoire (SV₁) (Meyer, Lucia, Earnest, & Kindermann, 2005).

Un second seuil métabolique émerge pour des intensités supérieures et est déterminant dans la performance en endurance. Ce dernier est associé à une production importante d'ions H^+ , lesquels continuent d'être tamponés par les ions HCO_3^- . Néanmoins, les concentrations cellulaires et sanguine en ions HCO_3^- diminuent progressivement au point que les ions H^+ s'accumulent dans le cytoplasme des cellules musculaires puis diffusent vers le sang. Une des conséquences est l'acidification sanguine. Au niveau des échanges gazeux mesurés par ergospirométrie, la \dot{V}_E augmente excessivement et non plus de manière proportionnelle au $\dot{V}CO_2$. Même si l'hyperventilation répond à des stimuli multiples, le principal mécanisme en œuvre est la combinaison de la baisse du pH sanguin et de l'augmentation linéaire de $\dot{V}CO_2$. A ce stade, le rapport $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$ augmente considérablement. Associé à l'hyperventilation et à la poursuite de l'augmentation du rapport $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$, ce seuil compensatoire ou encore second seuil ventilatoire (SV_2) apparaît.

Le premier seuil constitue un bon indicateur de performance aérobie, puisque c'est la plus haute intensité à laquelle l'athlète n'accumule pas de lactate (K. Wasserman et al., 1999). A l'instar de SV_1 , SV_2 est également un indicateur de niveau d'entraînement aérobie : à haut niveau, SV_2 peut se rapprocher de $\dot{V}O_{2max}$ (~90% $\dot{V}O_{2max}$) (Meyer et al., 2005). Plus les deux seuils ventilatoires sont proches de $\dot{V}O_{2max}$ et plus les athlètes sont aptes à soutenir de manière prolongée des puissances métaboliques proches de leurs valeurs maximales (Billat, Hill, Pinoteau, Petit, & Koralsztejn, 1996). Ces seuils ventilatoires constituent donc de bons indicateurs de la capacité de performance aérobie.

Les puissances ou vitesses associées aux SV et à $\dot{V}O_{2max}$ révèlent le niveau de performance aérobie des athlètes. Selon la distance de course, l'indicateur déterminant sera différent. Sur 3 000 m la vitesse de course est voisine de $v\dot{V}O_{2max}$ (Daniels & Scardina, 1984) qui est également le meilleur prédicteur de la performance sur 10 000 m (Morgan & Martin, 1986). Plus précisément, la vitesse proche de $vSV_2 + (v\dot{V}O_{2max} - vSV_2)/2$ est la plus prédictive de la performance à haut niveau sur 10 000 m (Billat et al., 2003). Et la performance d'un trail court de 31,1 km est la mieux prédite par $\dot{V}O_{2max}$, la vitesse au SV_2 et l'économie de course. De plus, la vitesse à SV_2 est hautement prédictive des performances de trail des années précédentes (Scheer, Janssen, Vieluf, & Heitkamp, 2018).

Point à retenir

Une lecture graphique des réponses cardiorespiratoires lors d'un test incrémental maximal permet une identification des deux seuils ventilatoires. Ces deux seuils ventilatoires sont des indicateurs pertinents d'aptitude aux efforts aérobies et correspondent à des facteurs de la performance aérobique. Plus le ratio entre les seuils et $\dot{V}O_{2max}$ est proche de 1, plus le sujet est performant. Ces seuils constituent également des repères de zones d'intensité pour l'entraînement.

Au-delà de l'intérêt de l'utilisation de $\dot{V}O_{2max}$ et des seuils ventilatoires pour quantifier l'intensité d'exercice aérobique, la vitesse d'ajustement de la $\dot{V}O_2$ au début de l'exercice est une valeur ajoutée qui renseigne sur la qualité de la réponse physiologique à l'exercice.

1.3. Cinétique de la $\dot{V}O_2$

Si la valeur de $\dot{V}O_2$ à $\dot{V}O_{2max}$ nous renseigne sur un aspect quantitatif de ce facteur de la performance aérobique, elle ne nous indique pas la qualité de la réponse en termes de rapidité et d'amplitude. Cette cinétique de $\dot{V}O_2$ ne met pas en lumière tous les mécanismes sous-jacents, mais renseigne de manière non invasive sur la vitesse d'ajustement de $\dot{V}O_2$ et donc sur la vitesse de mise en jeu du métabolisme au niveau musculaire. Cette faculté à l'ajustement pour tenter de rétablir l'homéostasie cellulaire contribue à la performance aérobique (Carter et al., 2000; Whipp, Ward, & Rossiter, 2005), même si les mécanismes précis sous-jacents sont encore largement débattus.

Du point de vue de la consommation d'oxygène, quelques minutes suivant le démarrage d'un exercice intense, la consommation d'oxygène peut augmenter d'une valeur de repos ($\sim 0,3$ à $0,9 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$) jusqu'à la valeur maximale d'un individu, qui, à l'extrême, peut dépasser $80 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$. En course à pied, la cinétique de $\dot{V}O_2$ se compose généralement d'une phase dite rapide ($< 3 \text{ min}$) et d'une phase retardée ou composante lente ($> 3 \text{ min}$ jusqu'à la fin de l'effort), même si une phase initiale dite cardiodynamique a également été décrite (Poole & Jones, 2012). Sa configuration

dépend directement de l'intensité, du temps et du niveau d'entraînement des sujets (Figure 6).

1.3.1. Zone d'intensité modérée

Actuellement, la cinétique d'ajustement de $\dot{V}O_2$ au début de l'exercice peut être modélisée selon 3 phases distinctes (Figure 7). La première phase correspond à la phase cardiodynamique et nous renseigne sur l'augmentation du débit sanguin perfusant les alvéoles pulmonaires. La durée de cette phase révèle le temps de transport vasculaire entre les muscles actifs et les capillaires pulmonaires (Lador et al., 2008). La deuxième phase entre 20 s et 3 min d'exercice, ou phase fondamentale, correspond au temps où le sang désoxygéné transite des muscles actifs aux capillaires pulmonaires (Rossiter et al., 2002). Enfin, la troisième phase correspond à l'atteinte de l'homéostasie, où la $\dot{V}O_2$ permet d'ajuster la production d'ATP. Une modélisation mathématique à partir de 2 exponentielles permet de qualifier ces cinétiques :

Équation 9 : modélisation à 2 exponentielles de la cinétique de $\dot{V}O_2$ (Poole & Jones, 2012)

$$\dot{V}O_2(t) = \dot{V}O_2(b) + A_1(1 - e^{-(t-td_1/\tau_1)}) + A_2(1 - e^{-(t-td_2/\tau_2)})$$

Phases : Cardiodynamique Fondamentale

Où $\dot{V}O_2(b)$ est la $\dot{V}O_2$ à l'état de base au repos, τ_1 et τ_2 le temps nécessaire pour atteindre respectivement 63% de A_1 et A_2 . Par conséquent, la $\dot{V}O_2$ atteint 86% de son amplitude à 2τ [0,63 + 0,63 · (1-0,63) = 0,86] et 98% à 4τ qui correspond à l'ajustement complet (Poole & Jones, 2012).

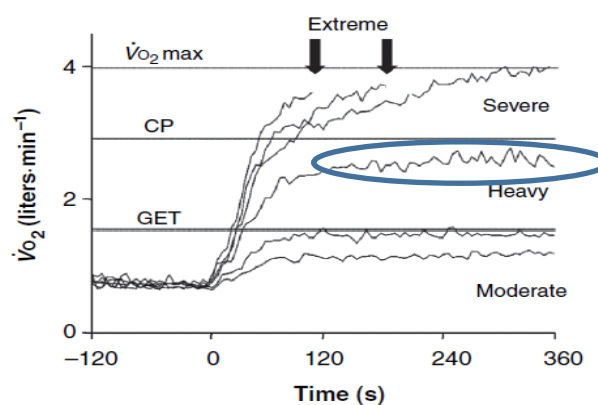


Figure 6 : consommation d'oxygène en fonction de l'intensité de l'exercice sur ergocycle, adapté de Poole & Jones, 2012

Un τ plus court rend compte d'une meilleure adaptation à l'exercice et traduit la faculté à mobiliser plus rapidement le métabolisme aérobie chez des sujets du même âge (Hagberg et al., 1985). Et lorsque les sujets sont entraînés aux efforts aérobie, la cinétique peut décrire un « overshoot » qui caractérise une capacité à réduire la dette d'O₂ créée lors du début d'exercice (Koppo, Whipp, Jones, Aeyels, & Bouckaert, 2004). $\dot{V}O_{2max}$ et τ_2 sont inversement proportionnel, mais τ_2 n'est pas forcément considéré comme un prédicteur de $\dot{V}O_{2max}$ (Poole & Jones, 2012). Plus τ est petit et plus l'adaptation de l'organisme est rapide et/ou l'effort violent, ce qui caractérise les sujets entraînés aux efforts aérobie (Whipp, Davis, Torres, & Wasserman, 1981), mais ne nous permet pas d'affirmer qu'un τ court soit un facteur systématique de performance.

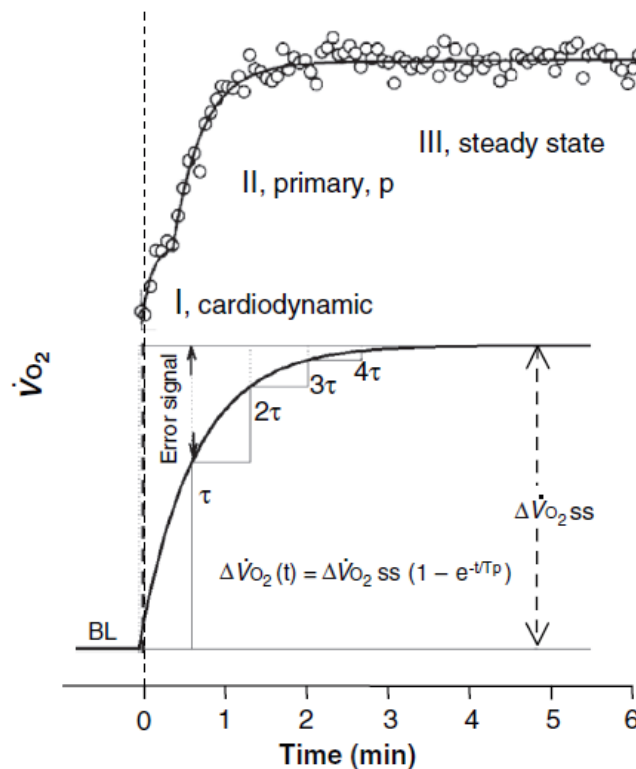


Figure 7 : haut - cinétique de la $\dot{V}O_2$ lors d'un effort modéré sur ergocycle ; bas - modélisation de la composante rapide de $\dot{V}O_2$ (d'après Poole et Jones, 2012)

1.3.2. Zone d'intensité difficile

Au-delà de SV_1 , un état de lactatémie de repos ne peut plus être maintenu, bien qu'un niveau de lactatémie stable puisse être maintenu, et $\dot{V}O_2$ dérive, ce qui implique

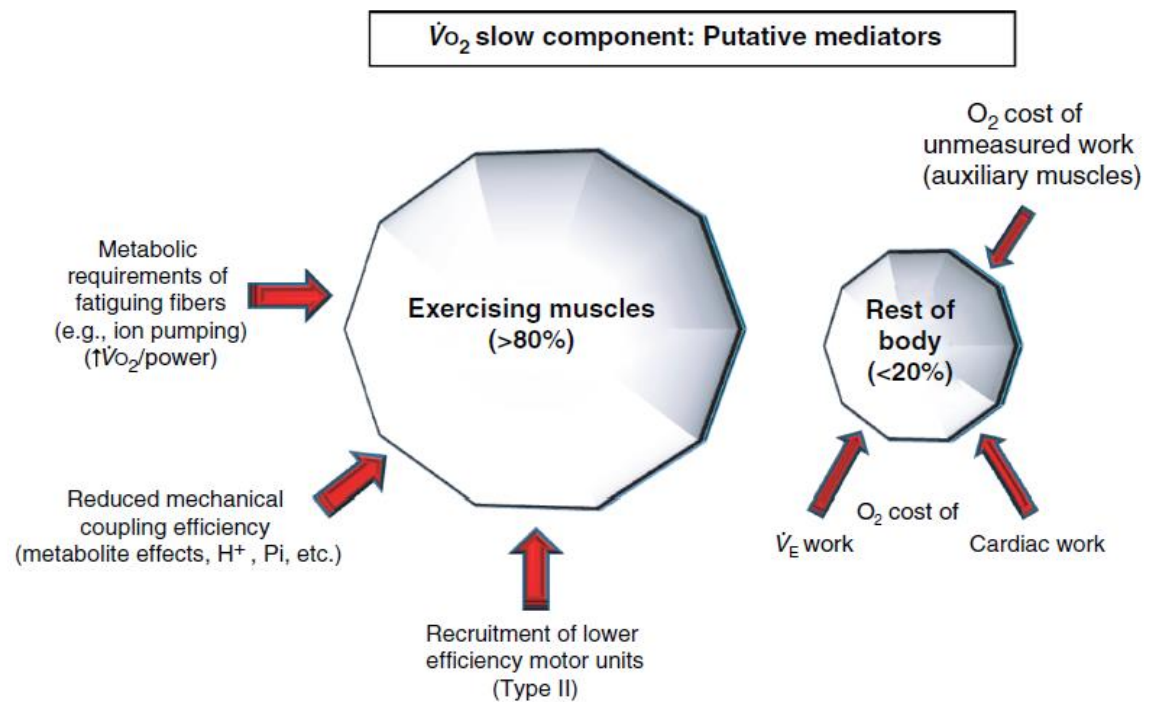


Figure 8 : facteurs à l'origine de la composante lente de la consommation d'oxygène.

Les besoins des muscles impliqués dans l'exercice représentent plus de 80% de cette dérive (i.e., besoins métaboliques dus à la fatigue des fibres, baisse de l'efficacité du couple mécanique, recrutement d'unités motrices moins efficaces) et le reste (<20%) est lié à la consommation d'oxygène des muscles non impliqués dans le travail et au coût d' O_2 du travail cardiaque et ventilatoire (Poole & Jones, 2012).

1.3.3. Fraction de $\dot{V}O_{2max}$, temps limite et performance aérobie

Deux athlètes ayant la même $\dot{V}O_{2max}$ ne réalisent pas forcément la même performance aérobie. En effet, chaque individu peut soutenir une intensité de fraction de $\dot{V}O_{2max}$ durant un temps limite qui lui est propre (T_{lim}). Le temps de soutien d'une fraction donnée de $\dot{V}O_{2max}$ explique en partie notamment l'écart entre la performance aérobie et $\dot{V}O_{2max}$ et est notamment dépendante de la capacité des muscles actifs à fournir la puissance métabolique requise de manière aérobie (C. Williams & Nute, 1983). Même si les différences interindividuelles sont importantes en termes de temps de soutien à même $\dot{V}O_{2max}$ (Blondel, Berthoin, Billat, & Lensel, 2001), la relation entre l'intensité de l'exercice et T_{lim} est une exponentielle décroissante. Pour les exercices courts à intensité très élevée, T_{lim} diminue très rapidement, alors que pour les exercices plus longs (au-delà ~180-240 s), T_{lim} diminue beaucoup plus doucement. Clairement, pour l'athlète entraîné, il existe un consensus pour dire que ce paramètre est un déterminant capital de la performance aérobie (Renoux, Petit, Billat, & Koralsztejn, 2000).

Point à retenir

La cinétique de $\dot{V}O_2$ correspond au temps de latence entre la production d'un travail musculaire et la réponse de l'organisme à cet exercice. Cette cinétique est fonction de l'intensité de l'effort et du potentiel aérobie du sujet. Si jusqu'aux intensités correspondantes à SV_1 , la $\dot{V}O_2$ atteint un état stable en quelques minutes, dès que l'intensité augmente et dépasse SV_2 , la $\dot{V}O_2$ peut dériver et atteindre $\dot{V}O_{2max}$. Une réponse rapide de $\dot{V}O_2$ en début d'exercice peut réduire le déficit d' O_2 associé et limiter la dérive d' O_2 contribuant à améliorer la tolérance à l'exercice.

1.4. L'indice de rendement énergétique au service de la performance aérobie

La notion de rendement renvoie au rapport entre la quantité de travail effectué (énergie mécanique produite) et la dépense énergétique nécessaires pour le réaliser (énergie métabolique produite) (Kaneko, 1990). Puisque la durée est fixe et identique, le rendement brut peut s'exprimer ainsi :

Équation 11 : expression du rendement brut

$$\text{Rendement brut (\%)} = \frac{\text{énergie mécanique (J)}}{\text{énergie métabolique (J)}} \cdot 100 = \frac{\text{puissance mécanique (W)}}{\text{puissance métabolique (W)}} \cdot 100$$

Ce rendement prend en compte de l'énergie métabolique totale produite, combinant les métabolismes aérobie et anaérobie et ne tenant pas compte du métabolisme basal.

1.4.1. L'économie ou le coût en O_2 de la course

En course à pied, l'économie de course est communément mesurée en termes de $\dot{V}O_2$ rapportée à la masse corporelle ou encore en termes de $\dot{V}O_2$ rapportée à la masse corporelle et à une distance. Une vitesse de course basse doit être privilégiée afin d'éviter que le métabolisme anaérobie n'intervienne dans la production d'énergie et ne conduise à une composante lente de $\dot{V}O_2$: un état stable de $\dot{V}O_2$ est requis. Les facteurs de l'économie de course pourraient être multiples selon les revues de

littératures : les enzymes oxydatives mitochondriales intramusculaires, l'efficacité musculaire, les différences anatomiques, la capacité à stocker et utiliser l'énergie élastique, la biomécanique et le niveau d'entraînement des sujets.

Outre l'économie de course, la notion de coût en O₂ de la locomotion (e.g., marche, course) a été formalisée (Margaria, Aghemo, & Pinera Limas, 1975). C'est la consommation d'O₂ par unité de masse corporelle et par unité de distance parcourue (généralement le mètre) :

Équation 12 : coût net en oxygène de la course (Margaria et al., 1975)

$$C_r \text{ net} = \frac{\dot{V}O_2 - \dot{V}O_{2 \text{ repos}}}{v}$$

En mlO₂·kg⁻¹·m⁻¹ ou en mlO₂·kg⁻¹·km⁻¹, où $\dot{V}O_2$ représente la consommation d'O₂ à l'état stable en mlO₂·kg⁻¹·min⁻¹, $\dot{V}O_{2 \text{ repos}}$ représente la consommation d'O₂ au repos en mlO₂·kg⁻¹·min⁻¹ et v représente la vitesse de déplacement en m·s⁻¹ ou en km·h⁻¹.

Certains auteurs expriment simplement le rendement par le coût en O₂ sans méthode de calcul en reportant la $\dot{V}O_2$ (Cavanagh & Williams, 1982).

Quelle que soit la méthode retenue pour quantifier le coût en O₂ du transport, l'intensité de l'exercice doit être sous-maximale, c'est-à-dire en-dessous de SV₁ (di Prampero, 1986), afin de garantir une conversion d'énergie chimique en énergie mécanique principalement aérobie. Au-delà de SV₁, la $\dot{V}O_2$ mesurée ne traduirait plus la totalité de l'énergie fournie pour réaliser l'exercice, car le métabolisme énergétique serait en partie anaérobie. Une intensité de 50-60% de $\dot{V}O_{2 \text{ max}}$ semble se dégager de la littérature comme étant la limite supérieure pour le calcul du coût énergétique, même si l'on trouve des variantes comme par exemple 60% de la vitesse record d'un athlète de haut-niveau sur 1 000 m (Billat et al., 2003).

Cette économie de course est caractérisée par une variabilité intraindividuelle dans une fourchette de 1 à 11% (Morgan, Martin, Krahenbuhl, & Baldini, 1991; Saunders, Pyne, Telford, & Hawley, 2004) et une importante variabilité interpersonnelle. Ainsi, dans une revue de littérature sur l'économie de course, il ressort qu'à $\dot{V}O_{2 \text{ max}}$ équivalente, la vitesse associée à $\dot{V}O_{2 \text{ max}}$ peut être différente (\pm 6% de variation de vitesse de course pour une $\dot{V}O_{2 \text{ max}}$ identique de ~ 70 ml·kg⁻¹·min⁻¹, Figure 9) (Barnes & Kilding, 2015). Ces mêmes auteurs dressent un organigramme

descriptif des facteurs de l'économie de course qui expliquent ces différences interindividuelles (Figure 10). Si la génétique apparaît comme un facteur déterminant, englobant de nombreux aspects (i.e., l'efficacité métabolique, cardiorespiratoire, neuromusculaire et biomécanique), l'entraînement peut influencer quelques-uns de ces facteurs.

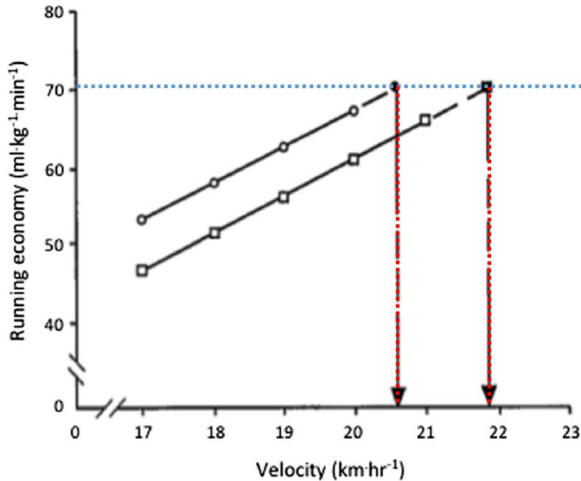


Figure 9 : profils d'économie de course de coureurs avec la même $\dot{V}O_{2max}$ (adapté de Barnes & Kilding, 2015)

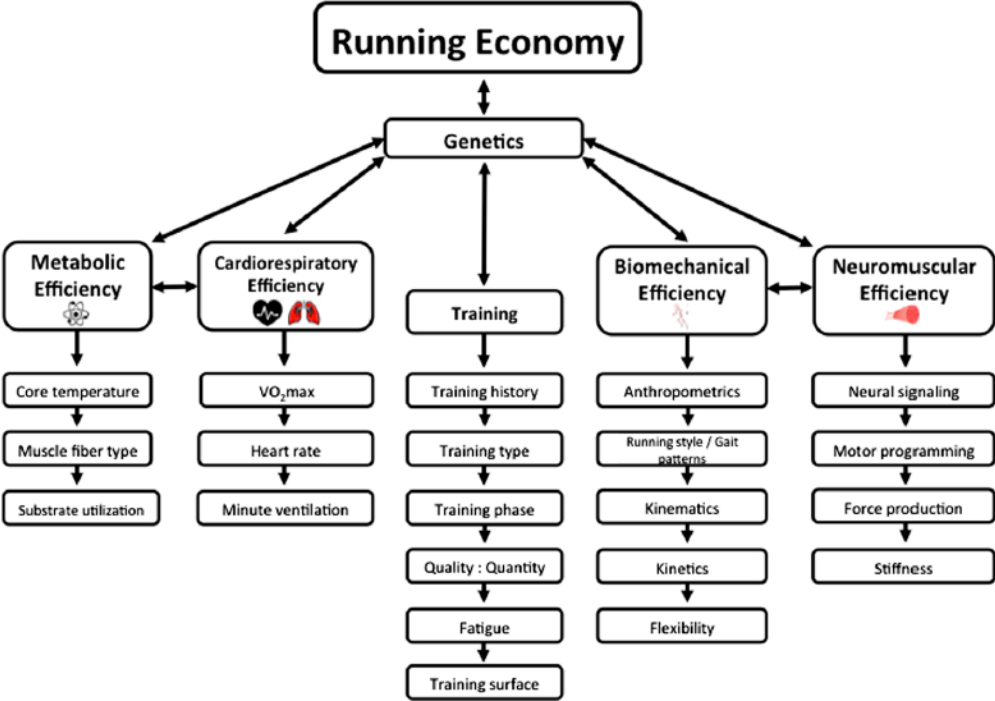


Figure 10 : facteurs affectant l'économie de course (Barnes & Kilding, 2015)

En reprenant la modélisation des facteurs sous-jacents de l'économie de course (Barnes & Kilding, 2015), en lien avec les paramètres cardiorespiratoires, il nous est impératif de détailler successivement l'efficacité métabolique (typologie musculaire, substrats énergétiques utilisés, température corporelle), l'efficacité biomécanique (anthropométrie, cinématique de la foulée, coordination) et l'efficacité neuromusculaire (force musculaire maximale, force endurance, raideur musculotendineuse).

1.4.2. L'efficacité métabolique

1.4.2.1. Les types de fibres musculaires

La notion de rendement est à mettre en relation avec le mécanisme de conversion de l'énergie chimique (ATP) resynthétisée par les métabolismes énergétiques, en énergie mécanique. Ce rendement varie selon la typologie musculaire. La capacité de force musculaire dépend à la fois de la masse musculaire active et de la typologie des fibres qui la compose (I, IIa ou IIx). Ces deux facteurs interagissent de manière réciproque et induisent des consommations énergétiques spécifiques.

1.4.2.2. L'utilisation des substrats énergétiques

A intensité faible à modérée (e.g., ~60% $\dot{V}O_{2max}$), propice à l'état stable de $\dot{V}O_2$ et à l'étude du coût en O_2 de la course, la principale source de carburant fournissant le muscle squelettique est le glucose, dérivé de la néoglucogenèse ou de l'ingestion orale et des acides gras libres libérés par la lipolyse du tissu adipeux. La contribution du foie et du tissu adipeux aux substrats approvisionnant le muscle en contraction durant l'exercice sont largement influencés par les réponses hormonales à l'apparition de l'exercice (adrénaline, noradrénaline, glucagon, insuline, cortisol) (Galbo, 1983). Quand un exercice à intensité constante est prolongé (i.e., > 60 min) l'oxydation

lipidique contribue de manière croissante à l'apport énergétique. Par conséquent, la proportion d'énergie provenant du glycogène musculaire diminue et est remplacée par une augmentation progressive de l'oxydation des acides gras libres dans le plasma (Romijn et al., 1993). Si les triglycérides intramusculaires sont d'abord presque inutilisés, ils sont une source de carburant importante (~25%) lors d'efforts prolongés (i.e., >90 min) pour un exercice modéré et tend à être moins importante pour des intensités inférieures ou supérieures (Romijn et al., 1993). Après l'exercice, les stocks de triglycéride intramusculaire sont réduits de plus de la moitié, principalement dans les fibres de type 1 (van Loon et al., 2003). Lorsqu'on étudie l'économie de course, l'identification des substrats énergétiques, notamment à partir du quotient respiratoire (QR), permet d'exprimer le rendement de course en termes de coût énergétique net :

Équation 13 : expression du coût énergétique net de la course

$$\text{Coût énergétique net} = \frac{\dot{V}O_2 - \dot{V}O_{2\text{ repos}}}{v} \cdot \text{Energie} \frac{\text{kcal}}{\text{L O}_2} \cdot 4,1868$$

Où le *coût énergétique net* est exprimé en $\text{J}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}$, où $\dot{V}O_2$ représente la consommation d' O_2 à l'état stable en $\text{mlO}_2\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$, $\dot{V}O_{2\text{ repos}}$ représente la consommation d' O_2 au repos en $\text{mlO}_2\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ et v représente la vitesse de déplacement en $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ou en $\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$, *Energie* représente l'énergie consommée en kcal par litre d' O_2 (à partir de la table de conversion du QR qui identifie également les pourcentages de CHO et d'acides gras) et 4,1868 la constante de conversion de l'énergie exprimée en kcal en J.

Cette formule de calcul est particulièrement utilisée en courses de trail (Willis et al., 2019) et est plus spécifique à la course en déclivité que des équations de prédiction de la dépense énergétique à partir de la FC ou encore des équations améliorées qui incluent également la vitesse de course ou du tapis (Charlot et al., 2014).

1.4.3. L'efficacité biomécanique

L'efficacité biomécanique est la résultante de paramètres anthropométriques, de cinématique de foulée ou encore de coordination.

Du point de vue anthropométrique, quand on compare les coureurs kenyans élites aux caucasiens, il n'y a pas d'avantage cardiorespiratoire, ni neuromusculaire (i.e., typologie musculaire) au bénéfice des kenyans. Toutefois, le coût en O_2 est plus bas chez les coureurs kenyans et quelques indications permettent de dire que ce serait lié aux dimensions corporelles (Larsen & Sheel, 2015). Chez des caucasiens, le pourcentage de masse grasse corporelle est corrélé avec la performance sur 3 000 m et la taille est corrélée avec l'économie de course mesurée à $15 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ sur tapis roulant (Storen, Helgerud, & Hoff, 2011).

L'amplitude de foulée spontanée est la plus économique en termes de $\dot{V}O_2$ (Morgan & Martin, 1986). Augmenter ou diminuer cette amplitude de 5 ou 10% conduit à une augmentation de la $\dot{V}O_2$ lorsque les athlètes entraînés courent à allure d'entraînement du 10 000 m. De même, toujours avec des athlètes entraînés, en comparant les réponses de $\dot{V}O_2$ entre l'amplitude de course spontanée et des amplitudes changées de $\pm 20\%$, il apparaît clairement que la foulée spontanée est la plus économique (Cavanagh & Williams, 1982).

Un temps de contact au sol réduit est plus économique. En effet, le temps de contact est corrélé avec l'économie de course à SV_2 chez des coureuses élites kenyanes (Mooses et al., 2018). Le coût en O_2 de la course dépend également de la technique gestuelle (coordination intra/inter musculaire et relâchement des groupes musculaires non moteurs).

1.4.4. L'efficacité neuromusculaire

Dans la littérature scientifique, il n'existe pas de consensus autour du rôle de la force musculaire dans la performance des courses d'endurance. En effet, même si une grande raideur musculo-tendineuse est corrélée avec l'économie de course chez des coureurs bien entraînés (Dumke, Pfaffenroth, McBride, & McCauley, 2010), la force musculaire n'est pas forcément un prédicteur de performance chez des coureurs entraînés ou élites (Dellagrana et al., 2015; Storen et al., 2011). C'est pourquoi, l'efficacité neuromusculaire doit être précisée en termes de force musculaire maximale, de force endurance et de raideur musculo-tendineuse.

1.4.4.1. Rôle de la force maximale

La capacité de force musculaire maximale contribue à la poursuite de l'augmentation de la puissance mécanique développée ou de la vitesse de course, alors qu'il peut apparaître un plateau de $\dot{V}O_2$ lors d'un test triangulaire. La force musculaire maximale et $\dot{V}O_{2max}$ apparaissent alors comme deux déterminants importants de $v\dot{V}O_{2max}$, laquelle est considérée comme un excellent indicateur de la capacité à la performance aérobie (Noakes, Myburgh, & Schall, 1990). En course à pied, l'athlète doit soutenir sa masse corporelle dans la locomotion et la capacité de force prend une place toute particulière. Des données expérimentales obtenues sur un tapis roulant intégrant une plateforme de force indiquent que pour un athlète d'une masse de 71 kg et courant à 20 km·h⁻¹, les forces verticales pics atteignent 2 000 N (Borrani et al., 2003). Ce qui équivaut à soutenir une masse de 204 kg durant une fraction de 1/10^{ème} de seconde sur un appui à raison d'environ 3 fois par seconde. A la lumière de ces résultats, la force maximale développée en termes de puissance est considérable. Ainsi, la performance sur 800 m chez des coureurs de niveau international est corrélée avec les forces mesurées lors de squats complets, de squats sautés et de sauts en contre-mouvement (Bachero-Mena et al., 2017). Pourtant, la somme des forces pics horizontale et verticale est négativement corrélée avec l'économie de course et la performance sur 3 000 m chez des coureurs élites (Storen et al., 2011), indiquant que les mouvements verticaux et les forces frénatrices horizontales sont à réduire pour réaliser une bonne performance.

1.4.4.1.1. En isométrique

Le rôle de la force isométrique dans l'économie de course ne fait pas l'unanimité. La contraction maximale volontaire isométrique (IMVC) des extenseurs de genou et des fléchisseurs plantaires à 11 longueurs différentes de l'unité musculotendineuse des extrémités inférieures suggère que les coureurs occasionnels les plus économiques sont ceux qui ont l'IMVC le plus grand. A contrario, l'IMVC mesurée lors d'un squat chez des coureurs entraînés est inversement corrélée avec l'économie de course (Dumke et al., 2010).

L'IMVC n'est pas un paramètre classiquement évalué chez le traileur alors que son rôle comme facteur potentiellement limitant la vitesse de course à plat est bien décrit dans la littérature (Denadai, de Aguiar, de Lima, Greco, & Caputo, 2016) et que l'IMVC des extenseurs et fléchisseurs du genou et de la hanche contribuent à l'amplitude élevée de la foulée (Novacheck, 1998). Pourtant très peu de travaux se sont penchés sur les corrélations existantes entre la force isométrique développée par les membres inférieurs et la performance en course à pied sur tapis roulant incliné (Balducci et al., 2016; Silva, de Lira, Vancini, & Andrade, 2018) ou des terrains vallonnés (Balducci et al., 2017). En courses de montagne, l'IMVC de l'extenseur de la jambe (90°) est significativement corrélée avec la performance réalisée lors d'un ultra-trail (Balducci et al., 2017). Les mêmes auteurs montrent que la perte de force post trail est également significativement corrélée à la performance réalisée : ils déduisent que la performance lors du trail d'Aix-les-Bains (France) de 75 km avec 3 900 m positifs et 3 700 m négatifs pourrait être prédite par l'équation suivante :

Équation 14 : équation de prédiction de la performance au trail d'Aix-les-Bains (Balducci et al., 2017)

$$T = -11.852 \cdot F_{MAS} - 37.195 \cdot MAS - 0.118 \cdot KE_f + 2090.581$$

Où T représente le temps en s, MAS représente la $\dot{V}O_{2max}$ en $m \cdot s^{-1}$, F_{MAS} représente la fraction de 60% de la $\dot{V}O_{2max}$ en % et KE_f représente la force des extenseurs du genou en N.

Les effets spécifiques des actions musculaires excentriques (i.e., course en descente prolongée) versus concentriques (i.e., course en montée prolongée) sont généralement mesurés au niveau de l'extenseur de genou (Giandolini, Vernillo, et al., 2016). La baisse de MVC observée est principalement liée aux dommages mécaniques en course en descente et à la fatigue métabolique en course en montée (Vernillo, Giandolini, et al., 2017).

1.4.4.1.2. En isocinétique

Les différentes stratégies d'optimisation de la performance aérobie et de l'économie de course font la part belle aux méthodes de musculation. Par exemple, avec une population de coureurs occasionnels, la force de l'extenseur de hanche en

isocinétisme (60 et $180^{\circ}\cdot s^{-1}$) est corrélée à l'économie de course à plat (Silva et al., 2018). Bien qu'une corrélation positive n'indique pas une relation de cause à effet, la connaissance d'une association possible entre la force de la hanche et l'économie est à prendre en considération, s'agissant d'optimiser la performance. Les résultats décrits précédemment détonnent avec ceux obtenus par Dellagrana et al. auprès de jeunes coureurs : Le couple de force pic et la puissance musculaire maximale mesurés en isocinétisme à $60^{\circ}\cdot s^{-1}$ et $240^{\circ}\cdot s^{-1}$ ne sont pas de bons prédicteurs de la performance sur 5 000 m (Dellagrana et al., 2015).

Davantage d'études portent sur la fatigue neuromusculaire liée à la course en descente (Giandolini, Vernillo, et al., 2016), mais ne font pas le lien entre les performances et la force maximale en isocinétisme.

1.4.4.2. Rôle de l'endurance de force : résistance à la fatigue

L'endurance de force est la capacité du système neuromusculaire à résister à la fatigue liée aux contractions musculaires répétées lors d'efforts de longue durée. S'agissant de la course à plat, l'endurance de force isocinétique des extenseurs de genou (100 contractions maximales volontaires [MVC] excentriques [EXC] et 100 MVC concentriques [CON] à $90^{\circ}\cdot s^{-1}$) est négativement corrélée avec l'économie de course en termes de $\dot{V}O_2$ à vitesse constante sur tapis roulant chez des athlètes de haut niveau (Westblad, Svedenhag, & Rolf, 1996). Autrement dit, ces mesures isocinétiques d'endurance de force peuvent être des prédicteurs de performance chez ces athlètes. Et l'endurance de force isocinétique des fléchisseurs et extenseurs du genou (20 actions musculaires excentriques à intensité maximale à $180^{\circ}\cdot s^{-1}$) est également inversement corrélée avec la dégradation de l'économie de course chez des coureurs entraînés (Hayes, French, & Thomas, 2011). Autrement dit, l'endurance musculaire excentrique atténue l'augmentation de la fatigue qui se répercute par une augmentation moindre de $\dot{V}O_2$ au cours de l'exercice. S'agissant de la course en déclivité (i.e., combinaison de courses en descente et en montée), les muscles des membres inférieurs fournissent un travail mécanique net supérieur à la course à plat. Cette demande accrue de travail liée à la déclivité est associée à une production de puissance supérieure pour toutes les articulations et particulièrement celle de la

hanche (Vernillo, Brighenti, et al., 2017). L'endurance de force attire l'intérêt de la communauté scientifique, notamment en ce qui concerne la course en descente, caractérisée par une forte contribution d'action musculaire excentrique. A partir de -7% de pente pendant 30 min à 12,7 km·h⁻¹, cette fatigue se développe au niveau des quadriceps parallèlement à un déplacement vertical plus important de la hanche dans la phase d'appui de la course, facilitée par une plus grande flexion dorsale de la cheville plutôt que par une flexion accrue du genou. La diminution de l'atténuation des chocs peut être attribuée à la fatigue du quadriceps mesurée à l'électromyogramme (EMG), en parallèle d'un déplacement vertical augmenté des hanches (Mizrahi, Verbitsky, & Isakov, 2001).

Certains auteurs qui ont spécifiquement cherché à établir la relation entre l'endurance de force (e.g., index de fatigue des membres inférieurs) et une course de trail court ont montré une forte corrélation entre les deux (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018). S'appuyant sur une analyse de régression commune, l'endurance locale (MVC CON et EXC à 60°·s⁻¹) représente de manière unique 49,8% de l'effet total dans la contribution de l'équation de régression prédictive de la performance d'un trail court parmi les trois variables retenues dans ce modèle (i.e., $\dot{V}O_{2max}$, endurance locale et économie de course dans une pente à +10%). L'endurance locale, même si elle partage avec $\dot{V}O_{2max}$ un effet commun de 27% de l'effet total, serait un prédicteur important. Nous ne savons toutefois pas si cette importance est équivalente en course en descente vs montée.

1.4.4.3. *Rôle de la raideur musculo-tendineuse*

Les unités musculo-tendineuses et les aponévroses partagent des propriétés élastiques similaires. Ils n'opposent que très peu de raideur lors des 2 premiers pourcents d'étirement. En augmentant l'étirement, ils deviennent très raides et deviennent presque des élastiques parfaits lors des 5 pourcents suivants d'étirement. Ainsi, les tendons peuvent restituer jusqu'à 90% d'énergie emmagasinée en énergie élastique (Raiteri, 2018). Au-delà, les tendons risquent de rompre. Les tendons, agencés en série avec les muscles, peuvent être considérés comme des « amplificateurs de force » (Roberts & Azizi, 2011). Leur principale utilisation dans la

locomotion est le stockage temporaire de l'énergie potentielle et cinétique perdue dans les pas lors des décélérations et de la restituer sous forme d'énergie élastique lors du prochain pas. Cela permet aux muscles de travailler dans des conditions excentriques favorables à la production de force. Le stockage de l'énergie élastique dans les tendons et les aponévroses peut réduire jusqu'à 50% le coût métabolique de la locomotion (Raiteri, 2018).

La raideur musculo-tendineuse mesurée lors de tests de sauts en contre-mouvement (CMJ) est corrélée avec l'économie de course chez des coureurs entraînés (Dumke et al., 2010).

La raideur musculo-tendineuse peut être évaluée en connaissant le temps de contact au sol, le temps de suspension et la masse corporelle. Un protocole d'évaluation de cette raideur musculo-tendineuse verticale a été validé, dont voici la formule (Lienhard, Schneider, & Maffiuletti, 2013) :

Équation 15 : équation de la raideur musculo-tendineuse verticale (Lienhard et al., 2013)

$$K_{leg} = \frac{M\pi(T_f + T_c)}{T_c^2 \left(\frac{T_f + T_c}{\pi} - \frac{T_c}{4} \right)}$$

Où M représente la masse corporelle en kg, T_c le temps de contact en s, T_f le temps de suspension en s. K est exprimé en N·m⁻¹

D'autres auteurs calculent quant à eux à la fois la raideur musculo-tendineuse et sa composante verticale (Garcia-Pinillos, Latorre-Roman, Ramirez-Campillo, Parraga-Montilla, & Roche-Seruendo, 2018). Ces mêmes auteurs montrent que la raideur musculo-tendineuse est fortement associée avec les paramètres spatiotemporels de la foulée durant la course sur un plan horizontal (i.e., temps de contact réduit). Mais lorsque la déclivité positive augmente (i.e., de 0 à 11%), ce serait davantage la raideur musculo-tendineuse verticale qui serait associée aux paramètres spatiotemporels de la foulée, avec une augmentation du temps de contact et de la fréquence de foulée, accompagné d'une diminution du temps de suspension, de l'amplitude foulée et de l'angle de foulée.

Ajoutons que des mouvements plus complets, incluant plusieurs groupes musculaires et réalisés à des vitesses plus spécifiques, où les angles des articulations et les vitesses d'exécution sont plus proches de ceux de la course ont récemment été

privilegiés et montrent une forte corrélation avec la performance en course à plat (Bachero-Mena et al., 2017; Storen et al., 2011). Cela suggère que des tests de force basés sur la réalisation d'un exercice de type squat ou que des tests dynamiques de raideur musculo-tendineuse seraient prometteurs pour la prédiction de performance en trail.

1.4.4.4. *La coordination et l'agilité*

Davantage que les autres modes de locomotion, la course en descente, du fait d'une fréquence gestuelle élevée combinée à une amplitude de foulée plus importante qu'à plat, requiert une attention accrue de la part du sujet. Pour évaluer la capacité d'un sujet à changer de direction et son agilité (e.g., adaptation aux conditions de trail) quelques tests sembleraient particulièrement pertinents. En effet, puisque les scores des Pro-agility test (Magal, Smith, Dyer, & Hoffman, 2009) et V-cut test (Tous-Fajardo, Gonzalo-Skok, Arjol-Serrano, & Tesch, 2016) sont améliorés par l'entraînement à la course en descente (Toyomura et al., 2018), alors ces aspects mériteraient d'être étudiés pour connaître leur part de prédiction dans la performance, précisément lors de la course en descente.

Point à retenir

L'hétérogénéité de $\dot{V}O_{2max}$ et de la performance chez les coureurs entraînés, fait de $v\dot{V}O_{2max}$ le meilleur prédicteur de la performance en course à pied, car elle intègre à la fois la puissance maximale aérobie et l'économie de course (McLaughlin, Howley, Bassett, Thompson, & Fitzhugh, 2010). L'économie de course inclut précisément l'efficacité métabolique, biomécanique et neuromusculaire.

A ce stade, nous sommes à même de dresser une esquisse synthétique des facteurs physiologiques connus de la performance en course à pied à plat (Figure 11).

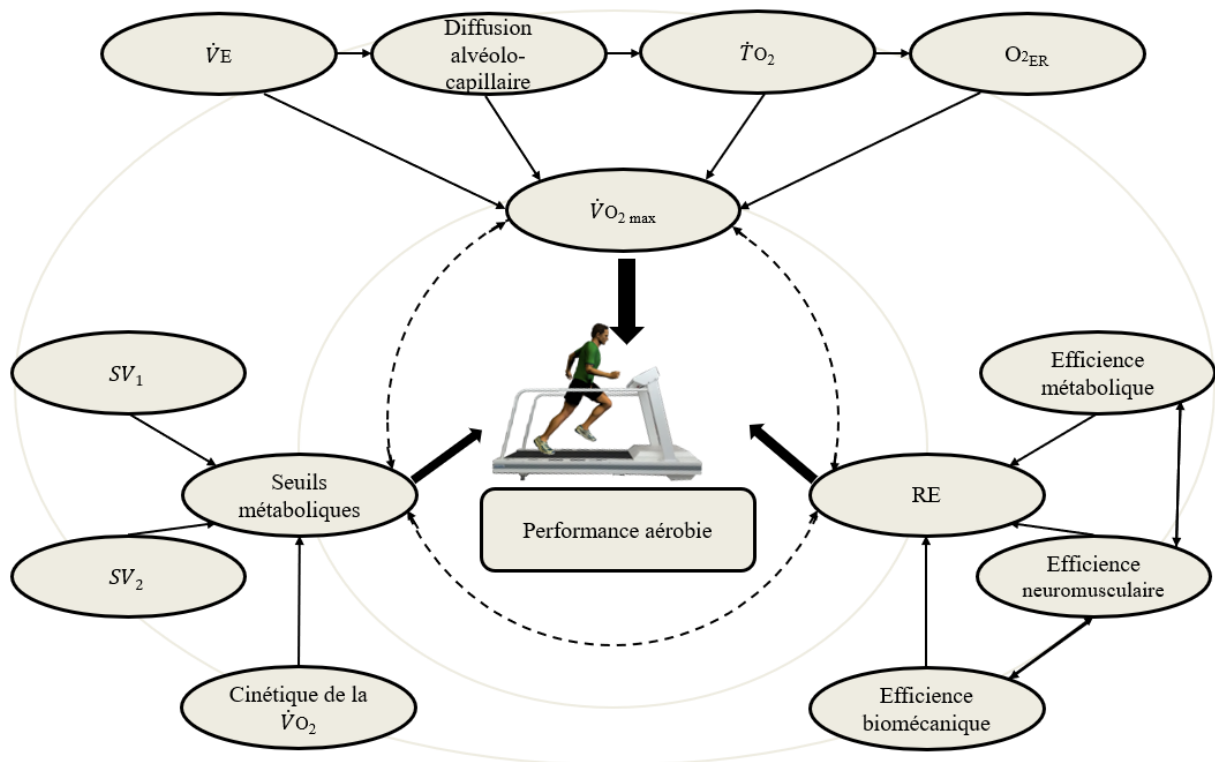


Figure 11 : esquisse des déterminants physiologiques connus de la performance en course à pied à plat. $\dot{V}O_{2max}$ pour consommation maximale d' O_2 en $ml \cdot kg^{-1} \cdot min^{-1}$, \dot{V}_E pour ventilation pulmonaire en $l \cdot min^{-1}$, $\dot{T}O_2$ pour le transport en O_2 $l(O_2) \cdot min^{-1}$, O_{2ER} pour l'extraction d' O_2 en %, SV_1 et SV_2 pour les premier et second seuils ventilatoires et RE pour économie de course $ml(O_2) \cdot kg^{-1} \cdot min^{-1}$.

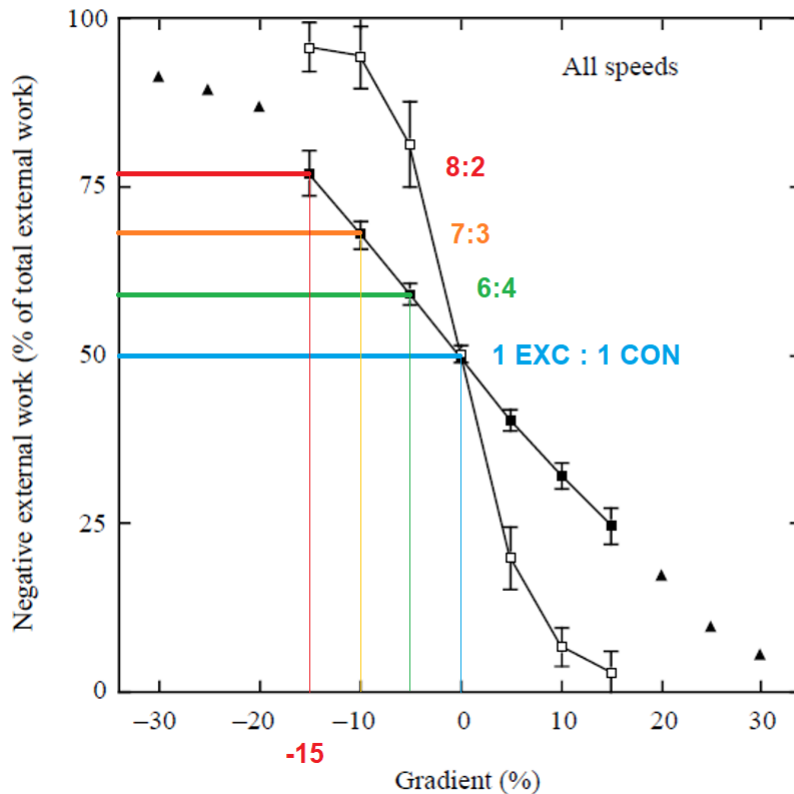
CHAPITRE 2 : REPONSES CARDIORESPIRATOIRES A LA COURSE A PIED EN DESCENTE (i.e., dominante excentrique) OU EN MONTEE (i.e., dominante concentrique) CHEZ L'HOMME

2.1. L'action musculaire excentrique en course à pied en descente

2.1.1. La part de l'action musculaire excentrique en course à pied en descente

S'il est admis que l'ergocycle excentrique sollicite presque exclusivement l'action musculaire excentrique (Martin et al., 2009), la course en descente est également caractérisée par un allongement musculaire lors de l'action musculaire (Lindstedt et al., 2001). La course à pied sur une surface horizontale est caractérisée par des cycles de contraction-étirement des extenseurs des membres inférieurs (Nicol, Avela, & Komi, 2006). La part de travail mécanique négatif (i.e., action musculaire excentrique) et positif (contraction musculaire concentrique) est équilibrée (~1 :1) (Minetti, Ardigo, & Saibene, 1994). De même, en analysant les forces de réaction au sol, à plat (0% de pente), la part de contraction musculaire concentrique et d'action musculaire excentrique est assez bien équilibrée (Figure 12) (Gottschall & Kram, 2005). Tandis que courir en montée et en descente est caractérisé respectivement par des modes d'action musculaire préférentiellement concentrique et excentrique (Abe et al., 2011). Il est bien admis que les muscles des membres inférieurs, notamment les extenseurs du genou s'actionnent de manière prédominante en modalité excentrique durant la marche en descente ou la course en descente pour absorber les chocs de chaque phase d'appui (Lindstedt et al., 2001). Précisons qu'en marche en montée, la contraction musculaire concentrique est prédominante par rapport à l'action musculaire excentrique : une pente positive de +10% conduit à un ratio d'environ 9/1 en faveur du mode concentrique (Minetti et al., 1994).

Mechanics and energetics of gradient running



2

Figure 12 : pourcentage de travail négatif du travail externe en fonction de la pente.

Données de course en noir et de marche en blanc (N=5). Pour les triangles, N=2 (adapté de Minetti et al., 1994).

Et en course en descente à -15%, près de 80% du travail total externe provient d'un travail externe négatif et donc de l'action musculaire excentrique (figure 12) (Minetti et al., 1994). Les résultats de Gottschall et al. sont également sans équivoques sur la part essentiellement excentrique de l'action musculaire en course en descente pour une pente équivalente (Gottschall & Kram, 2005).

Toutefois, cette modalité d'action musculaire excentrique n'est pas exclusive, même si sa part est d'autant plus importante que la pente est négative (Gottschall & Kram, 2005) (Figure 13). Ainsi, il apparaît que les forces horizontales frénatrices, également appelées forces antéropostérieures sont plus importantes à une pente de -15% qu'à des pentes de -10%, -5% et évidemment à plat (0%) ou encore en montée (pentes positives). Selon DeVita et al., une force d'impact supérieure en descente engendrerait probablement une accélération des tissus musculosquelettiques plus importante, nécessitant plus de dissipation d'énergie aussi bien par les muscles que par le talon, les os et les disques spinaux (Devita, Janshen, Rider, Solnik, & Hortobagyi, 2008). En complément, Chen et al. rapportent que leurs prétests ont

montré qu'une pente à -15% conduisait à une plus grande diminution de la contraction musculaire volontaire maximale qu'une pente à -10% (Chen, Nosaka, & Tu, 2007). Ce qui pourrait, selon ces auteurs, être le reflet d'une action musculaire excentrique supérieure.

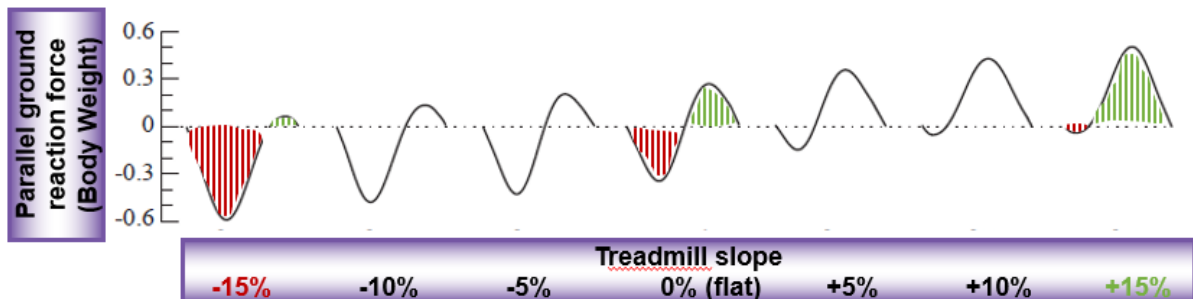


Figure 13 : forces antéro-postérieures de réaction au sol en fonction de la pente du tapis de course (à 11 km·h⁻¹). Plus la pente est négative et plus l'action musculaire excentrique (rouge) liée au freinage est importante par rapport à l'action musculaire concentrique (vert), N=10 (adapté de Gottschall et al, 2005)

La course en descente est donc associée à un impact plus important et une vitesse verticale supérieure lors de la phase d'appui, conduisant à une activation excentrique plus forte des muscles extenseurs des membres inférieurs. Par conséquent, l'énergie élastique potentielle stockée et restituée est également supérieure (Snyder & Farley, 2011). Et un impact plus marqué lors de la phase d'appui accompagné par une exagération de l'activité cyclique d'étirement-raccourcissement pourraient induire des adaptations à la fois physiologiques, neurologiques et mécaniques, augmentant ainsi les capacités de stockage et de restitution de l'énergie.

Point à retenir

La course à plat est caractérisée par un équilibre entre les contractions musculaires concentriques et les actions musculaires excentriques (i.e., ~50/50%). La contribution de la contraction musculaire concentrique augmente avec l'inclinaison croissante de la pente, et inversement, la contribution de l'action musculaire excentrique augmente avec la déclivité croissante de la pente négative. Une pente de ±15% semble exacerber ces modalités excentrique/concentrique. Au-delà, leur part n'augmente plus beaucoup et se fait au détriment de la vitesse de course.

La course en descente est associée à un impact plus important et une vitesse verticale supérieure lors de la phase d'appui, résultant en une action musculaire excentrique plus forte des muscles extenseurs des membres inférieurs.

2.1.2. Les 3 particularités de la course en descente (i.e., action musculaire excentrique)

Même si l'exercice excentrique est historiquement comparé à l'exercice concentrique (Abbott, Bigland, & Ritchie, 1952) et fait l'objet d'un intérêt croissant au niveau de la recherche et de l'application pratique, de nombreuses questions restent encore en suspens (Hoppeler & Herzog, 2014). Que savons-nous aujourd'hui au sujet de l'exercice excentrique ? La réponse peut s'organiser sous forme d'un triptyque : la commande et l'activation, les hautes tensions musculaires et le faible coût en oxygène.

Le premier volet lié à la commande témoigne d'une activation corticale plus intense et plus étendue (Fang, Siemionow, Sahgal, Xiong, & Yue, 2004). L'hypothèse d'une élaboration plus complexe est notamment envisagée. A cela s'ajoute une augmentation de la force à partir d'une unité motrice excentrique.

Le second volet correspond à la manifestation de hautes tensions musculaires. La contraction musculaire de type excentrique se traduit au niveau musculaire par une efficacité accrue avec des conséquences de renforcement. Un gain de force significatif de l'extenseur de jambe a été observé après un entraînement à la course en descente (Toyomura et al., 2018). L'activité neuronale des unités motrices durant les contractions excentriques, mesurée par un EMG intégré, est deux fois moins importante que celle nécessaire pour des contractions concentriques générant la même force. Les preuves sont limitées en faveur d'un recrutement sélectif à haut seuil, d'unités motrices rapides lors d'actions musculaires excentriques, et pour davantage d'activité corticale et de retard durant les mouvements excentriques. Une découverte empirique selon laquelle, durant l'action musculaire excentrique, la tension générée par les muscles augmente d'abord puis reste constante avec une augmentation de la vitesse d'allongement a été expliquée par le modèle du cycle de ponts d'actomyosine (« *cross-bridge cycling* ») (Huxley, 1957). En parallèle, il a été suggéré qu'une deuxième tête de la molécule dimère de myosine pourrait être engagée et pourrait

ainsi être à l'origine de l'augmentation de la force générée. De plus, le rôle du Ca^{2+} activant la protéine titine a également été proposé comme piste d'explication plausible. Retenons, que la force excentrique est toujours supérieure à celle concentrique.

Enfin, le troisième volet de notre triptyque et non le moindre, correspond à un faible coût en O_2 lors d'une course en descente vs montée à même vitesse (Pivarnik & Sherman, 1990) ou d'un travail de pédalage excentrique ($2-3 \text{ mlO}_2 \cdot \text{W}^{-1}$) vs concentrique ($9-10 \text{ mlO}_2 \cdot \text{W}^{-1}$) (Abbott et al., 1952; Asmussen, 1953; Margaria, Cerretelli, Aghemo, & Sassi, 1963). En mode excentrique, le muscle consomme peu d'oxygène et d'ATP (Curtin & Davies, 1973), la force augmente avec la vitesse d'étirement et jusqu'à la longueur optimale du complexe musculo-tendineux. Notons que l'action musculaire excentrique requiert substantiellement moins d'énergie que l'action musculaire concentrique et peut produire des forces supérieures. Sur ergocycle, le coût physiologique du travail négatif est 3,5-6 fois moindre que le travail positif et diminue avec des vitesses angulaires supérieures. Le coût énergétique du travail excentrique à des charges plus élevées est toutefois difficile à évaluer à cause de la coactivation involontaire ou compensatoire de muscles.

L'action musculaire excentrique, bien que présente dans nos gestes quotidiens, peut être sursollicitée lors d'exercices spécifiques (i.e., descente d'escalier, ergocycle excentrique, ergomètre stepper, tapis de course en descente). Cette activation musculaire intense peut alors conduire à des dommages musculaires temporaires qui peuvent être amoindris par différentes stratégies préventives.

2.1.3. L'atténuation des dommages musculaires liés à la course en descente

2.1.3.1. Les dommages inhérents à la course en descente

La pratique inhabituelle de la course en descente peut conduire à des dommages musculaires qui sont symptomatiquement associés à l'apparition retardée des dommages musculaires (DOMS). Le pic apparaît généralement 24 à 72h après l'exercice (Friden, Sjostrom, & Ekblom, 1983). Koller et al. ont étudié sur le terrain les effets d'un exercice intense d'endurance prolongée sur des fragments de la chaîne

lourde de la myosine de plasma et d'autres protéines musculaires (cyclisme vs course à pied) (Koller et al., 1998). Comparativement, en course ou à vélo, les concentrations plasmatiques de créatine kinase (CK) et de protéines de myoglobine (Mb), les fragments de la chaîne lourde de la myosine et les troponines cardiaques ont été mesurés pour diagnostiquer les lésions musculaires squelettiques et cardiaques. Il en a résulté que la libération des protéines musculaires squelettiques est nettement différente entre la course en montée et en descente, avec très peu de preuves pour les dommages musculaires dans les phases de montées. La libération d'enzymes musculaires dans le sang (e.g., CK) est le reflet de véritables microlésions des tissus musculaires (Yu, Carlsson, & Thornell, 2004), chez les ultra-marathonien(ne)s (67 km de distance, dont 30 km de course en descente). En revanche, seules des quantités modestes de dommages des muscles squelettiques ont été trouvées à vélo alpin sur une longue distance (230 km). En conclusion de cette étude, il existe des dommages des fibres lentes des muscles squelettiques après un exercice prolongé d'endurance intense et de courte distance en descente. Ces DOMS affectent essentiellement les lignes Z au niveau des sarcolemmes et se manifestent par des changements structurels retardés et une perte de force des muscles squelettiques impliqués notamment 24h plus tard (Maeo, Ando, Kanehisa, & Kawakami, 2017). Par exemple, une perte de 3% du temps à un test d'effort maximal a été constaté lorsque celui-ci a été réalisé 48h après 30 minutes de course en descente (-12,5% de pente) à 70% de $\dot{V}O_{2max}$ (Christmas, Taylor, Siegler, & Midgley, 2017). Ainsi, il existe un consensus autour d'un pic de dommages musculaires perçus plutôt vers 48h post exercice basés sur l'action musculaire excentrique (Eston, Mickleborough, & Baltzopoulos, 1995) et accompagnés d'une importante raideur musculaire, tendineuse et artérielle, même en l'absence d'intensité ou de durée extrême (Burr, Boulter, & Beck, 2015). Il est toutefois possible de minimiser ces effets délétères.

2.1.3.2. La prévention des DOMS et les moyens d'atténuer les effets délétères

Le muscle squelettique présente une grande plasticité à l'exercice excentrique. En effet, il est bien établi que la répétition de la marche/course en descente permet la mise en place d'adaptations protégeant le muscle vis-à-vis du phénomène des DOMS

(Maeo, Yamamoto, Kanehisa, & Nosaka, 2017). Ainsi, la population de traileurs serait moins exposée à ces effets délétères. Plusieurs stratégies émergent dans la littérature scientifique pour prévenir ces DOMS consécutifs à la course en descente.

D'un point de vue biomécanique, bien que le type de semelle portée (molle vs dure) n'ait pas d'influence sur 30 minutes de descente à 12,2 km/h à -12% de pente (Hardin & Hamill, 2002), les paramètres de la foulée, l'appui et la masse corporelle ont des effets avérés sur la réduction des dommages musculaires en course en descente : en parallèle de l'augmentation de la fatigue, les coureurs ont augmenté leur fréquence de foulée et diminué leur amplitude, ce qui a réduit les impacts au sol. En effet, l'augmentation de fréquence de la foulée réduit les dommages pendant une course en descente (-14,9%) de 9 x 5 minutes à 10,5 km·h⁻¹ (Rowlands, Eston, & Tilzey, 2001). Et cette fréquence s'établit à 108% de la fréquence préférentielle, cela malgré une activité musculaire supérieure liée justement à cette augmentation de fréquence (Sheehan & Gottschall, 2013). De même, de manière anecdotique, Ehrström et al. ont montré une atténuation de la perception des douleurs et une réduction des altérations neuromusculaires périphériques post course en descente par le port de bas de compression à haute pression (Ehrstrom, Gruet, et al., 2018). Le cycle de jambe lors de la foulée est un autre facteur de limitation des DOMS liés à la course en descente. Eviter une pose du pied par le talon et prôner l'action d'un retour actif du pied au sol lors de la phase de suspension réduiraient les actions musculaires excentriques (Kowalski & Li, 2016).

La masse corporelle, ou plutôt l'indice de masse corporelle (IMC) est également un facteur dans l'apparition des dommages post exercice excentrique. La surcharge est un facteur d'augmentation de l'activité électromyographique enregistrée et donc des DOMS liés à la marche ou course en descente (Abe et al., 2011). Inversement, une perte de masse corporelle serait un facteur de limitation des dommages, même si ces pertes devraient rester limitées pour éviter d'autres effets délétères non souhaités.

Du point de vue neuromusculaire, faire précéder la course en descente par des IMVC a également un effet partiellement prophylactique sur les éventuels DOMS (Lima et al., 2018).

Nous savons aujourd'hui que les DOMS peuvent être limités si une période d'habituation est respectée et si celle-ci respecte le critère d'intensité progressive. Cela

a été montré aussi bien chez l'animal (Maruhashi et al., 2007) que chez l'homme sur ergocycle (Laroche et al., 2013). Maeo et al. ont notamment montré que marcher en descente à basse intensité en amont d'un trekking était propédeutique à celui-ci, dans la mesure où des actions musculaires de type excentriques réalisées à basse intensité a priori réduisait les DOMS induits par celles à haute intensité a fortiori (Maeo, Yamamoto, et al., 2017). Une seule séance de familiarisation à la course en descente (-10%) de 12 minutes à 60% $\dot{V}O_{2max}$ ne suffit pas pour protéger l'organisme de dommages musculaires mais suffit pour réduire significativement la perception de douleurs musculaires liées à ce type d'exercice excentrique (Pierrynowski, Tudus, & Pyley, 1987). Concrètement, une séquence de course en descente vs en montée ont précédé la course en descente commune 4 jours après. Ces auteurs concluent à une forte atténuation des dommages perçus en faveur du groupe qui a réalisé la séance unique de course en descente (Figure 14).

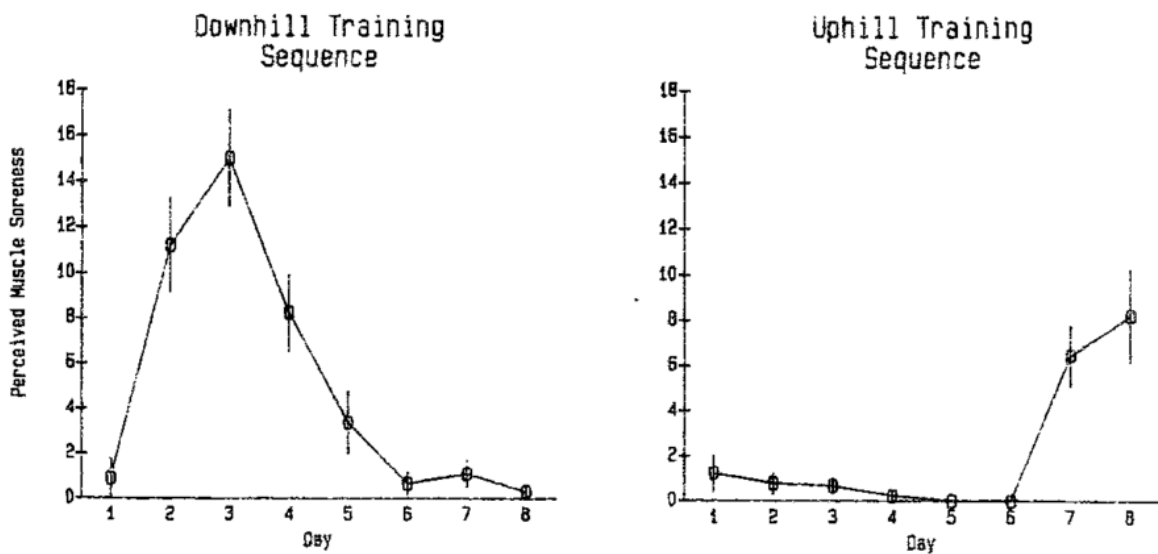


Figure 14 : une séquence aigüe de course en descente prévient des dommages perçus lors d'une nouvelle séquence de course en descente réalisée 4 jours après.

A gauche (séquence aigüe en descente le jour 1), douleur musculaire perçue moindre après la course en descente (jour 5) ; à droite (séquence aigüe en montée le jour 1), douleur musculaire perçue supérieure après la course en descente (jour 5) (Pierrynowski et al., 1987).

Toutefois, les mêmes auteurs montrent que cette familiarisation est insuffisante pour éviter 2-3 jours de perte de force musculaire au niveau du fléchisseur du genou. Ces résultats suggèrent que la sensation d'apparition de dommages musculaires retardée et la perte de force temporaire ont des causes physiologiques différentes. En corolaire, Chen et al. ou encore Westerlind et al. s'accordent à dire qu'une course en descente réalisée de manière aigüe réduit les effets délétères de l'action musculaire excentrique

d'une séquence de course en descente suivante (Chen et al., 2007; Westerlind, Byrnes, & Mazzeo, 1992). Westerlind et al. montrent que la réalisation d'une session isolée de course en descente (-10%) à 50% $\dot{V}O_{2max}$ pendant 45 minutes suffit pour réduire de manière significative la concentration de CK dans le sang lorsque la même session est reconduite 2 semaines après (Westerlind, Byrnes, Harris, & Wilcox, 1994). Ces résultats sont en concordance avec des études précédentes (Byrnes et al., 1985; Westerlind et al., 1992) et confirment la caractère propédeutique d'une sollicitation de type « excentrique » aiguë. Chen et al. ont même montré que lors d'une deuxième course en descente les marqueurs de dommages musculaires (RPE, mais pas en myoglobine plasmatique, ni MVC) étaient atténués outre une diminution des mesures physiologiques ($\dot{V}O_2$, FC, \dot{V}_E , QR, [La]) et biomécaniques (angle des articulations, amplitude et fréquence de foulée) dans l'économie de course (Chen et al., 2007). Retenons qu'une augmentation progressive de l'intensité de la part excentrique et de la durée de ceux-ci doit être respectée pour générer des adaptations structurelles et fonctionnelles tendant à protéger le muscle squelettique en limitant les dommages musculaires liés aux actions musculaires excentriques et en limitant la production de radicaux libres oxygénés générant le stress oxydant (Hoppeler, 2016).

Point à retenir

En résumé, la course en descente, pratiquée de manière inhabituelle, est sujette à des DOMS et doit respecter des délais de récupération supérieurs à la course à plat ou en montée (i.e., 2 à 7 jours selon l'intensité). Il existe toutefois des stratégies préventives qui permettent d'atténuer ces effets délétères, à savoir la familiarisation progressive des sujets. Ainsi, les sujets pratiquants de « trails » ou de courses de montagne seraient naturellement accoutumés à la course en descente.

La familiarisation progressive à la course en descente est bénéfique pour la réduction des effets délétères liés à l'action musculaire excentrique. Ce pouvoir propédeutique est à prendre en compte dans les protocoles expérimentaux.

2.2. Effet de l'intensité de la course en déclivité sur les réponses cardiorespiratoires

L'intensité en course en descente se traduit à la fois par l'intensité métabolique, exprimée en consommation d'oxygène et par l'intensité mécanique en termes de la puissance musculaire requise, intimement liée à la combinaison entre la vitesse de déplacement et la déclivité, elle-même exprimée en degré ou en pourcentage de pente. La combinaison pente/vitesse et l'intensité métabolique sont interdépendantes. La vitesse de locomotion est toujours le quotient d'une distance sur un temps et s'exprime généralement en mètres par seconde ou en kilomètres par heure. Toutefois, deux notions de vitesse émergent dans la littérature de la locomotion en déclivité : la vitesse horizontale (classique) et la vitesse verticale. La vitesse verticale reflète la vitesse ascensionnelle et caractérise mieux la progression en déclivité. Ainsi, les vitesses de marche en déclivité optimale (~25%), c'est-à-dire avec la $\dot{V}O_2$ moindre par rapport à la progression verticale, sont environ 2,3 km.h⁻¹ avec +0,6 km.h⁻¹ vertical en montée et environ 5,4 km.h⁻¹ avec -1,3 km.h⁻¹ vertical en descente. La dépense énergétique verticale est alors de 0,4 et 2,0 ml d'oxygène par kg de masse corporelle et par mètre vertical descendu ou monté (Minetti, 1995).

La compréhension des réponses de l'organisme à la course en déclivité est actuellement limitée. Les connaissances physiologiques comparatives entre la course en descente et en montée sont protocole-dépendantes. Une variation de pente de quelques pourcents suffit pour influencer l'amplitude des réponses cardiorespiratoires (Margaria et al., 1963). Et lorsque l'on compare ces réponses lors de courses sur des pentes négatives versus positives identiques, les résultats varient selon que la comparaison est réalisée à même vitesse ou à intensité métabolique similaire.

2.2.1. A intensité faible à modérée

La consommation d'oxygène de la marche en descente sur plan incliné est moins importante que celle à plat ou en montée (Pivarnik & Sherman, 1990). Toutefois, l'évolution de la consommation d'oxygène n'est pas proportionnelle à l'évolution de la pente à une vitesse de marche de 4 km.h⁻¹ (Figure 15). Ainsi, plus la pente positive

est raide et plus la consommation est élevée. Mais lorsque la pente est négative, la consommation d'oxygène baisse seulement jusqu'à un plateau de consommation d'oxygène entre approximativement -10% et -15%, avant d'augmenter à nouveau dans les pentes négatives plus raides (i.e., >-17%) (Johnson, Benjamin, & Silverman, 2002). A cette allure, selon la courbe de régression, la consommation d'oxygène est approximativement deux fois inférieure en marche en descente par rapport à la montée pour une pente identique.

Équation 16 : prédiction de la $\dot{V}O_2$ en descente à partir de la $\dot{V}O_2$ en montée dans une pente identique à allure de marche (Johnson et al. 2002)

$$\dot{V}O_2 = 0,5 \cdot \dot{V}O_{2 \text{ montée}}$$

La meilleure approximation de la $\dot{V}O_2$ en marchant en surface inclinée est la suivante :

Équation 17 : approximation de la $\dot{V}O_2$ en fonction de l'inclinaison du tapis de marche (allure de 4 km·h⁻¹) (Johnson et al. 2002)

$$\dot{V}O_2 = 0,813 + 0,0361G + 0,000810G^2 + 0,0000302G^3$$

Où G est la pente exprimée en pourcentage de pente.

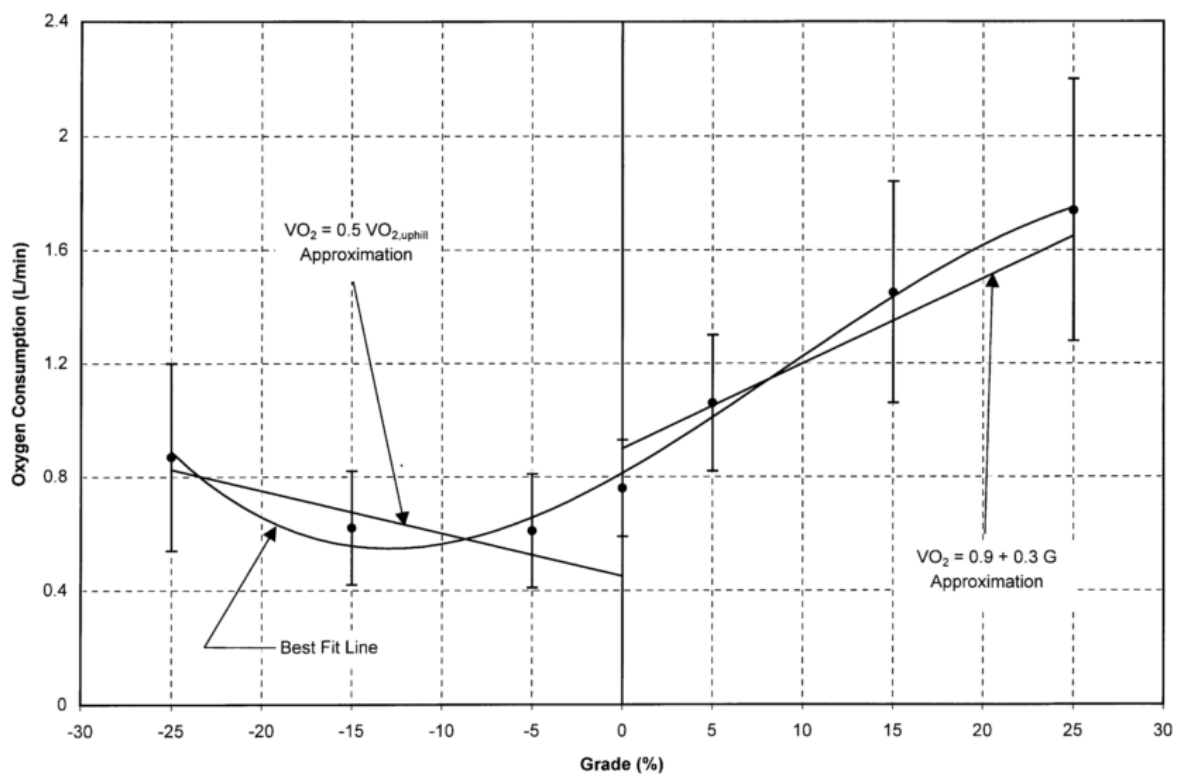


Figure 15 : évolution de la consommation d'oxygène en fonction de la pente à 4 km·h⁻¹ en marchant (Johnson et al., 2002)

Et pour des pentes extrêmes, en marchant (de -45% à +45%) la régression polynomiale du cinquième degré a été proposée (Minetti, Moia, Roi, Susta, & Ferretti, 2002) :

Équation 18 : équation du coût en O₂ de la marche en fonction de la pente (Minetti et al., 2002)

$$Cr = 155,4i^5 - 30,4i^4 - 43,3i^3 + 46,3i^2 + 19,5i + 3,6$$

où i est la pente en %. Selon cette équation, la baisse du Cr n'est plus linéaire au-delà de -20% de pente, où la tendance s'inverse et le Cr augmente. Il ressort de ces études qu'il y aurait un plateau de $\dot{V}O_2$ aux alentours d'un Cr de -20%, qui serait le meilleur coût énergétique de la marche.

Si Margaria et al. estiment que le coût énergétique en termes de $\dot{V}O_2$ est moindre à -9% (Margaria et al., 1963), Wanta et al., quant à eux, estiment qu'il existe un plateau bas de coût énergétique moindre pour des pentes entre -15% et -9% pour une vitesse de 6,3 km/h et entre -15% et -6% pour une vitesse de 5,4 km·h⁻¹ (Wanta, Nagle, & Webb, 1993). Toutefois, pour donner un ordre de grandeur l'écart le plus important de consommation ne dépasse pas 8 ml d'O₂ rapporté à la masse corporelle et par minute de temps. La course sur tapis provoque des réponses métaboliques supérieures à la pratique de la marche et apporte des résultats complémentaires, comme nous avons pu le voir dans les paragraphes précédents. Il semblerait toutefois, suite à une modélisation mathématique, qu'une pente de -12% en marche impliquerait la plus petite dépense énergétique (Wanta et al., 1993).

Du point de vue ventilatoire, il a été montré que la marche en descente (jusqu'à -14%) à 5,6 km·h⁻¹ induisait une \dot{V}_E plus superficielle (Dean & Ross, 1989). La $\dot{V}O_2$ et la \dot{V}_E étaient d'ailleurs trois fois inférieurs par rapport à la montée. Plus précisément en descente, la FR augmentait alors que le V_T était proche de celui constaté au repos, ce qui traduit une \dot{V}_E rapide superficielle.

Du point de vue cardiaque, les résultats sont assez contrastés. Pour certains, à 5,6 km·h⁻¹ dans une pente de 0 à ±14% avec un incrément de ±3,5%, la FC et la pression artérielle systolique diminuent en marche en descente au fur et à mesure que la pente s'accroît, tandis qu'elles augmentent en marche en montée au fur et à mesure de l'augmentation de la pente et de la vitesse de marche (Dean & Ross, 1989). Ces résultats sont toutefois à prendre avec précaution, puisqu'ils proviennent de l'étude d'un seul sujet. Et pour d'autres auteurs, la FC ne varie pas en marche en

descente par rapport au plat, mais augmente en montée (de -10% à + 10%, par incrément de 5%) lorsqu'on marche à 4,8 km·h⁻¹ (Pivarnik & Sherman, 1990). Tandis que Wanta et al. montrent qu'à 6,3 km·h⁻¹, la FC est significativement différente entre - 18% et - 6% (respectivement > 105 bpm vs < 100 bpm) (Wanta et al., 1993). Par conséquent, ces derniers résultats basés sur la marche en descente montrent des écarts certes significatifs du point de vue statistique, mais assez faibles en valeur absolue.

2.2.1.1. La transition marche - course à plat

Mercier et al. ont conçu un protocole dans lequel la vitesse est incrémentée de 1 km·h⁻¹ à une pente donnée pour détecter le moment de transition entre la marche et la course, tout en mesurant la consommation d'oxygène (Mercier et al., 1994). Selon leurs résultats, à plat, des sujets sains passent spontanément de la marche à la course à 7,8 km·h⁻¹. Ce point de transition de locomotion correspond à une $\dot{V}O_2$ de 23,8 ml·min⁻¹·kg⁻¹ et une fréquence cardiaque de 123 bpm. En déclivité, ce point de transition dépend du pourcentage de pente.

2.2.1.2. La transition marche - course en montée

A pente constante en montée, comme à plat, le coût en oxygène de la locomotion suit une progression linéaire en fonction de la vitesse (Davies, Sargeant, & Smith, 1974; Margaria et al., 1963). Et à vitesse constante, le coût en oxygène de la locomotion suit une progression curviligne en fonction de l'augmentation de la pente positive (Minetti et al., 1994). Pour une pente donnée (45%), la marche est plus économique que la course à vitesse faible. Mais à partir de 2,9 km·h⁻¹, la course nécessite moins d'oxygène (Ortiz, Giovanelli, & Kram, 2017).

2.2.1.3. *La transition marche - course en descente*

De même, en descente, la transition marche – course relative à l'efficacité motrice est fonction du degré d'inclinaison du sol et de la vitesse de déplacement. Ainsi, à -25% et -30%, le passage de la marche à la course survient vers à 7,5 km·h⁻¹ (Davies et al., 1974). Dans cette étude, pour une vitesse donnée, la consommation d'oxygène baisse de 0 à -15% puis augmente à nouveau. Ce qui rejoint des résultats plus récents (Minetti et al., 2002). Davies et al. montrent toutefois que si la vitesse est supérieure à 7,5 km·h⁻¹ et que la pente est comprise entre -15 et -35%, alors courir en descente est aussi efficace que de marcher à des vitesses inférieures (Davies et al., 1974). Pourtant, dans des pentes très raides, l'efficacité de la course est 20% supérieure à celle de la marche ou de la course à des pentes plus faibles. Ces données en marche en descente restent toutefois indicatives, car selon les mêmes auteurs, la répétition de l'exercice de marche en descente engendre une baisse de la consommation d'oxygène.

2.2.1.4. *L'effet de la charge additionnelle*

Le coût énergétique de la marche sur plan incliné a également intéressé l'armée, notamment avec une charge additionnelle. Des équations de prédiction de dépense énergétique ont été adaptées à partir de celles existantes (Minetti et al., 2002) pour distinguer la montée et la descente avec des charges additionnelles. Récemment, une étude de Looney et al. reprend les résultats de 95 participants issus de 11 études différentes avec des pentes allant de -40% à +45% et une vitesse pouvant atteindre 7 km·h⁻¹ (Looney et al., 2019). Leurs travaux aboutissent à une nouvelle équation de prédiction de la dépense énergétique de la marche commune à la fois à la montée, au plat et à la descente :

$$EE = 1,44 + 1,94S^{0,43} + 0,24S^4 + 0,34SG(1-1,05^{1-1,1G+32})$$

Où EE représente la dépense énergétique de la marche en W·kg⁻¹, S représente la vitesse en m·s⁻¹, G représente la pente en %.

Ces différentes études ont des applications directes notamment dans l'aide à la décision du choix d'itinéraire dans le secteur militaire.

2.2.1.5. Une contribution spécifique de l'articulation du genou en pente négative

Au regard d'une éventuelle application pratico-médicale de la marche en descente, en l'occurrence dans le cas d'une pose de prothèse, la force appliquée sur les articulations des membres inférieurs (i.e., cheville, genou et hanche) selon la vitesse de marche (3,6 ; 4,5 et 5,4 km·h⁻¹) et également selon la pente (0, ±5%, ±10% et ±15%), Montgomery et al. montrent que marcher à des vitesses plus élevées augmente le travail positif articulaire, marcher en montant une pente plus raide augmente également le travail positif articulaire et augmente un peu le travail négatif articulaire, tandis que la cheville est le principal moteur de ce travail positif (Montgomery & Grabowski, 2018). En revanche, marcher en pente descendante plus raide augmente l'importance du travail négatif articulaire avec peu ou prou d'augmentation du travail positif articulaire et l'articulation du genou est la principale articulation absorbant ce travail négatif. Ces travaux nous éclairent sur les principaux groupes musculaires sollicités et qui pourraient contribuer plus spécifiquement à la locomotion en descente.

Points à retenir

A allure constante de marche, la $\dot{V}O_2$ augmente avec l'augmentation de la pente positive. En descente, la $\dot{V}O_2$ diminue avec l'augmentation de la pente négative jusqu'à environ -10%. En pente négative, la $\dot{V}O_2$ est la plus faible pour des pentes comprises entre approximativement -10 et -15%. Au-delà de -15% de pente, la $\dot{V}O_2$ augmente à nouveau.

La marche en descente est caractérisée par une ventilation plus superficielle. Il n'y a pas de consensus autour de l'évolution de la fréquence cardiaque à même pente (i.e., positive et négative) à même vitesse de marche sur tapis, même si les auteurs

s'accordent à dire que la fréquence cardiaque augmente avec l'inclinaison, qu'elle soit positive ou négative.

Les équations de prédiction de la consommation d'oxygène ou du coût de locomotion en déclivité sont applicables à des vitesses faibles (i.e., marche) ou modérée (i.e., jogging). Il n'existe pas de modèle de prédiction pour des intensités maximales (i.e., proche de $\dot{V}O_{2max}$).

2.2.2. A même vitesse sous-maximale

La course en descente permet d'atteindre des vitesses de course plus importantes quand bien même le besoin métabolique reste très faible. A contrario, la course en montée permet d'atteindre des vitesses de course beaucoup plus faibles, mais engendre un coût énergétique considérable (Minetti et al., 2002). Quand les deux modes de course sont comparés à pente similaire et à même vitesse (donc limitant la comparaison à des vitesses très faibles atteignables en montée), $\dot{V}O_2$ et la FC sont plus basses en course en descente (Pivarnik & Sherman, 1990). La réponse de \dot{V}_E n'est pas explicitement présentée, mais semble également plus faible dans cette condition (Maciejczyk, Wiecek, Szymura, & Szygula, 2013).

2.2.2.1. Au niveau physiologique

La $\dot{V}O_2$ en course en descente à -5% et -10% est plus basse qu'à plat ou en montée à vitesse identique (i.e., 9,6 km·h⁻¹, Figure 16) (Pivarnik & Sherman, 1990).

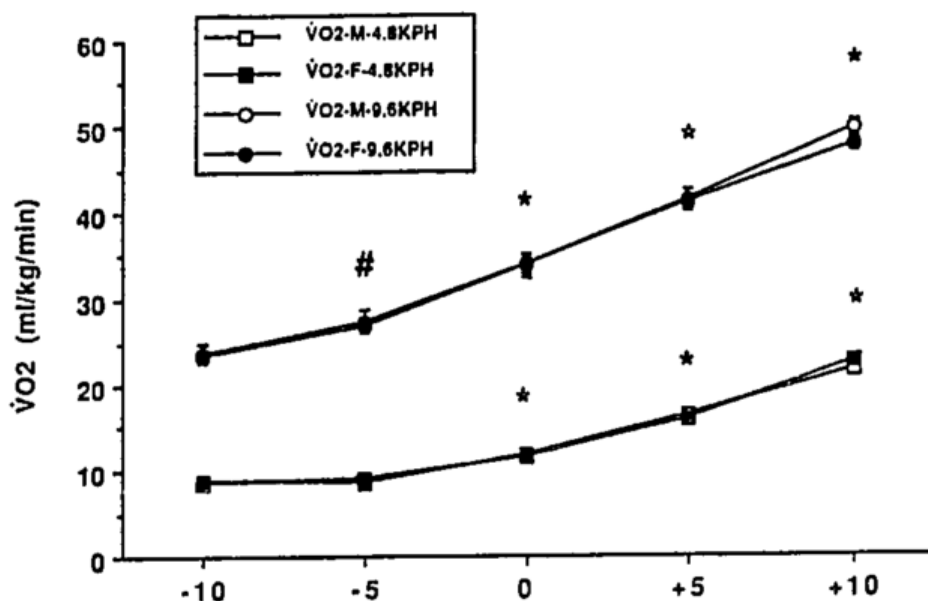


Figure 16 : consommation d'oxygène en fonction de la pente (Pivarnik & Sherman, 1990)

De même, d'autres auteurs confirment que la $\dot{V}O_2$ enregistrée à 9 km·h⁻¹ dans des pentes de ± 8% est significativement plus faible en descente (Gimenez, Arnal, Samozino, Millet, & Morin, 2014). Pour des vitesses comprises entre 8 et 11,8 km·h⁻¹, la $\dot{V}O_2$ est la plus faible à -10,6% de pente chez des sujets sédentaires et par conséquent, -10% serait la pente optimale en termes de rendement (Minetti et al., 1994) ; ces résultats sont toutefois à prendre avec précautions, en raison du petit échantillon (i.e., N ≤ 5 selon les conditions), des temps de course courts (i.e., ≤ 4 min) et des différentes inclinaisons testées lors de la même séance (i.e., de -15% à +15%, avec un incrément de 5%, sans randomisation). Des chercheurs ont tenté d'établir une équation de l'évolution de la $\dot{V}O_2$ en fonction de la déclivité du tapis de course et de la vitesse (Minetti et al., 2002; Robergs, Wagner, & Skemp, 1997). Il n'existe pas de consensus qui se dégage autour d'une équation validée universellement, quelle que soit la vitesse de locomotion et quelle que soit la pente. Pour des pentes modérées, l'équation suivante a par exemple été proposée :

Équation 19 : équation de la consommation d'oxygène en fonction de la vitesse et de la pente (pour les pentes faibles) (Robergs et al., 1997)

$$\dot{V}O_2 = 6,8192 + 0,1313 \cdot v + 1,2367 \cdot \% \text{ de pente}$$

en ml·min⁻¹·kg⁻¹, où v est la vitesse de la course en m·min⁻¹. Cela suggérerait que le coût de la course (Cr) (exprimé ici en $\dot{V}O_2$) est 22% plus faible à -5% comparativement à la course à plat (Robergs et al., 1997).

Notons qu'en descente, une pente optimale au-delà de -10% a été trouvée (Minetti et al., 1994) et le Cr semble être stable entre -10 et -20%. Cette fourchette est cohérente avec la pente en descente (-16%) où l'énergie mécanique nécessaire est moindre dans la littérature (Snyder, Kram, & Gottschall, 2012). En d'autres termes, nous pouvons considérer qu'en choisissant une pente négative de -15%, l'énergie mécanique nécessaire pour la course sera moindre par rapport à des pentes négatives plus ou moins raides. Des études très récentes ont retenu principalement une pente de $\pm 15\%$ (Ehrstrom, Gruet, et al., 2018; Lima et al., 2018), même si l'éventail reste très large et que la majorité des études passées ont été effectuées avec des pentes assez faibles (i.e., $<10\%$).

Nous pouvons ainsi recenser une dizaine d'études portant sur les réponses respiratoires et/ou cardiaques à vitesse équivalente et à même pente en course en montée versus course en descente (Abe et al., 2011; Dean & Ross, 1989; Gimenez et al., 2014; Johnson et al., 2002; Lussiana, Fabre, Hebert-Losier, & Mouro, 2013; Maciejczyk et al., 2013; Malm et al., 2004; Nagle, Webb, & Wanta, 1990; Pivarnik & Sherman, 1990). Un consensus semble se dégager autour d'une demande en O_2 réduite en course en descente par rapport à la course à plat ou en montée. Cette $\dot{V}O_2$ baisse de manière linéaire avec l'augmentation de la pente négative et s'accroît de manière linéaire avec l'augmentation de la pente en montée. Néanmoins, dans des pentes négatives très importantes (i.e., $>15-20\%$), cette $\dot{V}O_2$ augmente à nouveau. Si ces réponses sont bien établies, les réponses du système ventilatoire en termes de \dot{V}_E , de volume courant et de fréquence respiratoire n'ont pas été étudiées. Outre ce manque de connaissances sur la nature d'une éventuelle spécificité de la ventilation selon le pourcentage de pente, nous n'avons également pas de données sur l'évolution de la (a-v) O_2 . Pourtant, cette différence artérioveineuse en O_2 est plus faible lors d'un pédalage excentrique qu'en pédalage concentrique (Dufour et al., 2007).

Du point de vue ventilatoire, à vitesse de course égale en pente identique ($\pm 8\%$), \dot{V}_E est plus faible en descente (i.e., $46 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$) qu'en montée (i.e., $83 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$) (Maciejczyk et al., 2013). La question d'un pattern ventilatoire spécifique à la course en descente (e.g., -15%) mérite d'être posée, puisque les travaux sur le pédalage excentrique en font état (Dufour et al., 2004; Lechaue et al., 2014). Pour une même vitesse donnée en course en descente vs montée, l'hypothèse serait que les sujets

ont une \dot{V}_E plus superficielle en descente : leur V_T serait significativement réduit alors que leur FR serait similaire. Précisons que, du fait de la faible vitesse atteignable en course en montée, les autres paramètres seraient significativement inférieurs (i.e., leur \dot{V}_E , leur $\dot{V}O_2$, leur FC et leur [La]).

Il est maintenant bien admis que l'exercice physique avec une action musculaire de type EXC engendre une réponse cardiaque importante en référence à un exercice à contraction musculaire majoritairement CON pour un stimulus donné. Cela a été démontré chez l'homme sur ergocycle (Dufour et al., 2004) à puissance sous-maximale (FC +17% en action musculaire excentrique par rapport à la modalité concentrique), mais également à puissance maximale : Lipski et al. (Lipski, Abbiss, & Nosaka, 2018) ont montré que la FC pic était atteinte lors de tests incrémentaux maximaux sur ergocycle aussi bien en EXC qu'en CON, alors que la $\dot{V}O_{2max}$ n'était pas atteinte en EXC. Cette spécificité cardiaque à même vitesse et à même $\dot{V}O_2$ reste à démontrer sur tapis roulant. La majeure partie des travaux publiés démontrent une FC spécifique à la course en descente (Maciejczyk et al., 2013). Toutefois, celle-ci n'est pas systématiquement différente pour une course à même vitesse en comparaison à la course en montée.

A intensité modérée, à vitesse identique et constante, il semblerait que la FC soit inférieure en course en descente par rapport à la course en montée. Seules deux études nous renseignent sur la réponse cardiaque à pente identique (i.e., positive et négative) et à vitesse identique, même si cela n'était pas l'objet principal de ces recherches. Lussiana et al. (Lussiana et al., 2013) ont étudié les effets du port de chaussures minimalistes par rapport à des chaussures standards à vitesse constante de $9,7 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ dans des pentes de ± 2 , ± 5 et $\pm 8\%$. Même si ces auteurs ne le relèvent aucunement, nous pouvons lire une FC inférieure en descente dans ces conditions. Nous ne savons toutefois pas si cette différence est statistiquement significative. Pivarnik et al. (Pivarnik & Sherman, 1990) ne signalent non plus pas explicitement de différence significative de FC entre la course en montée à mêmes vitesses constantes (i.e., $4,8 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ et $9,6 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) dans des pentes identiques (i.e., ± 5 et $\pm 10\%$). Nous sommes seulement en mesure d'extrapoler une FC à partir d'une lecture graphique et constatons qu'elle est plus basse en descente, sans savoir si cette différence est significative. Dans ces deux études, les durées d'effort sont courtes (i.e., 5 min) et les données nous permettent seulement d'émettre des hypothèses quant à la réponse

cardiaque dans ces conditions expérimentales. A vitesse égale de course dans des déclivités identiques en descente et en montée, le manque de données ne nous permet pas d'établir un ratio de FC. A la lecture attentive des données annexes des publications, nous pourrions émettre l'hypothèse que la FC est également spécifique en course en descente, mais dans le sens d'une diminution de celle-ci par rapport à la course en montée.

Points à retenir

A intensité modérée constante de course, la $\dot{V}O_2$ augmente avec l'augmentation de la pente positive. En descente, la $\dot{V}O_2$ diminue avec l'augmentation de la pente négative jusqu'à -10%. Puis, il semblerait qu'il y ait un plateau jusqu'à environ -17%. Enfin, dans les pentes plus raides, la $\dot{V}O_2$ augmenterait.

Il n'y a pas de consensus autour d'une équation de prédiction de $\dot{V}O_2$ selon la pente et la vitesse et il n'existe aucun modèle de prédiction pour des intensités maximales (i.e., proche de $\dot{V}O_{2max}$).

Alors que les réponses cardiaques et ventilatoires sont bien établies en pédalage excentrique, ces résultats ne sont pas explicitement publiés en course en descente et peuvent paraître contradictoires.

Une composante lente de $\dot{V}O_2$ apparaît pour les efforts intenses en course en montée avec des pentes $\leq 10\%$. A l'instar de la course à plat, celle-ci est associée à de nombreux facteurs, dont principalement la fatigue métabolique, la baisse d'efficacité et le recrutement d'autres unités motrices (type 2). Cela interroge sur l'éventualité d'une composante lente en course en descente à pente plus importante.

2.2.2.2. *Au niveau neuromusculaire et biomécanique*

Moins d'une dizaine d'études ont comparé les réponses neuromusculaires et/ou biomécaniques de la course en descente par rapport à la montée à même pente et même vitesse (Devita et al., 2008; Gottschall & Kram, 2005; Minetti et al., 2002;

Montgomery & Grabowski, 2018; Padulo, Annino, Migliaccio, D'Ottavio, & Tihanyi, 2012; Snyder & Farley, 2011; Snyder et al., 2012; Telhan et al., 2010).

Au niveau central, en utilisant l'électroencéphalogramme (EEG), Fang et al. ont montré que lors d'un effort sous-maximal similaire, les potentiels corticaux liés au mouvement sont plus importants et apparaissent plus tôt lors d'une action musculaire EXC que lors d'une action musculaire CON (Fang et al., 2004). Tandis que lors d'un effort maximal de 40 contractions musculaires du fléchisseur du coude en excentrique versus concentrique, quand bien même le niveau d'activité musculaire du muscle fléchisseur du coude était inférieur en modalité EXC, les potentiels corticaux liés au mouvement indiquent une activité corticale supérieure à la fois en amplitude et en dimension de zone en modalité EXC (Fang et al., 2004). Les comparaisons détaillées des signaux d'électrodes individuelles suggèrent que les mouvements EXC nécessitent un temps plus long de préparation pour une préparation anticipée et une plus grande amplitude d'activité corticale pour l'exécution tardive de mouvements. Le plus long temps de préparation et la plus grande amplitude d'activation pourraient refléter les activités du système nerveux central liés au risque supérieur de blessure, au mouvement plus complexe et à l'activation d'une unité motrice unique associés aux actions musculaires EXC à effort maximal (Fang et al., 2004). Toutefois, contrairement aux croyances communes, la revue de Duchateau et al. conclut que le recrutement des unités motrices est similaire que l'intensité de la contraction musculaire EXC soit sous-maximale ou maximale, mais que l'activité corticospinale est de nature différente en mode de contraction EXC (Duchateau & Enoka, 2016). La fréquence des signaux est par exemple plus basse durant les actions d'étirement (Duchateau & Enoka, 2016), pour une force de contraction musculaire générée supérieure.

Au niveau périphérique, lors de courses de 0 à $\pm 5\%$ à $11,9 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$, une activité concentrique moindre au niveau du muscle vaste latéral a été observée uniquement lors de la course en descente vs montée (Abe et al., 2011). Le ratio entre l'activité du muscle vaste latéral durant la phase EXC vs la phase CON était significativement plus important en course en descente par rapport à la montée (Abe et al., 2011). En analysant les conséquences d'une course en descente (-7%) de 30 min comparée à une course à plat à $12,7 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ (Mizrahi et al., 2001), les différences de l'activité EMG du muscle droit fémoral ont été significatives seulement à partir de la 15^{ème} min de descente, suggérant un lien avec l'apparition de la fatigue. En course en montée, il

existe un consensus sur l'existence d'une activité EMG supérieure des muscles des membres inférieurs à une vitesse donnée (e.g., jusqu'à 83% pour le grand glutéal et 100% pour le vaste latéral) (Swanson & Caldwell, 2000). Cette activité EMG supérieure est probablement liée à une plus grande production de force, principalement dans la phase de contraction musculaire CON lors de la poussée. Également en course en montée (+10% de pente à 115% de $\dot{V}O_{2\text{ peak}}$), Sloniger et al. ont montré que l'activité EMG des membres inférieurs était 6% supérieure à celle en course à plat (Sloniger, Cureton, Prior, & Evans, 1997b).

Par ailleurs, le couplage locomotion/respiration en course en descente/montée (~8% de pente) (Takano, 1995) est lui aussi spécifique. En course en montée, l'apparition de l'inspiration suivant le coup de pied a été enregistrée durant la phase de sustentation pour 7 sujets sur 9, alors qu'en course en descente, elle a été enregistrée durant la phase de suspension pour tous les sujets. Quant à l'apparition de l'expiration, Takano (Takano, 1995) n'a pas observé de relation significative avec le coup de pied. Ces résultats suggèrent que les contraintes mécaniques de la course à pied sur le système respiratoire affectent la relation entre la locomotion et les cycles respiratoires mais pas le rapport temps d'inspiration/temps total pendant le couplage locomotion/respiration. En corolaire, les réponses cardiorespiratoires sont affectées par la cadence de la foulée (Vincent et al., 2019) et augmenter la fréquence de foulée conduit à davantage d'effort perçu. Jusqu'ici, les patterns respiratoires n'ont pas été étudiés davantage en course en montée ou en descente.

2.2.2.3. Au niveau de la lactatémie et des marqueurs d'inflammation

Naturellement, la course sur plan incliné engendre une variation de vitesse de déplacement inversement à cette inclinaison (Staab, Agnew, & Siconolfi, 1992), mais courir à même vitesse en montée et en descente pourrait avoir des conséquences physiologiques et biochimiques différentes. En effet, la spécificité excentrique de la course en descente n'est plus à démontrer (Lindstedt et al., 2001) et, entre autres, l'apparition de dommages musculaires associés, a des incidences biochimiques. Ainsi, à vitesse constante et dans des pentes de $\pm 8\%$, les indicateurs de la balance acido-

basique ont augmenté en faveur de la modalité concentrique (Maciejczyk et al., 2013) : après l'effort, une augmentation nette des ions hydrogène et de la lactatémie a été relevé, outre une baisse de concentration des ions bicarbonates et une perte des bases tampons. Après l'exercice en descente, des changements significatifs et bénéfiques ont été observés, notamment une augmentation du niveau des bases tampons. Les résultats de l'analyse biochimique ont montré une réduction des ions hydrogènes et une neutralisation complète des déchets acides produits par le métabolisme (H^+ et La^-). Ces auteurs concluent que cette modalité permet une régénération partielle du corps tout en maintenant la même vitesse que dans les autres modalités. Précisons toutefois, que cela correspondait à une intensité faible en descente (i.e., 38% $\dot{V}O_{2max}$).

En comparant deux courses de 5 minutes à même vitesse (i.e., 12,9 km·h⁻¹) avec 6% de pente (montée vs descente), dans les deux cas, la concentration d'haptoglobine augmente et celle de l'hémoglobine plasmatique libre diminue, mais ces différences sont significativement plus marquées en course en descente qu'en montée (Miller, Pate, & Burgess, 1988). Ces auteurs montrent également que la force d'impact en descente est 11% supérieure à celle en montée. Ces divers résultats confortent la théorie selon laquelle le traumatisme mécanique des globules rouges lors de la foulée est une cause majeure de l'hémolyse lors de la course à pied. Quant à l'influence du type d'amorti de chaussures (mou vs moyen vs dur) lors de 30 min de course en descente (pente de -12%) sur les réponses mécaniques et hématologiques, il apparaît que les augmentations des niveaux de choc dans les membres inférieurs, l'hémolyse (Hb, Hct en %, Hb libre dans le plasma) et les dommages musculaires (i.e., CK) sont comparables à celles présentes dans la littérature pour la course à plat (Hardin & Hamill, 2002). Ceci signifierait que les niveaux d'inflammation musculaire sont équivalents. Ces derniers résultats sont toutefois surprenants et détonent des autres résultats publiés, d'autant plus que l'étude ne fait pas mention de période de familiarisation à la course en descente qui aurait pu jouer un rôle propédeutique et expliquer ces niveaux de CK.

2.2.3. A même intensité métabolique sous-maximale

Seules trois études ont étudié les réponses cardiorespiratoires à même intensité métabolique et à même pente (montée versus descente). Ces intensités ont varié entre 60% de $\dot{V}O_{2max}$ (Pokora, Kempa, Chrapusta, & Langfort, 2014) et 70% de $\dot{V}O_{2max}$ (Breiner, Ortiz, & Kram, 2018).

La première étude porte sur des sujets non entraînés ($\dot{V}O_{2max}$ 52 ml·min⁻¹·kg⁻¹) et s'est attachée à évaluer des marqueurs d'inflammation musculaire dans des pentes de 10% (Pokora et al., 2014). L'intensité faible à laquelle ces sujets sont testés pendant 1 h permet de maintenir un état stable des paramètres respiratoires (environ 31,4 ml·min⁻¹·kg⁻¹, soit 60% $\dot{V}O_{2max}$ et une fréquence cardiaque de ~154 bpm).

La seconde étude quant à elle porte sur des sujets entraînés ($\dot{V}O_{2max}$ de 68,2 ml·min⁻¹·kg⁻¹) et les teste à une intensité supérieure (i.e., ~47 ml·min⁻¹·kg⁻¹, soit 70% $\dot{V}O_{2max}$ et une ventilation de ~65 l·min⁻¹) (Breiner et al., 2018). Toutefois, la durée de l'effort est courte (5 minutes) et les pentes comparées ne sont pas exactement comparables (i.e., -5% en descente et +7,5% en montée) et faibles (< 8%). Cette étude conclue sur une forte corrélation d'économie de course entre ces différentes inclinaisons de tapis et le plat, mais ne permet pas de voir les composantes lentes des différentes variables respiratoires et ne relate pas les réponses cardiaques associées.

Ces deux études, avec leurs limites, ne permettent pas de comparer les exercices de course en montée et descente de manière suffisamment précise. Nous manquons de données sur les réponses cardiorespiratoires à pente comparable (montée versus descente) à même intensité métabolique, pour mieux comprendre les adaptations spécifiques de l'organisme à ces différentes modalités.

En course sur tapis roulant, à intensité métabolique équivalente en pente similaire, les résultats sont divergents. Breiner et al. mesurent une \dot{V}_E supérieure en descente (i.e., 68,1 l·min⁻¹ avec -5% de pente) qu'à plat (i.e., 64,6 l·min⁻¹), mais similaire à la montée (i.e., 64,8 l·min⁻¹ avec 7,5% de pente) à $\dot{V}O_2$ équivalente (i.e., ~47 ml·kg⁻¹·min⁻¹) (Breiner et al., 2018), alors que Kolkhorst et al. mesurent une \dot{V}_E supérieure en descente (i.e., ~56 l·min⁻¹ avec -5% de pente) qu'en montée (i.e., ~50 l·min⁻¹ avec 5% de pente) à $\dot{V}O_2$ équivalente (i.e., SV_1 , ~35 ml·kg⁻¹·min⁻¹) et similaire

en descente et en montée à SV_2 (i.e., $\sim 40 \text{ ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$) (Kolkhorst, Mittelstadt, & Dolgener, 1996).

La troisième étude de Kolkhorst et al. a mesuré les réponses cardiorespiratoires et la perception de l'effort à deux concentrations sanguines de lactates (i.e., 2 et 4 $\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$) (Kolkhorst et al., 1996). A 2 $\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$, l'effort perçu (RPE) et la vitesse de course étaient différents dans les 3 pentes (descente, -5% > plat, 0% > montée, +5%), la fréquence cardiaque était supérieure en descente par rapport à la montée et la ventilation en descente était supérieure à celle à plat. A 4 $\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$, seule la vitesse du tapis était différente en fonction de la déclivité. Les conclusions de cette étude menée avec des sujets non entraînés sont pour le moins surprenantes : le degré de RPE est supérieur en course en descente aux alentours de SV_1 , tandis que le RPE serait similaire en montée, à plat ou en descente aux alentours de SV_2 .

Du point de vue de \dot{V}_E , pour une pente donnée, il n'y a pas de consensus entre ces études sur la réponse ventilatoire pour la course en descente versus montée à intensité métabolique équivalente, alors que \dot{V}_E est plus faible en descente lorsque la course est effectuée à vitesse identique. D'autres études doivent être menées pour caractériser les réponses de \dot{V}_E à intensité métabolique et pente équivalentes en « excentrique » versus « concentrique ».

De même, nous ne disposons d'aucune donnée au sujet du \dot{Q}_c . Pourtant, à même intensité métabolique (sous-maximale), le pédalage excentrique sur ergocycle engendre une fréquence cardiaque 17% supérieure au pédalage concentrique et augmente \dot{Q}_c de 27% (Dufour et al., 2004). Eu égard à l'absence de publications sur cette donnée pourtant capitale et à la spécificité de cette réponse sur ergocycle, la spécificité de \dot{Q}_c en course en descente reste à mettre en lumière.

L'activité EMG lors d'efforts « concentrique », « excentrique » et à plat (à 55% de $\dot{V}O_{2\text{max}}$ et à des pentes respectivement de +10,5%, -10,5% et 0%) a montré une activité EMG plus faible en descente au niveau du grand droit fémoral (descente < plat < montée). De même, l'activité EMG du biceps fémoral était inférieure en descente par rapport à la montée. Quant à l'activité EMG du muscle gastrocnémien, elle était différente dans les différentes conditions de pente (plat < descente < montée) (Cai et al., 2010). Ces résultats laissent émerger une activité EMG plus faible en descente par rapport à la montée qui caractérise une action musculaire excentrique prédominante

en descente. Et les résultats de faible activation EMG au niveau du grand droit fémoral sont d'autant plus intéressants lorsqu'on sait que la course en descente vs montée sollicite davantage l'extenseur de genou (Montgomery & Grabowski, 2018).

Rajoutons que la seule étude qui compare à même intensité de course (i.e., 60% $\dot{V}O_{2max}$) des marqueurs biochimiques dans le sang (e.g., CK, IL-6, IL-1 β , TNF α) dans des pentes de $\pm 10\%$ (Pokora et al., 2014) teste l'augmentation de leucocytes et macrophages et la production de cytokines pro inflammatoires incluant IL-1 β et TNF α . Pour le groupe ayant réalisé la course en descente, l'activité CK et IL-6 est supérieure 24-h après. La production de cytokines pro inflammatoires incluant IL-1 β et TNF α n'est pas augmentée par rapport à la course en montée. Pokora et al. concluent que dans ce protocole, la course en descente engendre des dommages musculaires supérieurs, révélés par la présence d'IL-6, mais ne cause pas de réponse inflammatoire systémique majeure (Pokora et al., 2014). Rajoutons qu'il aurait été intéressant de quantifier également un autre marqueur, présent également à la fois dans le sang et dans le muscle, mais de régénération (e.g., TGF β), à différents moments.

2.2.4. A intensité sous-maximale exclusivement en montée

Au niveau physiologique, la $\dot{V}O_2$ augmente de manière exponentielle avec l'augmentation de la pente positive et/ou de la vitesse de locomotion. Mais précisons que dans les cas de pentes extrêmes, le rendement en montée en termes de relation $\dot{V}O_2$ /vitesse d'ascension incite à privilégier la pente importante à la vitesse dans les stratégies de déplacement (Giovanelli, Ortiz, Henninger, & Kram, 2016; Ortiz et al., 2017).

Au niveau biomécanique, une augmentation de la pente positive lors de la course sur tapis implique des adaptations spatiotemporelles (Garcia-Pinillos et al., 2018). Ces modifications de la cinématique seraient des adaptations actives qui compenseraient les effets mécaniques passifs dans le but de minimiser les coûts métaboliques au détriment d'une exposition accrue aux chocs d'impact. Ces variations spatio-temporelles de la foulée en course en montée ne sont pas différentes entre des coureurs entraînés et des sédentaires (Garcia-Pinillos et al., 2018). Les paramètres cinématiques de la foulée sont influencés par le pourcentage de pente, dans le sens

d'une diminution de l'amplitude de foulée, voire de la fréquence et d'une augmentation du temps de contact au sol (Sheehan & Gottschall, 2013; Vernillo, Giandolini, et al., 2017). Notons toutefois que dans cas de pentes extrêmes le pattern de course est abandonné pour celui de la marche. Or, indépendamment de la pente, les réponses cardiorespiratoires sont influencées par le pattern locomoteur (Mercier et al., 1994). Des connaissances empiriques ont montré une transition marche/course préférentielle vers 6-7 km·h⁻¹ dans une pente positive de 15%.

2.2.5. A intensité sous-maximale exclusivement en descente

Du point de vue physiologique, se déplacer en descente à intensité faible à modérée de manière prolongée ne conduit pas à une dérive de la $\dot{V}O_2$. Pourtant, à intensité modérée (i.e., 50% $\dot{V}O_{2max}$, soit ici 28 ml·kg·min⁻¹) sur tapis roulant en descente (pente de -10%) de manière prolongée (i.e., 45 min), on observe une dérive de la $\dot{V}O_2$ qui ne serait pas liée aux éventuels dommages musculaires (Westerlind et al., 1992). Ces résultats sont divergents avec ceux de Sharwood et al. qui n'ont pas observé de différence significative de $\dot{V}O_2$ ni de FC lors de 20 min de course en descente (-10%) ; notons toutefois que cette descente était précédée de 10 min de course à plat à 70% de la vitesse « pic » (Sharwood, Lambert, St Clair Gibson, & Noakes, 2002). Bien que ce ne soit pas l'objet principal de leur étude, nous pouvons toutefois clairement identifier des paramètres cardiorespiratoires moindres sur la section en descente de cette étude (i.e., mode excentrique).

2.2.6. A intensité maximale

Communément, les fonctions cardiorespiratoires sont évaluées à partir d'un test d'effort maximal incrémental jusqu'à épuisement. Dans la littérature spécifique aux courses de trails, des nouveaux tests font leur apparition, principalement en course en montée.

2.2.6.1. *Emergence des tests $\dot{V}O_{2max}$ en course en déclivité*

Les tests incrémentaux maximaux en course à plat (i.e., équilibre entre l'action musculaire excentrique et concentrique) constituent la base pour programmer des intensités personnalisées dans le cadre de l'entraînement en endurance ou encore dans le cadre de la rééducation. De même, ils servent de référence pour la programmation ou la prescription de séances de course en montée et en descente pour les traileurs. Eu égard à la spécificité des courses en montée et en descente, des tests spécifiques pourraient être réalisés. Or, si la recherche s'est essentiellement penchée sur les tests incrémentaux maximaux en montée (i.e., contraction musculaire concentrique dominante), aucune étude n'a, à ce jour, testé l'atteinte des paramètres physiologiques maximaux dans des pentes négatives supérieures à -5% (i.e., action musculaire excentrique dominante) et de surcroît aucune étude n'a comparé l'atteinte des paramètres cardiorespiratoires maximaux en course en montée vs descente (i.e., respectivement mode CON vs EXC) à quelle que pente que ce soit. Pourtant, en comparant le pédalage EXC vs CON lors des tests incrémentaux maximaux, on observe une $\dot{V}O_{2max}$ spécifiquement non atteinte en EXC (Lipski et al., 2018). Par contre, chez l'animal, lors de tests incrémentaux maximaux comparatifs entre la course en descente et en montée, $\dot{V}O_{2max}$ est atteinte à la fois en descente et en montée (Schlagowski et al., 2016). Chez l'homme, à intensité maximale en course en descente versus montée, nous ne possédons aucune donnée comparative. Une de nos études prévoit de combler ce manque de connaissance, pourtant nécessaire à la personnalisation des intensités de course en descente, en créant un test incrémental maximal dans une pente conséquente.

2.2.6.2. *Lactatémie et intensité maximale en course en déclivité*

La lactatémie post exercice est significativement inférieure lorsqu'on compare une course d'une durée d'une minute descente (-5%) vs montée (+8,75%) à une intensité supra maximale (Itoh, Ohkuwa, Yamazaki, & Miyamura, 1996). Cette différence de concentration lors de ces efforts supra maximaux pourrait être due à la

masse musculaire totale mobilisable durant l'exercice et au fait que le pic de lactate sanguin peut être utilisé comme un index de la capacité de travail anaérobie pour des sujets non entraînés dans ces conditions. Quelques autres études corroborent ces résultats. Ainsi, il a été montré que le taux de lactate est plus élevé après une course en montée (5 minutes à +5%) qu'après une course en descente (5 minutes à -5%), quand bien même la vitesse était significativement très supérieure en descente (Staab et al., 1992). L'étude de Liefeldt et al. conforte également ces résultats en montrant que la lactatémie atteinte juste après un test d'effort maximal d'une durée comprise entre 10 et 15 minutes en course en descente (-5%) est également inférieure à celle enregistrée juste après un test similaire à plat (0%) (Liefeldt, Noakes, & Dennis, 1992). De même, la lactatémie post test incrémental maximal en pédalage EXC est plus faible qu'en CON (Lipski et al., 2018). Nous ne savons toutefois pas quel serait le taux de lactate sanguin enregistré après des tests d'efforts maximaux dans des pentes plus importantes qui exacerberaient les actions musculaires EXC et CON (e.g., -15% et +15%).

2.2.6.3. *La consommation maximale d'O₂ sur tapis roulant en pentes positives*

Quelques études qui ont entrepris d'évaluer $\dot{V}O_{2max}$ en mode de contraction musculaire principalement concentrique en course à pied, autrement dit en course en montée (Balducci et al., 2016; Fornasiero et al., 2018; Gibson, Harrison, & Wellicome, 1979; Howley et al., 1995; Paavolainen, Nummela, & Rusko, 2000; Pokan et al., 1995; Scheer, Ramme, Reinsberger, & Heitkamp, 2018; Sloniger, Cureton, Prior, & Evans, 1997a). Sloniger et al. trouvent une $\dot{V}O_{2max}$ supérieure en montée (+10% de pente) par rapport au test à plat (respectivement 2,90 vs 2,82 l·min⁻¹, soit +2,8%) (Sloniger et al., 1997a). En parallèle, l'IRM montre une différence significative d'activation musculaire en montée. Ces auteurs concluent que la $\dot{V}O_{2max}$ supérieure en montée s'expliquerait par le niveau d'activation musculaire supérieur au plat. Même si d'autres études sembleraient tendre vers une $\dot{V}O_{2max}$ atteinte en montée supérieure à celle atteinte à plat (4,267 vs 4,192 l·min⁻¹, soit +1,8%), elles ne sont toutefois pas significativement différentes (Kasch, Wallace, Huhn, Krogh, & Hurl, 1976). Notons que la pente était également incrémentée lors de ce test et que la pente maximale moyenne atteinte était 8,3%. En somme, la majorité des études citées précédemment

concluent sur une différence non significative de $\dot{V}O_{2max}$. Balducci et al. observent des $\dot{V}O_{2max}$ similaires lors de la comparaison des tests incrémentaux maximaux réalisés à plat et dans des pentes positives prononcées (0%, +12,5% et + 25%) avec des coureurs entraînés aux efforts d'endurance en montagne (Balducci et al., 2016). La puissance anaérobie (test intermittent de vitesse de 20 s de course sur tapis incliné à 5% / 100 s de récupération, incrémenté en vitesse) ainsi que la $\dot{V}O_{2max}$ sont des déterminants majeurs aussi bien de la performance réalisée lors de tests incrémentaux à plat qu'en pente positive de 12% (Paavolainen et al., 2000). Trois protocoles différents ont également été comparés en pente positive pour déterminer éventuellement un test plus spécifique aux coureurs en montagne (Scheer, Ramme, et al., 2018). Leurs résultats indiquent une $\dot{V}O_{2max}$ supérieure pour leur test « trail » vs les tests « step » et « ramp » (respectivement 62,5 vs 60,1 et 59,7 ml·kg⁻¹·min⁻¹, soit respectivement +4,0% et +4,7%, Figure 17).

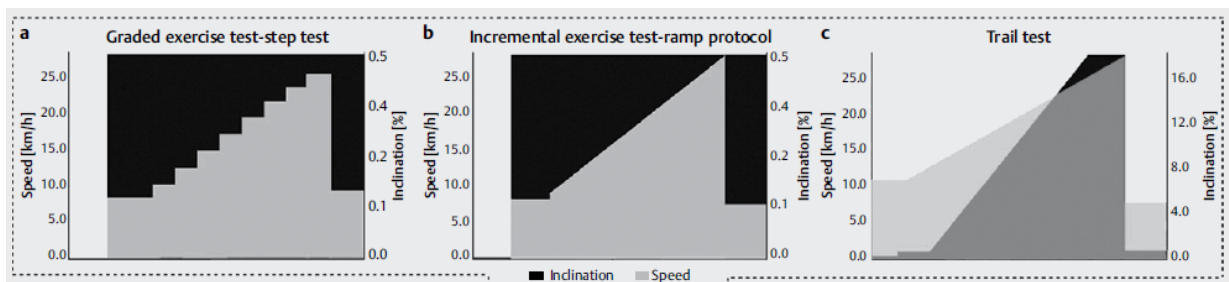


Figure 17 : protocoles de tests $\dot{V}O_{2max}$ pour des traileurs (Scheer et al., 2018)

Notons que le test « trail » se démarquait par un incrément de pente de 1% chaque minute associé à un incrément de vitesse de 0,5 km·h⁻¹ chaque minute. Les deux autres tests ont été réalisés sur une pente constante de +1%. Une autre étude a comparé les $\dot{V}O_{2max}$ lors de 5 tests incrémentaux différents dont les durées moyennes ont été comprises entre 7 min 18 et 25 min 30 et dont certains se sont déroulés avec des incréments de pente positive (i.e., +0,5° toutes les 30 sec et +2° toutes les 2 min). Tous ces tests ont mesuré des $\dot{V}O_{2max}$ similaires, sauf pour un test sans incrément de pente mais avec une longue durée de palier (i.e., 5 min), où $\dot{V}O_{2max}$ était plus basse (Sperlich et al., 2015). Les tests incrémentaux maximaux en pente positive se multiplient et, en général, les $\dot{V}O_{2max}$ atteintes ne sont pas différentes des tests « classiques » réalisés à l'horizontal. Ajoutons que seule la course en montée a été testée spécifiquement pour les traileurs, alors qu'un traileur se déplace généralement autant en montée qu'en descente lors d'une course de montagne.

2.2.6.4. Tentative de test $\dot{V}O_{2max}$ sur tapis roulant en pentes négatives

Les études testant $\dot{V}O_{2max}$ en course en descente sont quasiment inexistantes. La première et pour ainsi dire unique étude de test progressif maximal en course en descente (pente faible équivalente à -5%) conclue que les facteurs physiologiques ($\dot{V}O_2$ et taux de lactate sanguin) ne constituent pas le facteur limitant de ce type d'effort (Liefeldt et al., 1992). La pente négative est ici faible et n'est pas comparée avec un test en montée. Mais la $\dot{V}O_{2max}$ atteinte en pente faible descendante est inférieure à celle atteinte à plat (respectivement 57,8 vs 67,8 ml·kg⁻¹·min⁻¹, soit -15%). Ce test est unique à notre connaissance, même s'il existe un équivalent en action musculaire EXC sur ergocycle (Lipski et al., 2018) qui compare de surcroît les $\dot{V}O_{2max}$ des modalités EXC et CON (respectivement 30,6 vs 43,9 ml·kg⁻¹·min⁻¹ soit -43%). Ces travaux aboutissent aux conclusions suivantes : la $\dot{V}O_{2max}$ n'est pas atteinte en EXC, ce n'est donc pas la $\dot{V}O_2$ qui serait le facteur limitant (Noakes, 1988). Sur tapis de course, une seconde évaluation des sujets sur une pente négative faible de -5% utilise le protocole d'un test incrémental maximal, mais pas jusqu'à épuisement : cette publication ne fournit les données que pour des taux de lactatémie équivalents à 2 et 4 mmol·l⁻¹ (Kolkhorst et al., 1996). Et ces niveaux de lactatémie ne correspondent évidemment pas à ceux à la fin d'un test incrémental maximal. Cette étude compare plutôt les réponses cardiorespiratoires ainsi que l'évaluation de l'intensité de l'effort perçu selon l'échelle de Borg (Borg, 1982) et selon deux niveaux de lactatémie (i.e., 2 et 4 mmol·l⁻¹). Cette dernière conclut que les valeurs de $\dot{V}O_2$ ne diffèrent pas à ces deux intensités métaboliques, entre les 3 pentes testées (i.e., -5%, 0% et +5%), mais ne permet pas de tester $\dot{V}O_{2max}$ en course en descente. Toutefois, ces études ont des protocoles différents. Celle de Liefeldt et al. par exemple, utilise un incrément de 0,5 km/h toutes les 30 secondes, ce qui ne permet pas forcément d'atteindre des états stables aux différentes allures et surestime les valeurs de vitesse pics pour leurs coureurs qui réalisent le 10 km en moins de 33 minutes (Liefeldt et al., 1992).

Cela nous amène à nous interroger sur la possibilité d'atteinte des critères de maximalité (Howley et al., 1995; Midgley, McNaughton, Polman, & Marchant, 2007) en course à pied en descente. Si nous savons notamment aujourd'hui que la durée du test maximal incrémental sur ergocycle devrait être comprise entre 7 et 26 minutes alors que sur tapis roulant pour des pentes inférieures à 15% cette durée devrait être

comprise entre 5 et 26 minutes pour que les résultats obtenus soient valides (Midgley et al., 2008), il n'est toutefois pas certain que les autres critères de maximalité soient atteints lors de tests incrémentaux maximaux de course en pente négative. Chez l'animal, nous savons que $\dot{V}O_{2max}$ est atteint en course en descente dans des pentes raides (Schlagowski et al., 2016), mais qu'en est-il chez l'homme ? Eu égard à ce contexte peu fourni, nous manquons de données sur l'évaluation de la $\dot{V}O_{2max}$ en descente. Or, cette connaissance serait nécessaire pour calibrer l'intensité de séances d'entraînement en descente pour des traileurs. A ces fins, nous ambitionnons de tester des athlètes entraînés aux efforts aérobies dans des pentes trois fois plus raides que celle précédemment testée (i.e., -15% au lieu de -5%), notamment pour accentuer la composante EXC de l'action musculaire (Figure 12) (Minetti et al., 1994) et ainsi passer à une contribution EXC estimée à ~80% du travail externe (vs ~60% pour Minetti et al.), tout en préservant la possibilité de courir à des hautes allures (>25 km·h⁻¹). En accentuant la contribution EXC avec cette inclinaison de tapis optimale de -15%, la $\dot{V}O_2$ va baisser, mais $\dot{V}O_{2max}$ sera-t-elle atteinte ?

Point à retenir

A intensité maximale, aucune étude n'a comparé les réponses cardiorespiratoires en course en montée versus descente, pourtant les mesures obtenues lors d'efforts incrémentaux maximaux en pédalage EXC versus CON montrent une vraie spécificité de ces réponses (i.e., $\dot{V}O_2$, FC, \dot{V}_E).

Le manque de connaissances dans le domaine des réponses physiologiques de la course en descente à intensité maximale nous incite à élaborer un protocole de test d'effort maximal progressif de course en descente. Une pente de -15% engendrerait une composante excentrique forte (i.e., >75%) (Gottschall & Kram, 2005). Toutefois, afin de limiter les DOMS liés à ce type d'effort extrême, une période de familiarisation à la course en descente devrait être respectée. Les prétests nous ont permis de retenir un incrément (e.g., 1,5 km·h⁻¹ toutes les deux minutes). Et un démarrage du test à 13 km·h⁻¹ permet d'avoir un nombre de paliers standard à ce type de tests.

De plus, lors d'un effort de type contre-la-montre en déclivité, l'état de la littérature ne nous renseigne pas sur la capacité à atteindre ou à se rapprocher des valeurs cardiorespiratoires maximales. Les valeurs maximales de $\dot{V}O_2$ associée à la FC atteintes lors de compétitions chez des traileurs sont inconnues.

2.3. L'économie de course en déclivité

La faculté de se déplacer à une vitesse donnée tout en consommant un minimum d'O₂/d'énergie est un signe d'efficacité. Cette économie de course mesurée à plat n'est toutefois pas forcément un indicateur de performance en course de trail (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018). La littérature récente privilégie les mesures d'économie de course en situation de déclivité positive (e.g., +10%) (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018) ou en multipliant les mesures dans différentes conditions de pente (e.g., -3% et +3%) (Scheer, Vieluf, Cramer, Jakobsmeier, & Heitkamp, 2018). Les sujets n'ont pas une dépense d'énergie constante dès lors que les surfaces de déplacement ne sont pas planes, car l'économie de course est intimement liée à l'inclinaison du sol (Figure 18) (Margaria et al., 1963).

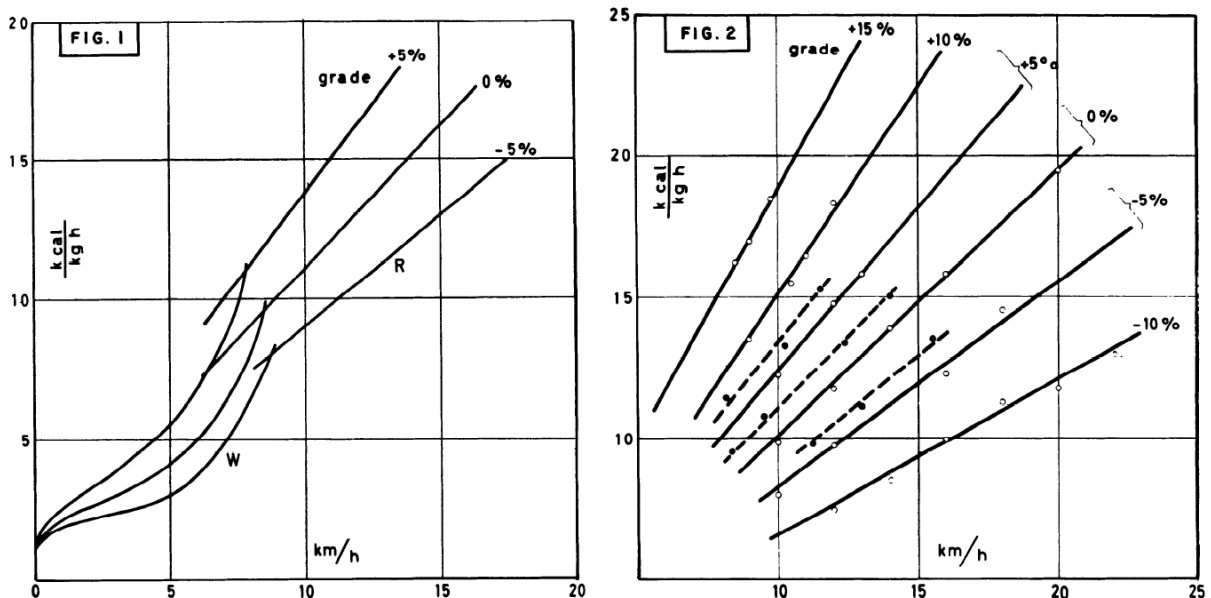


Figure 18 : Dépense énergétique en fonction de la vitesse et de l'inclinaison
Gauche : dépense énergétique (kcal·kg⁻¹) en fonction de la vitesse (km·h⁻¹) en marche (W) et course (R) à différentes inclinaisons de tapis ; droite : dépense énergétique en course en fonction de la vitesse (athlètes en ligne continue vs non athlète en ligne discontinue), d'après Margaria et al., 1963

En locomotion (i.e., marche ou course) sur surface horizontale, il semblerait que le coût énergétique soit proche de 1 kcal par kilomètre et par kg de masse corporelle. En montée, ce coût augmente considérablement, alors qu'il baisse en descente. La contribution des actions musculaires principalement excentriques explique en bonne partie cette baisse de $\dot{V}O_2$. Cette relation n'est toutefois pas linéaire pour les pentes négatives très raides.

En combinant les sections de course à plat, en montée (5%) et en descente (-5%) de manière aléatoire dans le même protocole (Staab et al., 1992), on observe que les coureurs n'ont pas été à même d'avoir une dépense énergétique similaire dans ces différentes sections. Une étude récente démontre l'absence de corrélation entre l'économie de course à plat (respectivement 14 km·h⁻¹ pour les femmes et 16 km·h⁻¹ pour les hommes) et la performance lors d'un contre-la-montre de 3,5 km répété deux fois en montagne avec 3 montées et descentes majeures dans une boucle (243 m de dénivelé cumulé pour une boucle, soit une pente moyenne ~7%) (Bjorklund, Swaren, Born, & Stoggl, 2019). Ces différentes études soulignent la spécificité des courses de côtes par rapport à la course à plat et incitent à mesurer l'économie de course en déclivité. Pourtant, lorsqu'il n'y a pas de sections de descente dans le protocole, des résultats très récents montrent une corrélation entre la $\dot{V}O_2$, le quotient respiratoire et les coûts nets en O₂ et en énergie à plat et en montée (pente de +12%) (Willis et al., 2019). Notons que ces auteurs ont également observé une corrélation entre la course à plat et en montée pour les paramètres cinétiques de $\dot{V}O_2$, à savoir, τ_3 , td_1 pour la composante rapide et d'amplitude (A_3) pour la composante lente. Autant dire que selon les conditions expérimentales, l'économie de course mesurée à plat pourrait aussi être un indicateur de la performance en trail. En effet, l'économie de course est de même un facteur de la performance pour les courses de trails. Plus le coût en O₂ est faible, plus la vitesse peut-être est élevée pour une intensité métabolique donnée. Notamment la $\dot{V}O_2$ à une allure de 12 km·h⁻¹ à plat est corrélée avec la performance de la course de trails courts (< ~30 km de distance et < 800 m de dénivelé cumulé) (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018; Scheer, Janssen, et al., 2018). Des auteurs pointent l'existence d'une corrélation entre le coût énergétique de la course (Cr) à plat à une allure équivalente à 60% de la vitesse maximale aérobie et un ultra marathon en montagne (75 km, < 4 000 m de dénivelé cumulé) (Balducci et al., 2017). Toutefois, ces mêmes auteurs montrent qu'il n'y a pas de corrélation entre la performance de cet ultra marathon et le Cr lors d'une ascension à +10% de pente sur tapis roulant réalisée à 60% de la vitesse maximale aérobie.

Récemment, en se basant sur la différence entre l'économie de course et celle du pédalage sur ergocycle, des auteurs postulent que l'économie de course différencierait selon les conditions de déclivité du terrain (Breiner et al., 2018). Or, leur hypothèse a été réfutée, puisque les corrélations entre les différentes économies de course étaient

très fortes (descente, montée et plat). Dans le cadre de tests incrémentaux maximaux, l'économie de course n'était pas corrélée entre la condition de course à plat et celles de courses en montée (+12,5% et +25%) (Balducci et al., 2016). Par ailleurs cette économie de course est affectée par une épreuve de type ultra-trail. En effet, en s'appuyant sur des mesures pré et post ultra-trail de montagne de 65 km avec ± 1093 m de dénivelé cumulé, l'économie de course baisse après cette épreuve, autrement dit, les coureurs ont une $\dot{V}O_2$ supérieure (Scheer, Vieluf, et al., 2018). Ces résultats suggèrent que l'économie de course se dégrade au cours de ces épreuves très longues. Précisément, cette économie de course s'est dégradée de 10% pour la course en descente et en montée, et 11% à plat. De même, après un marathon « classique », la consommation d' O_2 est supérieure (Kyrolainen et al., 2000). Cela montre qu'après de tels intensités/durées exercice, l'économie de course est affectée négativement, suggérant notamment un lien avec la fatigue musculaire associée à ce type d'effort.

Le coût énergétique de la course en déclivité est généralement mesuré par calorimétrie indirecte (i.e., $\dot{V}O_2$). Du point de vue de la thermorégulation, la température centrale est spécifique à la course en déclivité. En course en descente, la $\dot{V}O_2$ est habituellement inférieure comparativement à la course en montée quand la vitesse est autorégulée (Townshend, Worringham, & Stewart, 2010). A priori, nous pourrions croire que la température centrale est inférieure en course en descente. Pourtant, en course en descente, l'énergie potentielle est convertie en chaleur dans les muscles et la libération totale de chaleur devient supérieure à la production de chaleur métabolique (B. Nielsen, Nielsen, & Petersen, 1972). Ainsi, contrairement au vélo, et même si la vitesse est supérieure comparativement à la course en montée et à plat (i.e., plus haute dissipation de chaleur due à la convection), le stress thermique sera élevé en course en descente avec des conséquences en termes de déshydratation. A même $\dot{V}O_2$ sur ergocycle, le \dot{Q}_c et le débit sanguin musculaire sont identiques pour les modes CON versus EXC. Pourtant, le débit sanguin cutané peut être supérieur durant un travail négatif (B. Nielsen et al., 1972). Ainsi, l'excès de production de chaleur durant le travail négatif demande un transport de sang vers la peau pour dissiper la chaleur. Par conséquent, la taille du corps et la masse grasse sont importants pour le transfert de chaleur et pour la vascularisation cutanée et les réponses sudorimotrices (Cramer & Jay, 2015). D'un point de vue empirique, les

caractéristiques anthropométriques seraient différentes entre les coureurs sur route et les traileurs (G. P. Millet, 2012). En résumé, la course en déclivité engendre une production de chaleur qui peut être supérieure à la course à plat, y compris en ce qui concerne la course en descente, contrairement aux idées reçues. Rajoutons que s'ajoute à cela le réchauffement atmosphérique lié à la descente de la montagne ($+0,6^{\circ}\text{C}\cdot 100\text{ m}^{-1}$). La déshydratation lors de courses en déclivité peut donc être supérieure à la course à plat. Eu égard à ces nombreuses variables, la calorimétrie indirecte est préférée pour évaluer le coût énergétique de la locomotion en déclivité.

Point à retenir

Le coût en O_2 de la locomotion en montée augmente avec l'augmentation de la pente positive, alors qu'il baisse en descente avec l'augmentation de la pente négative (excepté pour les pentes négatives très raides). Les études sur l'économie de course classique foisonnent, mais très peu d'études se sont intéressées à cette économie de course en montée et en descente, pourtant bien spécifique dans ces conditions. A intensité constante ($\sim 47\text{ ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$), les coûts énergétiques de la course en descente (pente de -5%), à plat et en montée (pente de $+7,5\%$) sont corrélés (Breiner et al., 2018). Mais nous ne savons pas aujourd'hui si tel est également le cas dans des conditions de pentes plus raides identiques (e.g., $\pm 15\%$) en montée et en descente.

2.4. Course en déclivité et fatigue associée

2.4.1. Spécificité de la fatigue associée à la course en descente

Les dommages musculaires associés à la course en descente sont liés à l'action musculaire EXC décrite précédemment et génèrent une fatigue dite de « basse fréquence » (Giandolini, Vernillo, et al., 2016). Cette fatigue d'origine périphérique est généralement évaluée par stimulations électriques et est caractérisée par une diminution du ratio entre la force induite par une stimulation à basse fréquence (e.g., 10-20 Hz) et une force induite par une stimulation à haute fréquence (e.g., 50-100 Hz) (D. A. Jones, 1996). Le couplage excitation-contraction est alors altéré (C. A. Hill,

Thompson, Ruell, Thom, & White, 2001). La course en descente (i.e., action musculaire EXC) pourrait impliquer un découplage à l'interface du tubule T et du réticulum sarcoplasmique, conduisant à une réduction du Ca^{2+} lâché par le réticulum sarcoplasmique (Ingalls, Warren, Williams, Ward, & Armstrong, 1998). Une course en descente (-20% de pente) de 30 min à $10 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ induit ~2,5% de fatigue centrale et ~12,5% de diminution du ratio entre la force induite à 20 Hz et 80 Hz. Les facteurs à la fois centraux et périphériques ont contribué à ~15% de diminution de la l'IMVC au niveau de l'extenseur du genou (Martin, Millet, Martin, Deley, & Lattier, 2004). Ces auteurs ont donc montré qu'une course en descente de 30 min induit une fatigue à la fois centrale (diminution de l'activation maximale volontaire) et périphérique.

Après un contre-la-montre de 34 ± 6 min pour 6,5 km avec 1264 m de dénivellé négatif, on observe une perte de l'IMVC de 19% de l'extenseur du genou et de 25% du fléchisseur plantaire, et une fatigue de basse fréquence des extenseurs du genou. Et cette perte de force, bien qu'amoindrie, a persisté 2 jours après cette descente (Giandolini, Horvais, et al., 2016). Pourtant, après les 15 premières minutes d'une course en descente comparée à une course à plat, l'activité EMG du droit fémoral tendait à être supérieure mais pas significativement (Mizrahi et al., 2001), suggérant une plus grande sollicitation des extenseurs de genou dans la dissipation d'énergie en descente (Buczek & Cavanagh, 1990), probablement lié à une activité musculaire excentrique supérieure ; une hypothèse explicative serait liée aux dommages au niveau des stries Z avec une diminution de l'activation volontaire maximale centrale en rapport avec l'activation des voies afférentes III et IV. Récemment, Garnier et al. ont montré qu'à même intensité modérée (75% de la FC de réserve, soit $10,4 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$), la course en descente (pente de -15%) durant 45 min induit une plus grande fatigue associée à un effort perçu plus important et des courbatures supérieures qu'en course en montée (même pente, mais $4,3 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) : le ratio des stimulations doublées à 10 et 100Hz était uniquement réduit en descente (Garnier, Lepers, Dubau, Pageaux, & Paizis, 2018).

Cette fatigue spécifique à la course en descente peut se caractériser par une augmentation de 10% de la $\dot{V}\text{O}_2$ et une diminution de 23% de l'activité musculaire des membres inférieurs (après 40 minutes de course à $13,8 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) en descente à -10% de pente (Dick & Cavanagh, 1987).

Au niveau des paramètres spatio-temporels de la foulée, il n'y a pas de relation clairement établie entre les variables biomécaniques et le coût énergétique de la course (Kyrolainen et al., 2000). Néanmoins, une dérive de la fréquence de foulée (de -15 à +15 cm) induit une augmentation du coût énergétique de la course en descente (Snyder & Farley, 2011). Ces travaux suggèrent que le fait de quitter une fréquence ou une amplitude de foulée préférentielle implique une altération de l'économie de course. Notons que le lien entre cette altération et les dommages musculaires ont été questionnés (Westerlind et al., 1994).

2.4.2. Spécificités de la fatigue associée à la course en montée vs descente

La course en montée induit une fatigue périphérique importante (e.g., modification des propriétés contractiles du muscle) elle aussi attestée par une fatigue de basse fréquence (Lattier, Millet, Martin, & Martin, 2004). Un protocole d'exercice intermittent à haute intensité de courses en montée (pente de 18%) à 120% de la vitesse maximale aérobie engendre ~7% de diminution de l'IMVC (Lattier et al., 2004). Pourtant, l'origine de la dégradation du couple excitation-contraction est probablement très différente de la fatigue à basse fréquence en course en descente/exercice d'actions musculaires excentriques (Giandolini, Vernillo, et al., 2016).

2.5. Facteurs de la performance en course en descente vs montée

Une meilleure compréhension de l'effet de la pente sur $\dot{V}O_{2max}$ et $v\dot{V}O_{2max}$ nécessite de s'interroger sur ses facteurs limitants. A notre connaissance, aucune étude ne s'est attachée à identifier les facteurs de la performance en montée et descente séparément. Les facteurs de la performance en course de montagne ont été associés soit à un parcours qui répète portions descendantes et montantes sur terrain (Born, Stoggl, Swaren, & Bjorklund, 2016; Townshend et al., 2010), soit à des courses de montagne (Balducci et al., 2017; Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018; Fornasiero et al., 2018). Balducci et al. décrivent 60% de $v\dot{V}O_{2max}$ comme le meilleur prédicteur de la performance d'une course en montagne (i.e., 75 km avec environ ± 3900 m de dénivelé cumulé, soit une pente de 5,2% en moyenne) (Balducci et al., 2017). Tandis

que Fornasiero et al. décrivent les prédicteurs de la performance d'un ultra-marathon de montagne (i.e., 65 km avec ± 4000 m de dénivelé cumulé, soit 6,2% de pente moyenne) comme étant $\dot{V}O_{2max}$ et la $v\dot{V}O_{2max}$ mesurée lors d'un test incrémental maximal combinant des incréments de vitesse et de pente positive (Fornasiero et al., 2018). Ces variables n'ont, selon ces auteurs, expliqué que 59% de la performance, mettant en exergue le caractère multifactoriel de la performance d'un ultra-marathon en montagne. Très récemment, Björklund et al., lors d'une répétition de deux contre-la-montre de 3,5-km en montagne répété deux fois (243 m de dénivelé cumulé, soit $\sim 7\%$ de pente moyenne), ont montré que la performance des coureurs entraînés était corrélée avec leur $\dot{V}O_{2max}$, leur économie de course en montée (Bjorklund et al., 2019). En fait, une analyse distincte des facteurs de la performance en montée vs descente mériterait d'être conduite, car Kerhervé et al. montrent qu'il existe des différences significatives de vitesse selon que la pente soit négative ou positive lors d'un ultra marathon de montagne (i.e., 173 km, ± 3000 m de dénivelé cumulé, soit 1,7% de pente moyenne), allant du simple au quadruple (i.e., 12 vs 3 $km \cdot h^{-1}$) (Kerherve, Millet, & Solomon, 2015). Quels sont les prédicteurs physiologiques inhérents à la performance selon que la pente soit négative ou positive ?

En montée, $\dot{V}O_{2max}$ est classiquement décrite comme étant principalement limitée par l'apport d' O_2 vers les muscles actifs et donc par des mécanismes centraux tels que le débit cardiaque, le débit sanguin musculaire et la concentration du sang artériel en hémoglobine (di Prampero, 2003). Il est suggéré que $v\dot{V}O_{2max}$ en montée est donc principalement déterminée par l'efficacité de la fonction cardiorespiratoire des athlètes, avant leur potentiel de force musculaire (Balducci et al., 2016). En descente, un potentiel de force musculaire élevé pourrait devenir un prérequis permettant aux athlètes d'atteindre de hautes vitesses de course et donc de hautes valeurs de $\dot{V}O_{2max}$. La relation entre force musculaire des membres inférieurs et $\dot{V}O_{2max}/v\dot{V}O_{2max}$ n'a jamais été explorée à ce jour.

2.5.1. Rôle de la force musculaire et de la raideur musculo-tendineuse

La force musculaire n'est pas un paramètre classiquement évalué chez le traileur alors que son rôle comme facteur potentiellement limitant la vitesse de course à plat est bien décrit dans la littérature (Denadai et al., 2016). Dans quelle mesure la force des muscles extenseurs des membres inférieurs est corrélée à $v\dot{V}O_2\text{max}$ en montée et en descente reste inconnue à ce jour. Ces informations sont essentielles pour mettre au point les programmes d'entraînement à base de course en descente et en montée, ouvrant de belles perspectives d'application dans l'optimisation de la capacité à l'exercice du traileur.

La course en descente est une action musculaire pliométrique, puisque les muscles sollicités (i.e. notamment gastrocnémiens et soléaire) subissent une phase excentrique suivie d'une phase concentrique. L'étirement de ces muscles génère un réflexe myotatique. L'aponévrose s'étire également. Garcia-Pinillos et al. ont réalisé une régression linéaire qui a mis en évidence un lien entre la raideur musculo tendineuse et les paramètres cinématiques de la foulée à différents degrés de pente : la composante verticale de la raideur musculo tendineuse était associée au temps de contact, au temps de vol, à la fréquence des appuis, à l'angle de la foulée, mais pas à l'amplitude de la foulée (Garcia-Pinillos et al., 2018). Quant à la raideur musculo tendineuse des membres inférieurs, seul le temps de contact au sol y était significativement corrélé.

Cependant, les travaux de Björklund et al. suggèrent que la force requise lors de la course en section descendante est différente de celle en section montante (Bjorklund et al., 2019). En effet, ces auteurs montrent que les forces pics enregistrées grâce à des capteurs dans la semelle sont plus importantes en descente vs montée (i.e., 1106 vs 959 N), alors que les valeurs d'impulsion sont supérieures en montée vs descente (248 vs 175 N), ces dernières étant corrélées avec le temps de contact au sol.

Ces différents résultats nous incitent à penser que la force musculaire pourrait jouer un rôle majeur dans la performance de la course en descente. Les hypothèses explicatives de cette force accrue en course en descente reposeraient sur des mécanismes de ponts actine-myosine, la non uniformité de la longueur des

sarcomères et demi-sarcomères et la participation d'éléments structurels lors de la course en descente. Une explication plausible suggère que le gain de force résulte de l'interaction entre un élément élastique dans les sarcomères du muscle qui est impliqué lors de l'activation, et les ponts actine-myosine qui interagissent avec les éléments élastiques pour réguler leur longueur et leur raideur. La protéine titine jouerait un rôle dans l'augmentation de la force résiduelle. Le filament enroulé suggère des mécanismes moléculaires à la fois avec l'entrée d'ions Ca^{2+} et les ponts entre les têtes de myosine et les filaments d'actine avec la titine avec ce type de contraction musculaire. Ces hypothèses suggèrent qu'une région de la titine se lie à l'actine sous l'influx de Ca^{2+} , et qu'une autre région de la titine s'enroule sur les filaments fins lors de la contraction musculaire. Cet enroulement ajouterait une rotation au mouvement de translation de l'action de la tête de myosine sur le filament d'actine (Nishikawa, 2016).

2.5.2. Rôle des paramètres spatio-temporels

La force musculaire des membres inférieurs peut influencer les paramètres cinématiques de la foulée (amplitude, fréquence, temps en suspension, temps de contact au sol). De plus, la vitesse de course et la pente sont des facteurs modulant également l'amplitude et la fréquence de la foulée (Gimenez et al., 2014). Chez les coureurs bien entraînés ces paramètres de la foulée sont optimisés par rapport aux coureurs moins expérimentés (Padulo, Annino, Migliaccio, et al., 2012). Lors de contre-la-montre de 3,5-km en montagne (Bjorklund et al., 2019), il a été montré que la fréquence de foulée était très variable avec une fréquence plus basse dans les sections de montée et une fréquence presque doublée dans les sections de descente. De plus, la fréquence de foulée était inversement corrélée avec le temps de contact au sol, particulièrement durant les montées. Ahamed et al. ont par ailleurs démontré que le freinage était la variable la plus importante dans leur modèle de classification, mais que chaque coureur utilise des stratégies différentes dans les différentes conditions de pentes et la hiérarchie des variables était propre à chaque coureur (Ahamed et al., 2019).

En termes de gain de performance, basé sur des considérations essentiellement biomécaniques, Bjorklund et al. propose que les coureurs de trail peu expérimentés en la matière devraient améliorer leur capacité à courir en descente, alors que les coureurs expérimentés devraient améliorer leur capacité de course dans la montée (Bjorklund et al., 2019). Ces données nous poussent à explorer les variations des paramètres cinématiques de la foulée chez le traileur bien entraîné, à des combinaisons de pentes et de vitesses de course non explorées jusqu'à présent.

2.5.3. Rôle de la coordination et de l'anthropométrie

En course en descente, d'autres facteurs de la performance devraient être considérés, telles la vélocité, la vitesse et la coordination. En effet, la course en descente se caractérise souvent par une survitesse qui peut solliciter un nouveau pattern moteur. De plus, les irrégularités de terrain, propres aux courses de trail, impliquent à la fois un haut niveau de vigilance, une qualité d'appui et une coordination accrue.

L'anthropométrie est un facteur non négligeable de la performance lorsqu'il s'agit de se déplacer sur une surface inclinée. Les forces gravitationnelles sont directement liées au type de pente (Gottschall & Kram, 2005) et sont proportionnelles à la masse du sujet selon la loi universelle de la gravitation. Quant à l'athlète expert en courses de montagne, il n'y a pas de consensus sur le caractère prédictif de l'anthropométrie sur la performance d'une course de montagne. Ainsi, Fornasiero et al. montrent un lien non significatif entre la masse corporelle, l'IMC et la masse grasse avec la performance d'un ultra-marathon en montagne (Fornasiero et al., 2018). Quant à savoir si ces paramètres anthropométriques étaient corrélés avec la course en descente ou en montée considérées isolément, cette question reste en suspens. Cependant, très récemment, Björklund et al. ont montré que la performance lors d'une répétition de deux contre-la-montre de 3,5 km sur terrain vallonné corrélait positivement avec la masse maigre et négativement avec le pourcentage de masse grasse de coureurs entraînés (Bjorklund et al., 2019). Toutefois cette étude ne s'est pas attachée à mesurer les échanges gazeux durant les contre-la-montre qui combinaient des montées et des descentes. Quant à savoir si ces indicateurs de la

performance étaient ou non corrélés uniquement à la montée ou à la descente n'a pas été investi jusqu'ici.

Point à retenir

Si les facteurs généraux de la course en déclivité ont été esquissés, notamment via les courses de trail, nous n'avons aujourd'hui aucune donnée relative aux facteurs de la performance propres à la course en descente ou en montée. Or, les spécificités cardiorespiratoires et mécaniques inhérentes à ces deux modalités nous poussent à croire que les facteurs associés sont différents. De plus, si certains facteurs devaient être partagés, leur contribution pourrait également être spécifique.

A ce stade, nous ne pouvons qu'esquisser un schéma hypothétique des facteurs de la performance de la course sur un plan incliné :

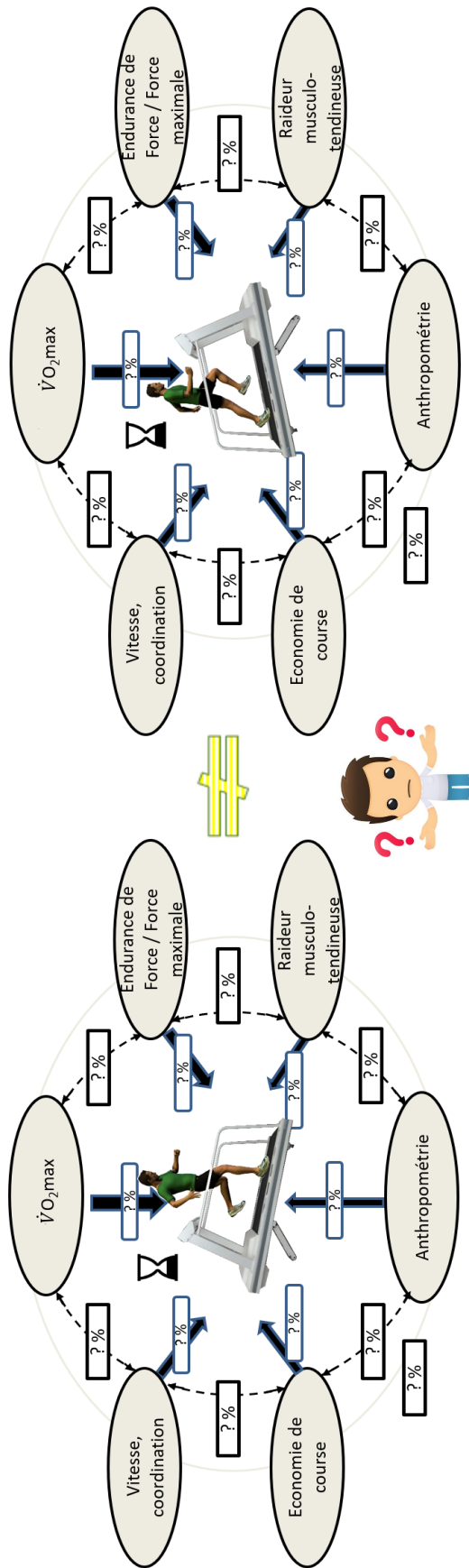


Figure 19 : esquisse de schéma hypothétique des facteurs physiologiques de la performance en course de descente versus montée

OBJECTIFS SCIENTIFIQUES

L'objectif scientifique global de cette thèse est double : i) comparer les réponses cardiorespiratoires et neuromusculaires ainsi que les paramètres cinématiques de la course en montée versus descente pour en dégager les spécificités respectives et ii) identifier les facteurs de la performance en course en montée versus descente.

Au cours de ce travail de thèse, nos objectifs ont été poursuivis au cours de trois études menées chez le traileur entraîné :

- Etude 1 : l'objectif principal de cette étude vise à déterminer les réponses cardiorespiratoires lors de courses d'intensité sous maximale en descente vs montée à même vitesse et pente importante ($\pm 15\%$).
- Etude 2 : cette étude poursuit un double objectif :
 - o Partie A : déterminer les réponses cardiorespiratoires et les paramètres cinématiques de la foulée lors de tests maximaux progressifs en descente vs montée avec pente importante ($\pm 15\%$).
 - o Partie B : établir les réponses cardiorespiratoires, neuromusculaires et les paramètres cinématiques de la foulée lors de tests sous maximaux en montée vs descente réalisés à même vitesse ou à même consommation d'oxygène sur une pente importante ($\pm 15\%$).
- Etude 3 : Déterminer le rôle de la consommation maximale d'oxygène et de la force/agilité/endurance musculaire des membres inférieurs dans la performance en course en montée vs descente réalisée en conditions réelles sur le terrain.

Les études menées à ce stade de notre projet permettront d'optimiser les futurs programmes d'entraînement pour les athlètes préparant des courses en montagne.

Récapitulatif des problématiques

1^{ère} Etude – DURSAME : Comparaison des réponses cardiorespiratoires et métaboliques en course en montée vs descente à même vitesse sur tapis roulant chez le coureur bien entraîné aux efforts aérobies.

2^{ème} Etude – DUR : Comparaison des réponses cardiorespiratoires en course en montée vs descente chez le coureur entraîné.

Partie A : Lors de tests incrémentaux maximaux sur tapis roulant à plat et incliné (i.e., +15% et -15% pente).

Partie B : Lors de tests sous-maximaux à intensité métabolique équivalente (70% $\dot{V}O_{2max}$, $\sim 47 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$) en course en montée (+15% de pente, $6,2 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) vs descente (-15% de pente, $18,9 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$).

3^{ème} Etude – DURNAT : Les facteurs physiologiques liés à la performance d'un contre-la-montre en course en montée vs descente chez le coureur très entraîné.

MATERIELS ET METHODES

1^{ère} étude – DURSAME : comparaison des réponses cardiorespiratoires et métaboliques en course en montée vs descente à même vitesse sur tapis roulant chez le coureur bien entraîné aux efforts aérobies

1.1. Population et critères d'inclusion

Huit hommes très bien entraînés aux efforts aérobies en course à pied ont été inclus (Âge moyen = 34 ± 8 ans ; Masse corporelle moyenne = 69 ± 7 kg ; $\dot{V}O_{2max}$ moyenne = 68 ± 10 ml·min⁻¹·kg⁻¹). Tous les participants ont concouru régulièrement dans des courses de montagne et étaient très entraînés aux trails et aux compétitions d'endurance en course à pied avec un record personnel moyen au 10 km de 33 min. Tous les athlètes avaient été informés des risques et bénéfices liés à cette participation avant d'avoir approuvé et signé un document écrit de consentement éclairé en amont à la réalisation de l'étude, en accord avec la déclaration d'Helsinki. Le protocole expérimental avait été approuvé par notre comité éthique institutionnel local.

1.2. Protocole

Pour tester l'hypothèse d'une FC et d'un pattern ventilatoire spécifiques en course en descente vs montée, tous les participants ont réalisé 3 tests : (a) un test incrémental afin de déterminer la $v\dot{V}O_{2max}$ sur un plan horizontal ; (b) un test de course en montée à vitesse constante (+ 15% de pente) ; (c) un test de course en descente à vitesse constante (- 15% de pente). Les tests à vitesse constante ont été réalisés sur un tapis de course (Pulsar, H/P Cosmos, Nussdorf-Traunstein, Germany). Les athlètes devaient être à jeun 3 h au moins avant les tests expérimentaux et ne pas faire d'entraînement intense dans les 24 h précédentes.

Tous les participants ont réalisé un **test incrémental** exhaustif avec 0% de pente. Le premier palier avait été défini de 12 km·h⁻¹ à 13 km·h⁻¹ selon les sujets. Et la vitesse de course était incrémentée de 1 km·h⁻¹ toutes les 3 min jusqu'à arrêt volontaire. Le test fut stoppé lorsque les participants n'étaient plus capables de soutenir la vitesse de course imposée. L'effort était considéré comme maximal lorsque 3 des 4 critères de maximalité ci-dessous étaient atteints : plateau de $\dot{V}O_2$, quotient respiratoire supérieur à 1,1, FC supérieure à 90% de la valeur maximale prédite par l'âge, lactatémie supérieure à 8 mmol·l⁻¹ (Howley et al., 1995). La $\dot{V}O_{2max}$ a été définie

comme la valeur de $\dot{V}O_2$ la plus haute maintenue 30 sec. La vitesse à $\dot{V}O_{2max}$ a été déterminée à $\dot{V}O_{2max}$ pour chaque participant (V. Billat & J. P. Koralsztein, 1996).

Protocole du test en montée et en descente sur tapis roulant

Quarante-huit heures après le test incrémental, chaque participant a pris part à une deuxième journée expérimentale démarrant par un échauffement standardisé (10 min à 65% $v\dot{V}O_{2max}$, pas de pente). Immédiatement après l'échauffement, ils ont démarré la course en montée d'une durée de 15 min (+15% de pente, 90% de $\dot{V}O_{2max}$, équivalent à $8,5 \pm 0,4 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$). Après 10 min de récupération passive, les participants ont réalisé 15 min de course en descente (-15% de pente, à une vitesse de course similaire à celle de la montée : $8,5 \pm 0,4 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$). L'ordre des séquences de course était le même pour tous les participants (la montée suivie de la descente) pour minimiser les effets éventuels de dommages musculaires sur les réponses cardiorespiratoires. Au cours de chaque test, la $\dot{V}O_2$, le CO_2 expiré ($\dot{V}CO_2$), le \dot{V}_E , la FR, le V_T et le quotient respiratoire ont été enregistrés à travers un masque placé sur le visage avec un analyseur portatif de l' O_2 et du CO_2 (Metamax Cortex, Leipzig, Allemagne). Avant chaque test, les gaz et le volume ont été calibrés selon les instructions du fabricant. La FC a été enregistrée en continu (Polar S810, Polar, Kempele, Finlande). Afin de mesurer la [La] (Lactate Pro LT-1710, ARKRAY, Shiga, Japon), immédiatement à la fin du test incrémental et après 3 min de récupération, un échantillon d'une goutte de sang a été prélevé au bout du doigt. Lors des tests à vitesse constante, une goutte de sang a été prélevée au bout du doigt avant et 3 min après la course en montée ainsi qu'avant et 3 min après la course en descente. La différence de [La] a été calculée en comparant les valeurs 3 min post test et pré test (niveau basal) pour la course en descente vs montée.

Les données cardiorespiratoires ont été analysées en se basant sur les fenêtres de temps d'une minute suivante : (a) pendant la dernière minute avant la course en montée et celle en descente (niveau basal) ; (b) entre la seconde et la troisième minute d'exercice pendant l'exercice en montée et celui en descente (Carter et al., 2000) (3 min d'exercice) ; (c) entre la 14^{ème} et la 15^{ème} minute d'exercice en montée et en descente (15 min d'exercice) ; et (d) entre la deuxième et la troisième minute de récupération après les exercices de montée et de descente (3 min de récupération). Le couplage métabolique de la ventilation (MCV) a été calculé à partir du ratio entre la $\dot{V}O_2$ et la \dot{V}_E et a été exprimée en $\text{ml}(O_2) \cdot \text{l}^{-1}$ (D. H. Wasserman & Whipp, 1983). Le

pouls d'O₂ a été obtenu par le ratio de la $\dot{V}O_2$ sur la FC et a été exprimé en ml-battement⁻¹ (Whipp, Higgenbotham, & Cobb, 1996).

L'analyse statistique a été réalisée en utilisant le logiciel Statistica (Version 13.0, Dell, Tulsa, OK). Après avoir testé la normalité de la distribution des données et l'homogénéité de la variance, deux analyses de la variance (ANOVA) sur mesures répétées ont été réalisées pour établir l'effet du temps (niveau basal, 3 min d'exercice, 15 min d'exercice et 3 min de récupération) et la modalité de l'exercice (course en montée, course en descente) sur les réponses cardiorespiratoires et de [La], suivies par le test post-hoc LSD de Fischer. La taille de l'effet a été calculée en se basant sur le *d* de Cohen pour tous les tests post-hoc (Cohen, 1988) ou l'eta carré partiel pour l'effet d'interaction des ANOVA à deux facteurs (Brown, 2008). $P < .05$ a été considéré comme statistiquement significatif et tous les résultats ont été exprimés avec des moyennes \pm SD.

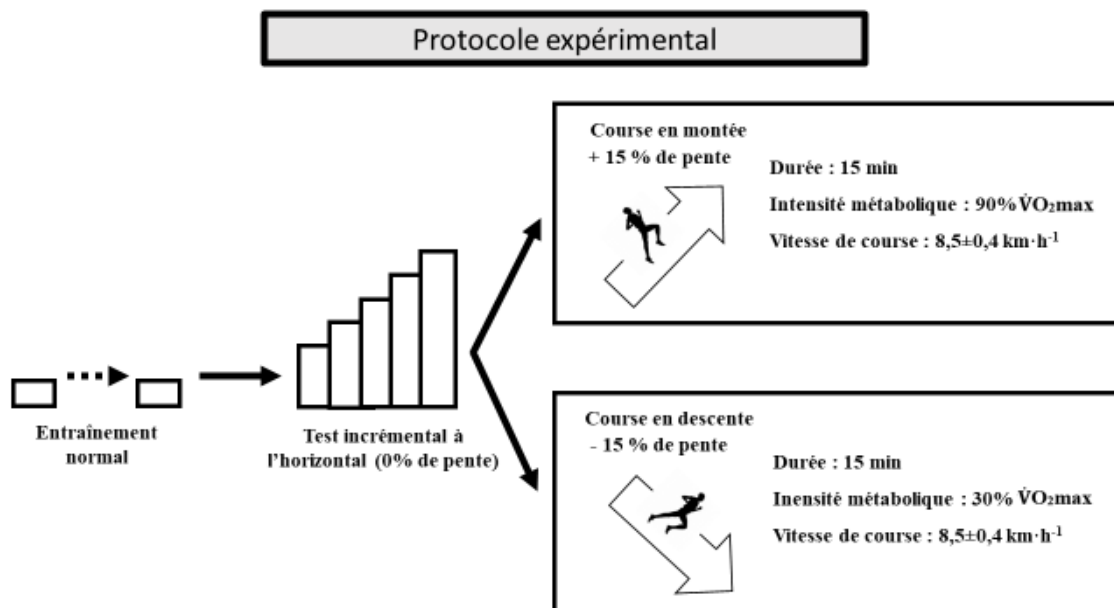


Figure 20 : protocole expérimental de la 1^{ère} étude

2^{ème} étude, partie A – DUR_{max} : comparaison des réponses cardiorespiratoires maximales en course en montée vs descente chez le coureur entraîné

La deuxième étude est constituée de 2 parties, dont le protocole expérimental est schématisé en fin de la seconde partie.

1.1. Population et critères d'inclusion

Huit athlètes masculins bien entraînés à la course à pied ont participé à cette étude (âge : 29 ± 4 [moyenne \pm SEM] ans ; taille : $1,74 \pm 0,01$ m; masse corporelle : $61,8 \pm 1,8$ kg ; $\dot{V}O_{2\max}$: $68,0 \pm 2,2$ ml·min⁻¹·kg⁻¹; $v\dot{V}O_{2\max}$: $18,7 \pm 0,5$ km·h⁻¹). Tous les athlètes ont été informés des bénéfices et risques de l'étude avant de donner leur accord écrit de participation à ce protocole. Tous les coureurs ne devaient consommer ni alcool, ni caféine, ni réaliser d'exercice jusqu'à épuisement dans les 24 h précédant le test. L'expérimentation a été approuvée préalablement par le comité d'éthique national en accord avec la Déclaration d'Helsinki (CPP18-039a/2108-A00700-55).

1.2. Protocole

Au cours de 8 sessions séparées, chaque athlète a réalisé chacun des tests suivants : i) un test incrémental maximal à plat, ii) une IMVC pour les trois articulations des membres inférieurs, iii) quatre sessions de familiarisation à la course en descente, iv) un test incrémental de course en descente (-15%), v) un test incrémental de course en montée (+15%). Les deux derniers tests ont été réalisés dans un ordre aléatoire et tous les tests de course ont été réalisés sur un tapis roulant. Chaque session était séparée par au moins deux jours de repos, voire une semaine entre les 2 derniers tests incrémentaux maximaux et toute l'étude a été réalisée dans une fenêtre de temps d'un mois.

Les tests incrémentaux maximaux de course à plat, en montée et en descente

Tous les athlètes ont réalisé trois tests incrémentaux jusqu'à épuisement sur tapis roulant (Pulsar, H/P Cosmos, Nussdorf-Traunstein, Allemagne). Lors de la première session (visite 1), les participants ont réalisé le test de course à plat : le premier palier a été fixé à 13 km·h⁻¹ pendant 2 min et la vitesse de course était augmentée de 1 km·h⁻¹ toutes les 2 min. Les deux tests en course en montée (+15%)

et en descente (-15%) ont été réalisés dans un ordre aléatoire. En course en montée, le premier palier a été fixé à 5 km·h⁻¹ durant 2 min et l'incrément a été fixé à 0,5 km·h⁻¹ avec des paliers de 2 min jusqu'à épuisement et arrêt volontaire. En course en descente, le test a démarré à 12,5 km·h⁻¹ pendant 2 min et la vitesse de course a été augmentée de 1,5 km·h⁻¹ chaque 2 min. Les trois tests incrémentaux de course ont été réalisés jusqu'à épuisement. La méthode de mesure des échanges gazeux (Metamax Cortex, Leipzig, Allemagne) et de la FC (Polar, Kempele, Finlande), ainsi que des critères d'atteinte de maximalité sont identiques à l'étude 1. A 24h et 48h après chaque test maximal de course, les DOMS ont été évalués en se basant sur RPE (0 pour pas de douleur à 10 pour une douleur extrême) pour les quatre groupes musculaires suivants : fléchisseur plantaire, extenseur du genou, fléchisseur du genou et extenseur de hanche.

La concentration sanguine de lactate (Lactate Scout+, EKF Diagnostics, Leipzig, Allemagne) a été évaluée à partir d'un échantillon de sang prélevé au lobe de l'oreille (200 µl de sang) avant et à 1 et 3 min de récupération après chaque test incrémental maximal.

Evaluation de la force isométrique des membres inférieurs

A la visite 2, chaque sujet a réalisé une IMVC au niveau des membres inférieurs. Après un échauffement de 10 min sur ergocycle à une intensité de 1 W·kg⁻¹, les trois articulations des membres inférieurs (hanche, genou, cheville) ont été testées en mode isométrique (0 °·s⁻¹) (Con-Trex MJ; CMV AG, Dübendorf, Suisse). L'IMVC de l'extenseur de genou a été évaluée à 90° de flexion en position assise. L'alignement entre l'axe de rotation du dynamomètre et l'axe de rotation de l'articulation du genou (épicondyle latéral du fémur) a été vérifié avant chaque essai. La flexion plantaire isométrique a été évaluée à 90° en position décubitus dorsal avec le genou et la hanche en extension. La force isométrique de l'extenseur de hanche a été évaluée à 90° en décubitus dorsal avec la jambe testée sanglée de sorte à utiliser principalement le muscle glutéal. Pour tous les athlètes le membre inférieur droit a été utilisé pour l'évaluation. Durant chaque évaluation, les athlètes devaient s'agripper aux poignées avec les mains. Pour chaque articulation, 3 essais ont été réalisés et l'IMVC a été mesurée sur une durée de 5 s à effort maximal. Le meilleur score atteint sur les 3 essais a été retenu pour chaque articulation. L'effet de la force de gravité a été mesuré pour chaque participant au cours d'un mouvement et a été utilisé pour corriger la force

enregistrée durant tous ces tests. Toutes les mesures ont été enregistrées par le même expérimentateur pour éviter une variabilité.

Séances de familiarisation à l'exercice excentrique (i.e., course en descente)

Les sujets ont été familiarisés à la course en descente lors de 4 sessions différentes avec une pente d'inclinaison du tapis roulant constante de -15% avec la vitesse exprimée en pourcent de niveau de $\dot{V}O_{2\max}$: 1) 5-min de course en descente à 60-70% de $\dot{V}O_{2\max}$, 2) 10 min de course en descente à 60-90% de $\dot{V}O_{2\max}$ (4 min à 60% de $\dot{V}O_{2\max}$, puis des paliers de 2 min avec un incrément de 10% $\dot{V}O_{2\max}$), 3) 16 min de course en descente (5 min de course en descente à 60%, 5 min à 80%, 3 fois 1 min à 100% de $\dot{V}O_{2\max}$ et 1 min de récupération en course en descente à 60% de $\dot{V}O_{2\max}$ entre chaque séquence), 4) similaire à la session précédente, excepté avec une intensité d'intervalle fixée à 120% au lieu de 100% de $\dot{V}O_{2\max}$.

Les paramètres spatiotemporels

Les paramètres spatiotemporels ont été mesurés en utilisant le système OptoGait (OptoGait; Microgate, Bolzano, Italie), qui a été précédemment validé pour l'évaluation des paramètres spatiotemporels de la démarche des jeunes adultes (Lee et al., 2014). Les deux barres parallèles ont été disposées de part et d'autre des bords du tapis roulant aussi proche que possible de la surface de contact. Ces barres faisaient 2 m de long de sorte à couvrir toute la longueur de course du tapis de course. Avant chaque essai, l'appareil a été systématiquement calibré pour chaque sujet : la longueur des chaussures a été mesurée (nombre de LEDs) en positionnant un seul pied sur le tapis et le maintenant entre les deux barres. Le temps de contact (s), l'amplitude de foulée (m) et la fréquence de foulée ($\text{pas}\cdot\text{s}^{-1}$) ont été mesurés durant les 30 dernières secondes lors de chaque palier de chaque test incrémental maximal.

Analyse statistique

L'analyse statistique a été réalisée en utilisant Statistica (13.0, Tulsa, Oklahoma, USA). Toutes les données ont été exprimées en moyennes \pm erreur standard à la moyenne. Après avoir testé la normalité de la distribution et l'homogénéité de la variance, une ANOVA à un facteur à mesure répétée a été réalisée pour évaluer la différence des valeurs moyennes et pics observées lors de chaque

modalité d'exercice (i.e., course à plat, course en montée et course en descente) des réponses cardiorespiratoires et de lactatémie et la régression linéaire des pentes/points à l'origine durant les tests incrémentaux maximaux. Lorsque des effets significatifs ont été observés, le test post-hoc de Tukey a été réalisé pour identifier les différences significatives. Le coefficient de corrélation de Pearson (r) a été utilisé pour évaluer l'intensité des relations entre la force des membres inférieurs et les performances des tests incrémentaux maximaux. Pour toutes les analyses, $p \leq 0.05$ a été considéré comme statistiquement significatif.

2^{ème} étude, partie B – DUR_{submax} : comparaison des réponses cardiorespiratoires en course en montée vs descente à intensité vs vitesse constantes chez le coureur entraîné

1.1. Population et critères d'inclusion

Cette étude est la 2^{ème} sous-partie de notre deuxième étude : la population est constituée de la même cohorte que la 2^{ème} étude – partie A.

1.2. Protocole

Au cours de 8 sessions séparées, chaque athlète a réalisé chacun des tests suivants (les 5 premières communes à notre 2^{ème} étude, partie A) : i) un test incrémental maximal à plat, ii) quatre sessions de familiarisation à la course en descente, iii) trois tests de course à vitesse constante sur tapis roulant incliné (1 en montée avec 15% de pente et 2 en descente avec -15% de pente). Ces trois derniers tests ont été réalisés dans un ordre aléatoire et chaque session était séparée par au moins quatre jours de repos.

Les parties suivantes sont communes au protocole de l'étude 2, partie A :

- Le test incrémental maximal de course à plat ;
- La mesure des échanges gazeux ;
- Les analyses de lactatémie ;
- Les 4 sessions de familiarisation à la course en descente ;
- Les paramètres spatio-temporels.

Les tests sous-maximaux de course en descente et en montée à même vitesse et à intensité métabolique équivalente

Trois tests sous-maximaux d'intensité constante de 15 min ont également été effectués dans les conditions suivantes :

- ✓ + 15% pente à 70% de $\dot{V}O_{2max}$
- ✓ - 15% pente à 70% $\dot{V}O_{2max}$
- ✓ - 15% pente à la même vitesse de course que la montée à + 15% de pente à 70% de $\dot{V}O_{2max}$

Avant et à l'issue (15 min) de ces tests sous maximaux, la force maximale isométrique des muscles extenseurs de la hanche, du genou et de la cheville a été évaluée avec un dynamomètre à main dans l'objectif de déterminer le niveau de fatigue musculaire généré. Lors de ces épreuves de tests à intensité/vitesse constante, les paramètres suivants ont été mesurés en continu :

- les échanges gazeux pulmonaires ;
- le débit cardiaque (fréquence cardiaque et volume d'éjection systolique) ;
- les paramètres cinématiques de la foulée (30 s à la 3^{ème} min et la 15^{ème} min) ;
- de manière itérative, la lactatémie a également été mesurée avant chaque test (t0) et à la 1^{ère} (t1) et 3^{ème} (t3) minute de récupération.

Le débit cardiaque et le volume d'éjection systolique ont été mesurés par bio impédance (PhysioFlow® PF07 Enduro™, Manatec Biomedical, Paris, France). Le débit cardiaque a été obtenu par à partir de la formule suivante :

$$\dot{Q} = FC \cdot VESi \cdot BSA$$

Où \dot{Q} est exprimé en litre par minute, VESi représente l'index de volume d'éjection systolique, et BSA représente la surface corporelle calculée à partir de la formule de Haycock et al. (Haycock, Schwartz, & Wisotsky, 1978).

Evaluation de la fatigue lors des courses à intensité sous-maximale sur tapis roulant incliné

Pour mesurer la force de contraction musculaire volontaire isométrique des membres inférieurs, la méthode validée du dynamomètre manuel portatif microFET®2 (microFET®2 ; Hoggan Scientific, Salt Lake City, UT, Etats-Unis) a été utilisée. Tous les tests ont été réalisés avec le membre inférieur droit, trois fois dans l'ordre suivant : fléchisseur plantaire, extenseur du genou, extenseur de hanche. Un minimum de 2 mesures a été obtenu pour chaque articulation. La plus grande valeur obtenue a été retenue. Les valeurs ont été exprimées en Newton. L'extenseur de hanche, l'extenseur de jambe et le fléchisseur plantaire ont été évalués avant et après chaque test sous-maximal. La différence de Newtons enregistrée a été utilisée pour définir le niveau de fatigue.

L'extenseur de hanche. Afin d'évaluer la force de contraction maximale volontaire isométrique de l'extenseur de hanche, les participants ont été placés en position de décubitus dorsal avec les articulations de la hanche et du genou à 90°, pour solliciter principalement le grand glutéal. Le dynamomètre a été placé sur la partie postérieure de la cuisse, proche du poplité.

L'extenseur de genou. Pour assurer une bonne mesure, l'athlète était confortablement assis sur la table d'examen avec une mousse haute densité sous le genou afin de garantir l'alignement du fémur et rendre l'exercice plus confortable. La force de l'extenseur de genou a été évaluée avec le participant assis et la hanche et le genou fléchis à 90°. Le dynamomètre a été placé sur la face antérieure de la jambe, proche de l'articulation de la cheville.

Le fléchisseur plantaire. Pour évaluer la force du fléchisseur plantaire, le participant était couché sur le dos, avec une extension au niveau de la cheville, du genou et de la hanche. Le dynamomètre a été placé sur la semelle au niveau des métatarses, et maintenu en position contre le mur.

L'analyse statistique a été réalisée en utilisant Statistica (13.0, Tulsa, Oklahoma, USA). Toutes les données ont été exprimées en moyennes \pm erreur standard à la moyenne. Après avoir testé la normalité de la distribution et l'homogénéité de la variance, une ANOVA à deux facteurs à mesure répétée a été réalisée pour évaluer la différence des valeurs au repos, à 3 min, à 15 min observées lors de chaque modalité d'exercice (i.e., même intensité en excentrique vs concentrique et même vitesse en excentrique vs concentrique) des réponses cardiorespiratoires et de lactatémie durant les tests à intensité constante de 15 minutes. De même, une ANOVA à 3 voies à mesure répétée a été réalisée pour évaluer la différence des valeurs de force des 3 articulations pré et post des différentes conditions de tests sous-maximaux afin d'évaluer la fatigue. Lorsque des effets significatifs ont été observés, le test post-hoc de Tukey a été réalisé pour identifier les différences significatives. Le coefficient de corrélation de Pearson (r) a été utilisé pour évaluer l'intensité des relations entre la force des membres inférieurs et les performances des tests incrémentaux maximaux. Pour toutes les analyses, $p \leq 0.05$ a été considéré comme statistiquement significatif.

PROTOCOLE EXPERIMENTAL

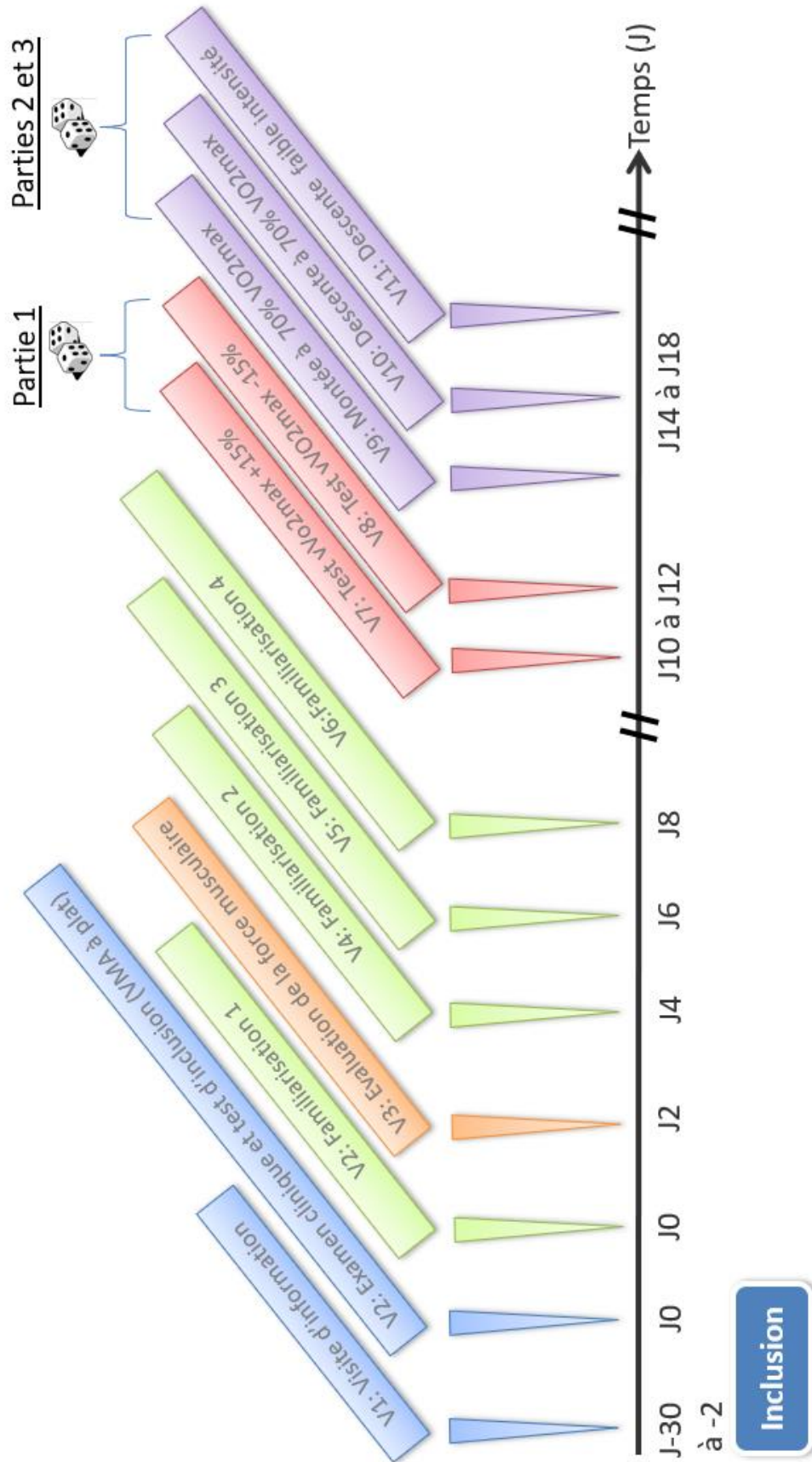


Figure 21 : protocole expérimental de la 2^{ème} étude

3^{ème} étude – DURNAT : les facteurs physiologiques liés à la performance d'un contre-la-montre en course en montée vs descente chez le coureur très entraîné

1.1. Population et critères d'inclusion

Un groupe homogène de 10 hommes très entraînés aux courses en montagne ont participé à cette étude (âge : 37 ± 11 [moyenne \pm SD] ans ; taille : $1,78 \pm 0,06$ m ; masse corporelle : $64,8 \pm 6,7$ kg ; IMC : $20,5 \pm 1,4$ kg·cm² ; masse grasse : $6,4 \pm 2,7\%$; $\dot{V}O_{2max}$: $70,4 \pm 6,3$ mL·min⁻¹·kg⁻¹).

Tous les athlètes ont été informés des risques et bénéfices de cette recherche avant de donner leur consentement écrit à leur participation à cette étude. Le protocole expérimental a été approuvé par le Comité d'Ethique de Recherche de l'Université de Strasbourg en accord avec la déclaration d'Helsinki.

1.2. Protocole

Les expériences ont été réalisées sur une période de 21 jours. Lors de 5 sessions distinctes, chaque athlète a réalisé chacun des tests expérimentaux suivants :

Visite 1 : un contre-la-montre de 5-km en course en descente en montagne.

Visite 2 : un contre-la-montre de 5-km en course en montée en montagne.

Visite 3 : un test progressif maximal jusqu'à épuisement sur une piste d'athlétisme pour déterminer $\dot{V}O_{2max}$, $v\dot{V}O_{2max}$, la fréquence cardiaque maximale et les seuils ventilatoires. Des tests de vitesse, d'agilité et de coordination (Pro agility test et V-cut test) seront également réalisés.

Visite 4 : un demi-squat maximal à une répétition au maximum (1RM) pour évaluer la force maximale des muscles extenseurs des membres inférieurs.

Visite 5 : une évaluation de la raideur musculo-tendineuse, un saut depuis la position de squat (SJ), un saut en contre mouvement (CMJ) et l'endurance de force des muscles extenseurs des membres inférieurs.

L'ordre des visites a été randomisé et ces dernières ont été séparées d'au moins trois jours (visites 3-5) et d'une semaine entre les deux contre-la-montre de 5-km. Tous ces tests de terrain ont été réalisés dans des conditions météorologiques similaires (20 ± 4 °C, sans vent ni pluie).

Contre-la-montre en montée et descente type « trail »

Immédiatement après un échauffement standardisé de 20 minutes à intensité auto-sélectionnée, chaque athlète a réalisé un contre-la-montre en course à pied en conditions réelles sur des chemins de montagne avec un dénivelé cumulé positif et négatif de 400m (pente : $8 \pm 4\%$).

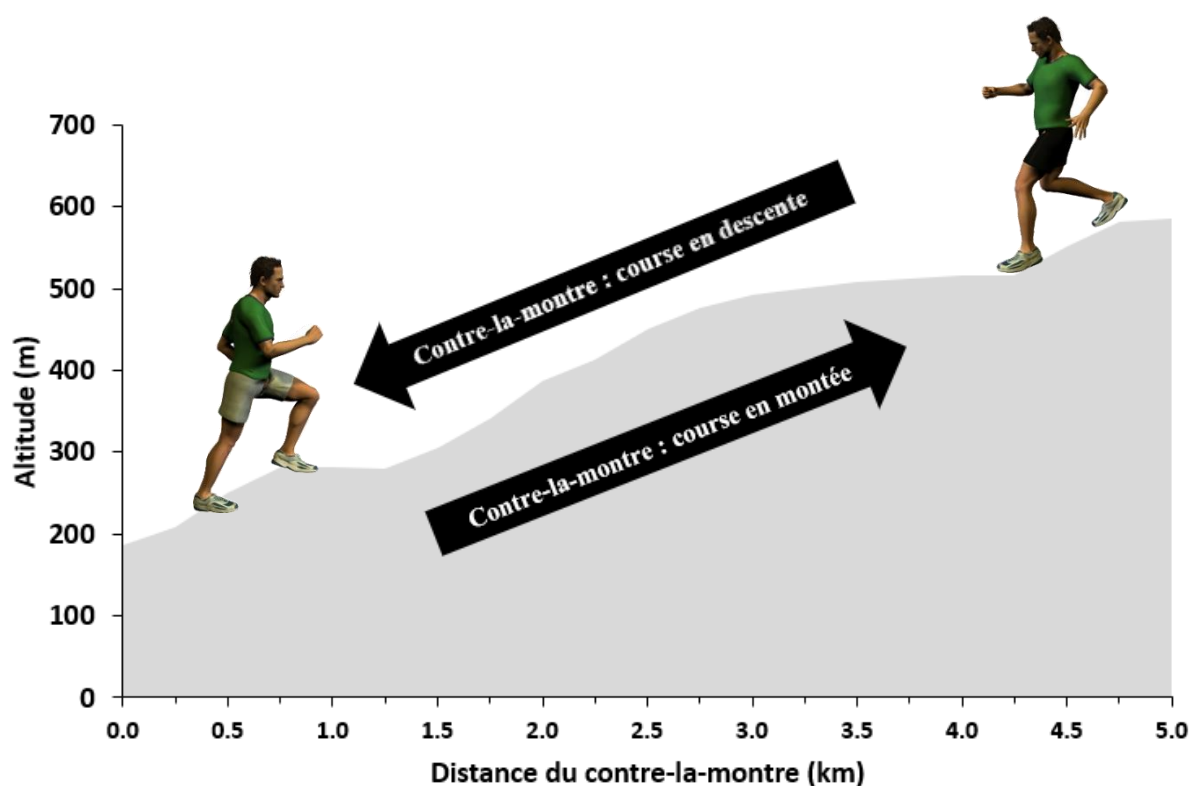


Figure 22 : profil du contre-la-montre en milieu naturel

L'ordre de la montée et de la descente était randomisé et chaque athlète a réalisé les deux modalités. Les participants étaient guidés par et fortement encouragés verbalement par un expérimentateur sur un vélo tout-terrain électrique.

La consommation d'oxygène ($\dot{V}O_2$), le rejet de dioxyde de carbone ($\dot{V}CO_2$), la ventilation ($\dot{V}E$), la fréquence respiratoire, le volume courant et le quotient respiratoire ont été enregistrés à travers un masque placé sur le visage avec un analyseur portatif de l'oxygène et du dioxyde de carbone (Metamax Cortex, Leipzig, Allemagne). Avant chaque test, les gaz et le volume ont été calibrés selon les instructions du fabricant.

La fréquence cardiaque a été enregistrée en continu par télémétrie tout au long des courses en contre-la-montre (Metamax Cortex, Leipzig, Germany) et la vitesse de course en temps réel grâce à la technologie GPS (V800, Polar, Kempele, Finland). Les réponses cardiorespiratoires ont été analysées selon les valeurs moyennes tous les 5% du temps de chaque contre-la-montre individuel, elles-mêmes calculées sur une fenêtre temporelle de $\pm 1\%$ (i.e., entre 4 et 6% pour la valeur à 5% du temps). Les valeurs pics des paramètres cardiorespiratoires et la vitesse pic ont été calculées à partir des valeurs continues les plus hautes sur une fenêtre de temps de 30 s.

La capacité aérobie

Tous les athlètes ont réalisé un test incrémental jusqu'à épuisement sur une piste d'athlétisme synthétique. Le premier palier a été fixé à $13 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ pendant 2 min et l'incrément de vitesse a été fixé à $1 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ toutes les 2 min jusqu'à arrêt volontaire (Leger & Boucher, 1980). Un cône a été placé tous les 50 m. Les athlètes ont été accompagnés par un cycliste pour conserver une vitesse régulière et être à un plot en même temps que le signal sonore. Si l'athlète était à $\geq 3\text{-m}$ du cône au moment du signal sonore, alors il devait accélérer pour se replacer au niveau du prochain cône lors du signal suivant. S'il n'était pas en mesure de rejoindre le cône suivant au moment du signal suivant, le test fut arrêté. $\dot{V}O_{2\text{max}}$ a été défini comme la valeur de $\dot{V}O_2$ la plus haute sur une période de 30 s. La vitesse associée à $\dot{V}O_{2\text{max}}$ ($v\dot{V}O_{2\text{max}}$) a été déterminée quand la $\dot{V}O_2$ atteignait un pic ou un plateau ($\dot{V}O_{2\text{max}}$) et si l'augmentation de $\dot{V}O_2$ était moins de $2.1 \text{ ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ pour une augmentation égale à $1 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ (L. V. Billat & J. P. Koralsztein, 1996). Le premier seuil ventilatoire (SV1) était déterminé au point de rupture dans la courbe de $\dot{V}CO_2$ comme fonction de $\dot{V}O_2$. A ce point, l'équivalent ventilatoire pour l' O_2 ($\dot{V}E/\dot{V}O_2$) augmente sans une augmentation de l'équivalent ventilatoire du CO_2 ($\dot{V}E/\dot{V}CO_2$). Le second seuil ventilatoire (SV2) a été identifié entre SV1 et $\dot{V}O_{2\text{max}}$, quand $\dot{V}E/\dot{V}CO_2$ commence à augmenter, alors que $\dot{V}E/\dot{V}O_2$ continue à augmenter (Beaver, Wasserman, & Whipp, 1986). L'économie de course (RE) a été estimée en calculant la consommation d'oxygène moyenne sur les 30 dernières secondes des paliers à 14 et $16 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$.

La concentration sanguine en lactates

La concentration sanguine en lactates a été évaluée par une méthode de détection enzymatique par ampérométrie (Lactate Scout+, EKF Diagnostics, Leipzig,

Germany) à partir d'un échantillon sanguin au bout du doigt avant et 3 min après l'exercice (test triangulaire, contre-la-montre en montée et en descente).

Vitesse et capacité à changer de direction

Après 10 min d'échauffement à intensité de course sous-maximale auto sélectionnée suivie de 3 répétitions sous-maximales de sprint linéaire de 20 m, 2 tests de sprints linéaires de 20 m ont été réalisés sur piste à vitesse maximale avec au minimum 3 minutes de récupération entre les 2 essais. Le temps a été mesuré à l'aide de cellules photoélectriques (Witty-Kit, Microgate, Bolzano, Italy) placées à 0,4 m du sol ; le meilleur temps a été retenu pour les analyses.

Dans le test de Pro-agility, chaque participant a démarré à cheval sur la ligne du milieu (départ) puis a déclenché un sprint sur 5 m vers sa droite. Dès franchissement de cette ligne à sa droite, il change de direction en faisant demi-tour par un pivot pour 10 m de sprint en repassant par la ligne de départ à 5 m (Magal et al., 2009). Dans le test V-cut, les participants ont réalisé un sprint de 25 m avec des changements de direction à 45° tous les 5 m en franchissant successivement 5 paires de plots espacés de 0,7 m (Tous-Fajardo et al., 2016). Les instructions données aux participants étaient identiques pour les deux tests : départ en position debout, courir aussi vite que possible et franchir les lignes avec le pied à chaque fois. Après 2-3 essais sous-maximaux à intensité auto-sélectionnée, 2 essais ont été réalisés à effort maximal avec au moins 3 minutes de récupération. Le meilleur temps a été utilisé pour les analyses. En cas de glissade ou de ligne non franchie, un essai supplémentaire a été accordé.

Squat, saut en contre-mouvement et raideur musculo-tendineuse

Après 10 minutes d'échauffement à intensité sous-maximale de course suivies de 3 SJ et 3 CMJ pour la familiarisation, il a été demandé aux participants de sauter aussi haut que possible en conservant leurs mains sur les hanches durant toute la tâche. La hauteur de saut a été mesurée à l'aide d'un système de photocellules posé au sol (Optojump Next, Optogait, Microgate, Bolzano, Italy). Pour le test SJ, les participants étaient en position de demi squat avec une flexion de 90° au niveau des genoux et sans aucun contre-mouvement. Lorsqu'un contre-mouvement était détecté, l'essai n'était pas retenu pour l'analyse. Pour le test CMJ, les participants sautaient depuis la position debout en faisant un contre-mouvement. Après 3 essais sous-

maximaux proches de l'intensité maximale, les participants ont réalisé 2 essais maximaux pour chacun des sauts avec au moins 3 min de récupération entre les essais. Les meilleurs sauts réalisés durant le SJ et le CMJ ont été retenus pour les analyses.

La raideur musculo-tendineuse a été évaluée après une familiarisation de 2 essais de 7 sauts consécutifs. Puis, les participants ont dû réaliser 7 sauts maximaux consécutifs, avec le minimum de temps de contact au sol et sans flexion de genou tout en conservant les mains posées sur les hanches. La raideur (K) a été calculée à partir du temps de contact et du temps de vol (Eq. 1) mesurés par le même système de photocellules validé par Lienhard et al. (Lienhard, Schneider, et al., 2013).

Équation 20 : expression théorique de la raideur musculo-tendineuse

$$K_{leg} = \frac{M\pi(T_f + T_c)}{T_c^2 \left(\frac{T_f + T_c}{\pi} - \frac{T_c}{4} \right)}$$

Où M représente la masse corporelle en kg, T_c est le temps de contact et T_f est le temps de vol en s. K est exprimé en $N \cdot m^{-1}$.

Evaluation de la force maximale des membres inférieurs

Avant le test du demi-squat à 1RM, les participants ont dû réaliser un échauffement standardisé incluant les mouvements fonctionnels suivants sans charge additionnelle : 10 squats complets, 10 fentes avant alternées et 10 talon-fesses, le tout répété deux fois (Moir, Shastri, & Connaboy, 2008). La posture, la respiration, la prise symétrique et l'amplitude ont été contrôlé à chaque essai. Pour chaque répétition, la phase concentrique de redressement vers la position debout a été réalisé à vitesse maximale. Pour atteindre 1RM les participants ont réalisé 6 répétitions consécutives avec 40% de la charge maximale estimée, 4 répétitions à 60% de la charge maximale estimée, 3 répétitions à 80% de la charge maximale estimée, 1 répétition à 90% de la charge maximale estimée, 1 répétition à 100% de la charge maximale estimée et une répétition avec 2 à 5 kg de charge additionnelle pour ajuster la charge maximale finale. Quatre minutes de récupération passive ont été laissées entre chaque incrément. La force relative maximale des membres inférieurs a été déterminée en divisant 1RM par la masse corporelle du participant.

La force endurance des membres inférieurs

Après le même échauffement que pour le demi-squat 1RM, chaque participant a réalisé un nombre maximum de répétitions de demi-squats avec une charge de 45% de 1RM pour évaluer l'endurance de force des membres inférieurs.

Analyse statistique

L'analyse statistique a été réalisée avec Statistica (13.0, Tulsa, Oklahoma, USA) et le logiciel R avec le package R de Nimon et al. (Nimon, Lewis, Kane, & Haynes, 2008). Toutes les données ont été exprimées en moyennes \pm l'écart-type. Après avoir testé la normalité de la distribution et l'homogénéité de la variance, une ANOVA à deux facteurs à mesure répétée a été réalisée pour évaluer l'effet du temps (chaque 5% du contre-la-montre), du mode d'exercice (course en montée vs course en descente) pour les réponses cardiorespiratoires et la concentration de lactate sanguin durant le contre-la-montre. En cas d'interaction significative, un test post-hoc Fischer de différence significative moindre a été utilisé pour identifier les différences significatives. L'ANOVA à un facteur à mesure répétée a été réalisée pour tester les différences des valeurs moyennes et pics observées durant les deux contre-la-montre et le test incrémental maximum jusqu'à épuisement. Le coefficient de corrélation de Pearson (r) a été utilisé pour évaluer l'intensité de la relation entre les facteurs physiologiques et la performance en course en montée ou course en descente. Pour toutes les analyses, un $p \leq 0.05$ a été considéré comme statistiquement significatif.

En raison des limites liées à la méthode de régression pas à pas (Nathans, Oswald, & Nimon, 2012), nous avons aussi utilisé une analyse de régression commune pour identifier les effets uniques et communs (i.e., coefficients communs) de chaque prédicteur (variable indépendante) des performances en course en montée et en descente (Nimon et al., 2008). En effet, les effets uniques permettent d'identifier la part unique de la variance sur la performance en course en montée ou en descente pour un prédicteur donné (i.e., variance non partagée avec les autres variables indépendantes), et la part commune des groupes de prédicteurs sur la variance de la performance en course en montée ou en descente (i.e., variance partagée ou "se chevauchant" parmi les variables indépendantes) (Nathans et al., 2012; Nimon et al., 2008). Finalement, les coefficients communs négatifs apparaissent en présence d'effets supprimeurs lorsque quelques-unes des variables indépendantes s'affectent l'une par rapport à l'autre en direction opposée (Nimon et al., 2008). Les facteurs d'inflation de la variance ont été calculés pour estimer la multicollinéarité de chaque

prédicteur. Un prédicteur avec un facteur d'inflation de variance > 10 a été considéré comme un indicateur de colinéarité sérieuse et a été exclu du modèle de régression.

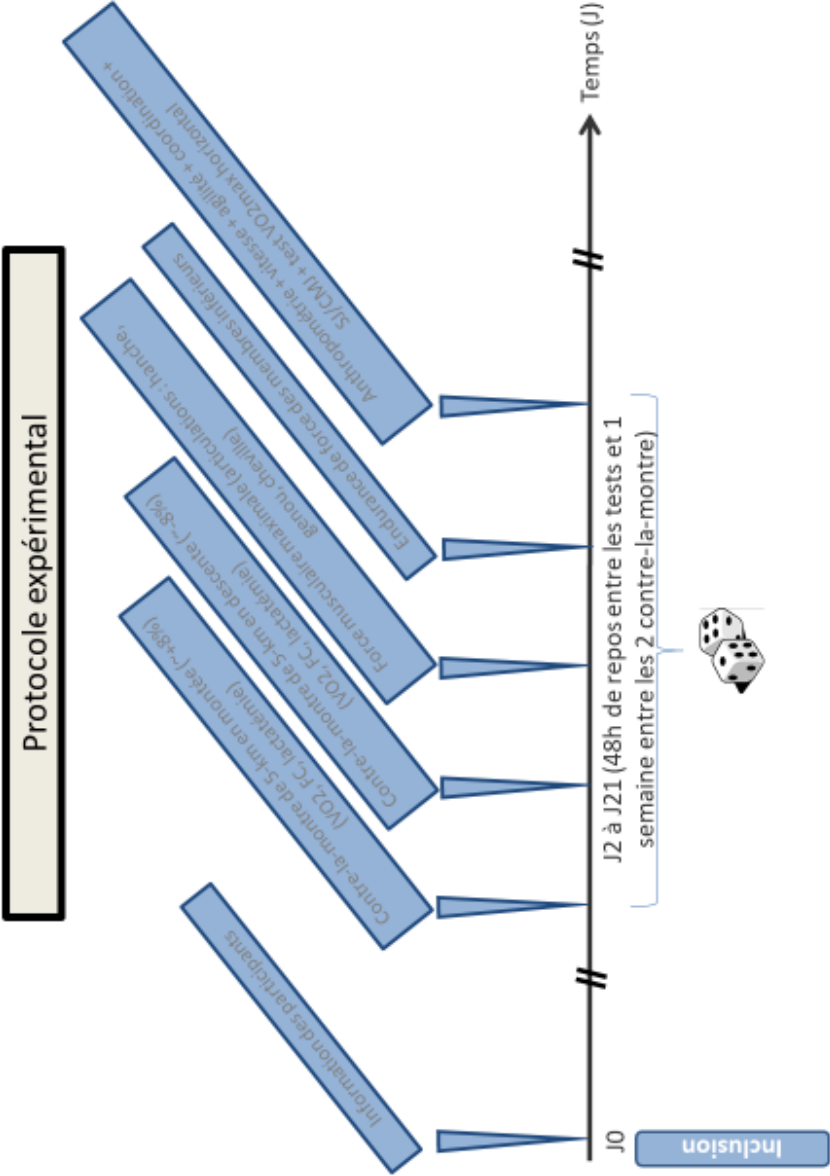


Figure 23 : chronologie du protocole expérimental de la 3^{ème} étude

RESULTATS

1^{ERE} ETUDE : COMPARAISON DES REPONSES CARDIORESPIRATOIRES ET METABOLIQUES EN COURSE EN MONTEE VS DESCENTE A MEME VITESSE SUR TAPIS ROULANT CHEZ LE COUREUR BIEN ENTRAINE AUX EFFORTS AEROBIES

1.1. Présentation

Il est bien admis que dans l'action musculaire excentrique la force générée par le muscle squelettique est insuffisante pour surmonter la charge externe et les fibres musculaires s'allongent malgré leur activation. C'est particulièrement le cas pour les extenseurs des muscles des membres inférieurs lors d'activités telles la marche ou la course en descente (Gottschall & Kram, 2005; Lienhard, Lauermaun, et al., 2013). Lors du travail musculaire excentrique, les muscles consomment moins d'O₂ et utilisent moins d'ATP que lors d'un travail musculaire concentrique réalisé à même puissance mécanique (Curtin & Davies, 1973). De plus, la capacité à développer de la force lors de l'action musculaire excentrique augmente avec la vitesse d'allongement (A. V. Hill, 1938; Katz, 1939). Au-delà des observations classiques, le travail musculaire excentrique est aussi associé à des réponses cardiorespiratoires spécifiques, notamment lorsque nous le comparons au travail musculaire concentrique à consommation d'O₂ similaire. Dufour et al. rapportent une fréquence cardiaque et un débit cardiaque supérieurs (Dufour et al., 2007; Dufour et al., 2004) en pédalage en action musculaire excentrique par rapport au pédalage en contraction musculaire concentrique, quand bien même la $\dot{V}O_2$ est similaire. En course à pied, l'exercice de course en descente est considéré comme utilisant majoritairement des actions musculaires excentriques, alors que l'exercice de course en montée requiert préférentiellement des contractions musculaires concentriques (Dickinson et al., 2000; Minetti et al., 2002). Les réponses cardiorespiratoires sont moindres en mode excentrique par rapport au mode concentrique à même développement de puissance (Dufour et al., 2004), et il a également été rapporté que la vitesse de course spontanée d'athlètes entraînés était 23% inférieure lors de la course en montée et 14% supérieure lors de la course en descente en comparaison à la course à plat (Townshend et al., 2010). Toutefois, ces résultats sont issus d'un protocole réalisé *in situ* qui est caractérisé par des pentes de terrain variables et une $\dot{V}O_2$ non constante, ce qui

complique leur interprétation. En condition de laboratoire, la $\dot{V}O_2$ augmente lors de 8 courses en intervalles intermittents en montée (10 km·h⁻¹ avec 10% de pente), alors que l'augmentation n'est pas significative en descente, malgré une vitesse supérieure (12,8 km·h⁻¹ avec -10% de pente) (Pyne, Baker, Telford, & Weidermann, 1997). De manière originale, la FC augmente dans les deux conditions d'exercice, mais pas lors de la marche à plat, suggérant que la FC et la $\dot{V}O_2$ ne répondraient pas de manière similaire à l'exercice de course en montée et en descente. Les travaux précédents dans ce champ nous renseignent sur l'effet de la pente sur les réponses cardiorespiratoires en course en montée versus descente (Maciejczyk et al., 2013; Pivarnik & Sherman, 1990). Leurs résultats convergent vers une $\dot{V}O_2$, une \dot{V}_E , une FC et une lactatémie moindres en course en descente versus montée à la même vitesse de course. Pourtant, le ratio course en descente / course en montée pour ces réponses cardiorespiratoires et métaboliques n'a pas été établi et est probablement dépendant de la pente et de l'intensité de l'exercice utilisées pour collecter les données (Abe et al., 2011). Et la cinétique de ces réponses cardiorespiratoires en course en descente, en termes de composante lente, n'a pas non plus encore été étudiée dans ces conditions. De plus, le niveau d'entraînement des sujets est aussi un paramètre important qui doit être pris en considération pour explorer ces réponses, notamment dans l'idée d'optimiser la gestion de l'intensité d'entraînement et la charge d'entraînement pour les athlètes préparant des courses de montagne.


C'est pourquoi, l'objectif de cette première étude est de comparer les réponses métabolique, ventilatoire et cardiaque à même vitesse de course en descente et en montée pour des athlètes entraînés en endurance, en utilisant des pentes et des intensités d'exercice, qui permettront d'optimiser les paramètres de la performance de la course en déclivité.

1.2. Résultats

Ces résultats font l'objet d'un article publié.



Cardiorespiratory Responses to Downhill Versus Uphill Running in Endurance Athletes

Marcel Lemire ¹, Evelyne Lonsdorfer-Wolf,^{1,2} Marie-Eve Isner-Horobet,¹ Blah Y. L. Kouassi,¹ Bernard Geny,^{1,2} Fabrice Favret,¹ and Stéphane P. Dufour¹

¹University of Strasbourg; ²University Hospitals of Strasbourg

ABSTRACT

Purpose: Mountain running races are becoming increasingly popular, although our understanding of the particular physiology associated with downhill running (DR) in trained athletes remains scarce. This study explored the cardiorespiratory responses to high-slope constant velocity uphill running (UR) and DR. **Method:** Eight endurance athletes performed a maximal incremental test and 2 15-min running bouts (UR, +15%, or DR, -15%) at the same running velocity ($8.5 \pm 0.4 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$). Oxygen uptake ($\dot{V}\text{O}_2$), heart rate (HR), and ventilation rates (\dot{V}_E) were continuously recorded, and blood lactate (bLa) was measured before and after each trial. **Results:** Downhill running induced a more superficial \dot{V}_E pattern featuring reduced tidal volume ($p < .05$, $ES = 6.05$) but similar respiratory frequency ($p > .05$, $ES = 0.68$) despite lower \dot{V}_E ($p < .05$, $ES = 5.46$), $\dot{V}\text{O}_2$ ($p < .05$, $ES = 12.68$), HR ($p < .05$, $ES = 6.42$), and bLa ($p < .05$, $ES = 1.70$). A negative slow component was observed during DR for $\dot{V}\text{O}_2$ ($p < .05$, $ES = 1.72$) and HR ($p < .05$, $ES = 0.80$). **Conclusions:** These results emphasize the cardiorespiratory responses to DR and highlight the need for cautious interpretation of $\dot{V}\text{O}_2$, HR, and \dot{V}_E patterns as markers of exercise intensity for training load prescription and management.

ARTICLE HISTORY

Received 17 January 2018
Accepted 6 August 2018

KEYWORDS

Heart rate; inclined treadmill; oxygen uptake; pulmonary ventilation

Eccentric (ECC) muscle work (i.e., muscle lengthening while activated) is known to induce much lower cardiorespiratory responses and is associated with lower energy costs when compared with concentric (CON) muscle work (i.e., muscle shortening during contraction) performed at similar mechanical power (Enoka, 1996).

Downhill running (DR) involves a large contribution of ECC muscle actions, whereas uphill running (UR) requires preferentially CON muscle contractions (Minetti, Moia, Roi, Susta, & Ferretti, 2002). Oxygen uptake ($\dot{V}\text{O}_2$), ventilation (\dot{V}_E), heart rate (HR), and blood lactate (bLa) are generally lower in DR versus UR at similar treadmill velocity and slopes. However, most of these data were collected during shallow or moderate slope running (i.e., $< 10\%$) at low to moderate intensity (i.e., $< 70\%$ maximum oxygen uptake [$\dot{V}\text{O}_{2\text{max}}$]; Maciejczyk, Wiecek, Szymura, & Szygula, 2013; Pivarnik & Sherman, 1990). It is currently unclear how greater slopes and higher intensity might impact the magnitude of cardiorespiratory responses. Therefore, to further our understanding of the specific

physiology associated with DR, UR versus DR should also be compared while combining high intensity (i.e., $> 85\% \dot{V}\text{O}_{2\text{max}}$ UR) and steep slope (i.e., $> 10\%$).

From a training point of view, $\dot{V}\text{O}_2$ has been observed to increase in well-trained runners over eight 5-min intermittent intervals in UR ($10 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ with $+10\%$ slope), whereas the increase was not significant in DR despite a faster running velocity ($12.8 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ with -10% slope; Pyne, Baker, Telford, & Weidemann, 1997). In contrast, HR was shown to increase over time in each training session, demonstrating that HR and $\dot{V}\text{O}_2$ do not respond similarly to UR and DR. Of note, this information might be key regarding the management of training load and training prescription based on target HR values (Karvonen & Vuorimaa, 1988), especially with the current development of mountain races (Hoffman, Ong, & Wang, 2010).

Therefore, we hypothesized that differences in $\dot{V}\text{O}_2$ and \dot{V}_E but not in HR observed in DR versus UR would be greater than has been previously observed if performed at a high slope ($\pm 15\%$) and high intensity

(90% $\dot{V}O_2\text{max}$ in UR). Therefore, the main objective of our study was to compare the metabolic, \dot{V}_E , and HR responses to UR and DR in well-trained endurance athletes.

Methods

Experimental approach to the problem

To test the possibility that specific HR and \dot{V}_E patterns exist when running downhill versus uphill, all participants performed three experimental trials: (a) an incremental test to determine their minimal velocity associated with $\dot{V}O_2\text{max}$ in level running ($v\dot{V}O_2\text{max}$); (b) a constant-velocity UR trial (+15% slope); and (c) a constant-velocity DR trial (-15% slope; Pulsar, H/P Cosmos, Nussdorf-Traunstein, Germany). Within these settings, running speed was kept constant as the independent variable, whereas HR, pulmonary gas exchange parameters, and bLa were investigated as dependent variables. Athletes were asked to ingest their last meal at least 3 hr before the experimental sessions and to refrain from high-intensity running in the previous 24 hr.

Participant population

Eight male endurance runners were included in this study ($M_{\text{age}} = 34 \pm 8$ years; $M_{\text{body mass}} = 69 \pm 7$ kg; mean $\dot{V}O_2\text{max} = 68 \pm 10$ mL \cdot min $^{-1}\cdot$ kg $^{-1}$). All participants regularly performed mountain races and were highly trained for trails and aerobic events with personal bests on 10-km flat averaging 33 min (range = 30–35 min). All athletes were informed of the benefits and risks of the investigation prior to signing an approved informed consent document to participate in the study, which complied with the Declaration of Helsinki. The experimental protocol was approved by our Institutional Review Board.

Procedures

Maximal exercise capacity

All participants performed an incremental exhaustive test with 0% slope. The first stage was set at 12 km \cdot h $^{-1}$ to 13 km \cdot h $^{-1}$ and was maintained for 3 min (Billat et al., 2003). Running velocity was subsequently increased by 1 km \cdot h $^{-1}$ every 3 min until volitional exhaustion. The test was stopped when participants were not able to sustain the required running speed. Maximal effort was confirmed with three of the four

following $\dot{V}O_2\text{max}$ criteria: leveling-off of $\dot{V}O_2$, respiratory exchange ratio (RER) > 1.1, maximal HR > 90% of the age-predicted maximal value, and bLa > 8 mmol \cdot L $^{-1}$ (Howley, Bassett, & Welch, 1995). Maximum $\dot{V}O_2$ was defined as the highest 30-s $\dot{V}O_2$ value. The $v\dot{V}O_2\text{max}$ was determined to be the minimal running velocity at which $\dot{V}O_2\text{max}$ occurred for each individual participant (Billat, Hill, Pinoteau, Petit, & Koralsztejn, 1996).

Uphill and downhill treadmill test protocol

Forty-eight hours after the incremental test, each participant performed the second experimental day beginning with a standardized warm-up (10 min at 65% $v\dot{V}O_2\text{max}$, no slope). Immediately after the warm-up, they started the 15-min UR trial (+15% slope, 90% of $\dot{V}O_2\text{max}$ equivalent to 8.5 \pm 0.4 km \cdot h $^{-1}$). After 10 min of passive rest, participants performed the 15-min DR trial (-15% slope, similar running speed to the UR trial: 8.5 \pm 0.4 km \cdot h $^{-1}$). The order of the running bouts was the same for all participants (UR followed by DR) to minimize any possible confounding effect of muscle damage on cardiorespiratory responses. Throughout each test, $\dot{V}O_2$, carbon dioxide output ($\dot{V}CO_2$), \dot{V}_E , respiratory frequency (RF), tidal volume (TV), and RER were collected breath by breath through a facemask with an open-circuit metabolic cart with rapid O₂ and carbon dioxide analyzers (Metamax Cortex, Leipzig, Germany). Before each exercise test, the pneumotachograph was calibrated according to the manufacturer's instructions. Heart rate was measured continuously (Polar S810, Polar, Kempele, Finland; Figures 1 and 2). To measure the bLa concentration (Lactate Pro LT-1710, ARKRAY, Shiga, Japan), immediately at the end of the incremental test and after 3 min of recovery, a blood sample was removed from a fingertip. For the constant-velocity trials, blood samples were taken from a fingertip before and at 3 min after UR as well as before and 3 min after DR. Delta bLa values were calculated as 3-Min Posttest - Baseline for UR and DR.

Cardiorespiratory data were analyzed based on the following 1 min time windows: (a) during the last minute before UR and DR exercise (baseline); (b) between the 2nd min and the 3rd min of exercise during UR and DR (Carter et al., 2000; 3-min exercise); (c) between 14 min and 15 min of UR and DR exercise (15-min exercise); and (d) between the 2nd min and 3rd min of recovery after UR and DR exercise (recovery 3 min). Metabolic coupling of the ventilation (MCV) was calculated from the ratio of $\dot{V}O_2$ to pulmonary \dot{V}_E and was expressed in mL(O₂) \cdot L $^{-1}$ (Wasserman &

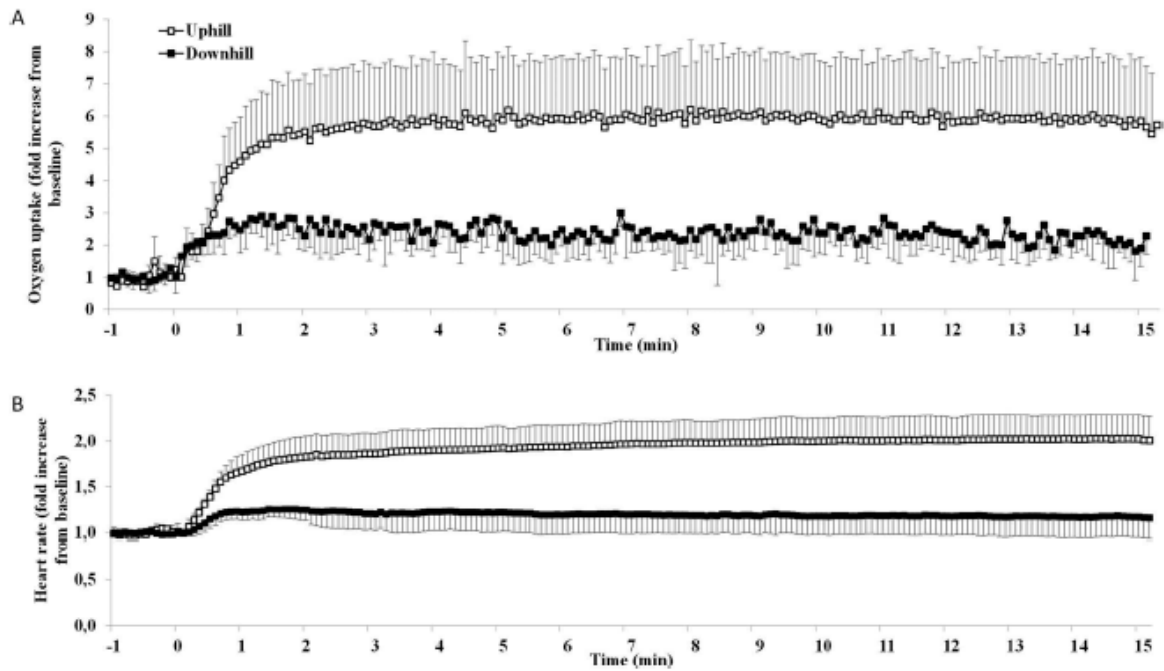


Figure 1. Time course of the cardiorespiratory responses (fold increase from baseline) during the 15 min UR and DR trials: panel A, oxygen uptake; panel B, heart rate. Values are means \pm SD of 8 participants at each time point.

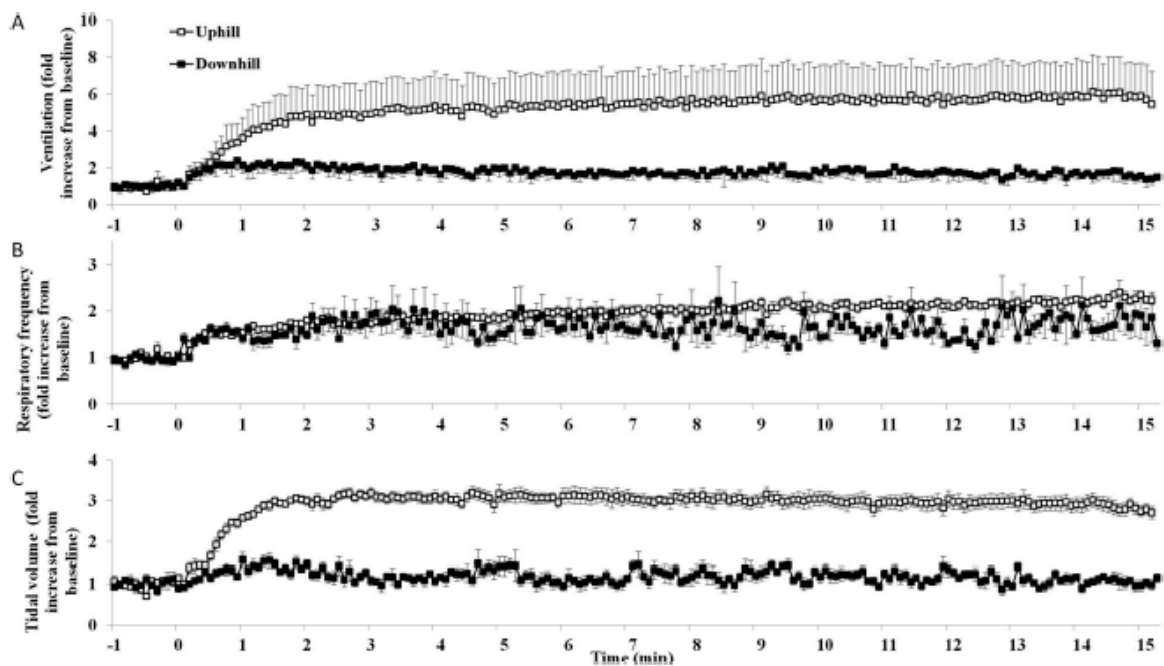


Figure 2. Time course of the ventilatory responses during the 15 min UR and DR trials (fold increase from baseline): panel A, pulmonary ventilation; panel B, respiratory frequency; panel C, tidal volume. Values are means \pm SD of 8 participants at each time point.

Whipp, 1983). Oxygen pulse was obtained from the ratio of $\dot{V}O_2$ to HR and was expressed in mL·beat⁻¹ (Whipp, Higgenbotham, & Cobb, 1996).

Statistical analysis

Statistical analyses were performed using Statistica (Version 13.0, Dell, Tulsa, OK). After testing for data distribution normality and variance homogeneity, two-way analyses of variance (ANOVAs) on repeated measures were performed to establish the effect of time (baseline, 3-min exercise, 15-min exercise, 3-min recovery) and exercise mode (UR, DR) on the cardiorespiratory and bLa responses, followed by Fischer's least significant difference post-hoc tests. Effect sizes were calculated based on Cohen's *d* for all post-hoc tests (Cohen, 1988) or partial eta-squared for the interaction effect of the two-way ANOVAs (Brown, 2008). *p* < .05 was considered statistically significant, and all results are expressed as mean ± SD.

Results

The cardiopulmonary responses to DR versus UR are presented in Figures 1 and 2 and were analyzed

according to their initial (3rd min of exercise) and delayed (last minute of exercise) phases of adjustment (Table 1).

Early phase of adjustment

All cardiorespiratory parameters significantly increased during rest after 3 min of UR (*p* < .05, ES = 1.4–13.7). During DR, increased cardiorespiratory responses were also observed after 3 min of exercise (*p* < .05, ES = 1.7–8.15) except for TV (*p* > .05, ES = 0.97) and RER (*p* > .05, ES = 0.90). At this point, RF was higher in DR versus UR (*p* < .05, ES = 0.66; Table 1), MCV was similar, and all other cardiorespiratory responses were attenuated in DR (*p* < .05, ES = 2.82–9.83).

At the end of the 15-min running trial

Metabolic coupling of the ventilation was 11% higher in DR versus UR (*p* < .05, ES = 1.13); RF was not significantly different (*p* > .05, ES = 0.68), but all other cardiorespiratory responses were significantly lower in DR (*p* < .05, ES = 3.12–12.7).

Table 1. Cardiopulmonary parameters during uphill running (UR) and downhill running (DR) trials.

Parameters	Slope	Timing of measurements			
		Baseline	3 min of exercise	15 min of exercise	Recovery 3 min
$\dot{V}O_2$ (L·min ⁻¹)	UR	0.7 ± 0.1	4.1 ± 0.3†	4.3 ± 0.3†	0.8 ± 0.1†
	DR	0.7 ± 0.2	1.7 ± 0.1*†	1.4 ± 0.1*†§	0.5 ± 0.1*
$\dot{V}O_2$ (mL·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	UR	9.6 ± 1.2	59.3 ± 4.9†	61.4 ± 3.9†	11.7 ± 1.3†
	DR	9.4 ± 2.2	24.1 ± 1.5*†	20.2 ± 1.8*†§	7.8 ± 1.2*
\dot{V}_E (L·min ⁻¹)	UR	20.6 ± 3	112.4 ± 16.5†	134.1 ± 19.4†§	34.5 ± 7.4†
	DR	24.8 ± 5.2	48.6 ± 8.4*†	39.6 ± 6.2 *†§	18.1 ± 1.4*
RF (breaths·min ⁻¹)	UR	23.3 ± 4.0	40.5 ± 4.6†	52.9 ± 9.1†§	32.9 ± 6.2†
	DR	29.2 ± 7.4	50.3 ± 15.0*†	48.3 ± 19.8†	22.1 ± 5.2*
TV (L)	UR	0.914 ± 0.155	2.789 ± 0.256†	2.558 ± 0.224†§	1.111 ± 0.124†
	DR	0.926 ± 0.146	1.072 ± 0.177*	0.976 ± 0.202*	0.966 ± 0.233
MCV (mL·L ⁻¹)	UR	32.4 ± 2.6	37.0 ± 3.8†	32.3 ± 4.8†§	24.3 ± 4.0†
	DR	26.5 ± 4.2*	35.2 ± 6.1†	35.8 ± 3.9†*	29.8 ± 5.2†*
$\dot{V}CO_2$ (L·min ⁻¹)	UR	0.6 ± 0.1	4.2 ± 0.5†	4.3 ± 0.3†	0.9 ± 0.1†
	DR	0.6 ± 0.2	1.3 ± 0.3*†	1.1 ± 0.3*†§	0.5 ± 0.1*
RER	UR	0.84 ± 0.08	1.02 ± 0.06†	1.01 ± 0.05†	1.10 ± 0.11†
	DR	0.90 ± 0.06	0.84 ± 0.09*	0.80 ± 0.09*†	0.87 ± 0.05*
HR (bpm)	UR	84 ± 11	158 ± 11†	172 ± 9†§	110 ± 15†
	DR	105 ± 13*	127 ± 14*†	118 ± 9*†§	100 ± 8*
%HRmax (%)	UR	46 ± 6	87 ± 5	95 ± 5	61 ± 8
	DR	57 ± 7	69 ± 7	64 ± 5	54 ± 5
% $\dot{V}O_2$ max (%)	UR	14 ± 2	88 ± 7	91 ± 6	18 ± 2
	DR	14 ± 3	36 ± 2	31 ± 4	12 ± 2
O ₂ pulse (mL·beat ⁻¹)	UR	7.9 ± 1.0	26.2 ± 3.3†	24.8 ± 2.9†	7.4 ± 0.5
	DR	6.2 ± 1.4	13.3 ± 2.1*†	11.9 ± 1.6†*	5.4 ± 1.0*

Note. Cardiopulmonary parameters during uphill running and downhill running. Values are means ± SD. *N* = 8 participants.

†*p* < .05 versus rest.

§*p* < .05 versus 3 min of exercise.

**p* < .1 versus 3 min of exercise.

†*p* < .05 versus UR at the same time point.

$\dot{V}O_2$ = oxygen uptake; \dot{V}_E = minute pulmonary ventilation; RF = respiratory frequency; TV = tidal volume; MCV = metabolic coupling of ventilation; $\dot{V}CO_2$ = carbon dioxide output; RER = respiratory exchange ratio; HR = heart rate; O₂ pulse = oxygen pulse.

Blood lactate responses

Blood lactate was 2.0 ± 0.6 mmol·L⁻¹ at baseline, increased to 9.0 ± 5.3 mmol·L⁻¹ after UR ($p < .05$, ES = 1.85), went down to 6.9 ± 4.8 mmol L⁻¹ after 10 min of passive recovery ($p < .05$, ES = 1.45), and decreased further to 2.2 ± 1.8 mmol·L⁻¹ 3 min after DR ($p < .05$, ES = 1.30). Therefore, the delta bLa was greater in UR (7.2 ± 6.0 mmol·L⁻¹) than in DR (-5.4 ± 4.0 mmol·L⁻¹; $p < .05$, ES = 2.47).

Delayed phase of adjustment

Ventilation (+31%), RF (+31%), and HR (+9%) significantly increased from the 3rd min to the end of exercise in UR ($p < .05$, ES = 1.23–1.66). Conversely, $\dot{V}O_2$ (+3%, $p > .05$, ES = 0.43) and $\dot{V}CO_2$ (+2%, $p > .05$, ES = 0.27) were not significantly changed in the same period. During DR, significant inverse, negative slow components were observed for $\dot{V}O_2$ (-16%, $p < .05$, ES = 1.72) and HR (-7%, $p < .05$, ES = 0.80). A similar tendency was also observed for $\dot{V}CO_2$ (-17%, $p = .078$, ES = 0.81), \dot{V}_E (-19%, $p = .067$, ES = 1.42), and O₂ pulse (-10%, $p = .074$, ES = 0.54). Consequently, ANOVAs revealed significant Time × Exercise Mode interactions for $\dot{V}O_2$, $\dot{V}CO_2$, \dot{V}_E , RF, TV, MCV, RER, HR, and O₂ pulse ($p < .05$, ES = 0.7–0.98).

After 3 min of passive recovery

Tidal volume (-13%, $p = .058$, ES = 1.09) was not significantly different in UR versus DR, but all other cardiorespiratory parameters were lower in DR ($p < .05$, ES = 1.02–3.92), except for MCV ($p < .05$, ES = 1.10; Table 1).

Discussion

The main findings of this study were threefold: (a) The magnitude of the cardiorespiratory responses was dramatically lower in high-slope ($\pm 15\%$) DR versus UR in well-trained endurance athletes; (b) a different \dot{V}_E pattern occurred during DR versus UR; and (c) an inverse, negative $\dot{V}O_2$ and HR slow component were observed in DR. Taken collectively, these results further emphasize the particular physiology of DR versus UR.

Magnitude and specificity of the cardiorespiratory and metabolic responses

The fitness level of our well-trained athletes ($\dot{V}O_{2\max} = 68 \pm 10$ mL·min⁻¹·kg⁻¹) together with the high slope ($\pm 15\%$) and duration of the running trials (15 min) made rather extreme and unique the

experimental conditions in which the athletes had to maintain a constant running velocity (8.5 ± 0.4 km·h⁻¹), especially during the UR trial. In these particular conditions, $\dot{V}O_2$ and \dot{V}_E were almost 3 times lower in DR versus UR together with lower bLa (2.2 ± 1.8 mmol·L⁻¹ vs. 9.0 ± 5.3 mmol·L⁻¹), supporting previous observations (Maciejczyk et al., 2013; Pyne et al., 1997). The difference in $\dot{V}O_2$ observed here between DR and UR at similar running speed was somewhat greater than that found in previous works demonstrating that $\dot{V}O_2$ in DR was about half the value measured during UR (Johnson, Benjamin, & Silverman, 2002; Minetti et al., 2002; Pivarnik & Sherman, 1990). However, these results were not directly comparable to the present data because of differences in treadmill slope, exercise intensity, and/or fitness level of the participants, which likely contributed to the differences in $\dot{V}O_2$ observed in DR versus UR (Abe et al., 2011; Maciejczyk et al., 2013). A 15% slope seems to exacerbate the $\dot{V}O_2$ differences in DR versus UR and likely increases the contribution of ECC and CON muscle actions,; respectively (Pringle, Carter, Doust, & Jones, 2002).

When looking at the cardiac responses, we found HR and O₂ pulse were lower in DR, suggesting that stroke volume and/or arterio-venous O₂ difference are probably also lower in DR versus UR. Both central and peripheral components of the O₂ cascade are therefore likely to have been less activated in our conditions of DR. Of note, the ratio in the magnitude of HR response (End Exercise – Baseline) in DR versus UR was not significantly different than for $\dot{V}O_2$, indicating that the HR response to DR and UR is probably similarly related to $\dot{V}O_2$ and therefore to metabolic demand. These results contrast with the elevated HR observed when cycling in ECC versus CON mode at similar $\dot{V}O_2$ (Dufour et al., 2004, 2007), suggesting that HR response to ECC exercise might be exercise mode-dependent.

Another original aim of the present study was to observe a specific \dot{V}_E pattern in DR versus UR. Respiratory frequency was similar in both running modes despite lower $\dot{V}O_2$, $\dot{V}CO_2$, HR, RER, and \dot{V}_E in DR, suggesting a more superficial \dot{V}_E pattern in DR versus UR. Such a specific \dot{V}_E pattern was also reported previously during ECC cycling, with greater RF and lower TV at \dot{V}_E rates and $\dot{V}O_2$ levels similar to those in the present study (Lechaue et al., 2014). Specific \dot{V}_E responses (i.e., higher $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ and $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$) were also reported during DR versus level running matched for $\dot{V}O_2$ (~ 2.2 L·min⁻¹) in active participants (Cook, Myers, Kelly, & Willems, 2015). Why DR performed at

similar $\dot{V}O_2$ to that of UR would lead to similar HR response but different \dot{V}_E patterns is presently unclear, but it might be linked to the unique motor activation strategy already described for ECC muscle actions (Enoka, 1996), possibly modulating the feedforward (i.e., central command) and feedback (i.e., from metaboreceptors and/or mechanoreceptors) signals integrated by the respiratory centers. Nevertheless, the more superficial ventilatory pattern observed during DR occurred despite unchanged MCV, indicating that \dot{V}_E rates are similarly driven by the metabolic requirements (i.e., $\dot{V}O_2$) in UR and DR exercise.

Initial and late cardiorespiratory responses to DR versus UR at high slopes

During the first 3 min of UR, $\dot{V}O_2$, \dot{V}_E , and HR reached 97%, 76%, and 92% of their end-exercise values, respectively. Between the 3rd min and end exercise in UR, a slow component occurred in most parameters (except $\dot{V}O_2$, $\dot{V}CO_2$, and TV), in line with previous studies demonstrating a slow component during heavy- and severe-intensity exercises (i.e., above lactate/ventilatory threshold; Poole & Jones, 2012). It is worth noting that our well-trained endurance athletes were still able to stabilize their $\dot{V}O_2$ during the high-intensity UR trial ($\sim 90\% \dot{V}O_{2max}$, 9 mmol·L⁻¹ bLa) in agreement with previous observations obtained for high-level athletes (Billat, Binsse, Petit, & Koralsztejn, 1998).

In contrast to UR running, we observed the development of inverse $\dot{V}O_2$ and HR slow components of negative amplitude during the DR trial (see Figure 1). Such an observation has never been reported to date and was described neither in ECC cycling (Dufour et al., 2007) nor in prolonged (40-min) DR (Westerlind, Byrnes, Harris, & Wilcox, 1994). Moreover, a high-intensity run performed as priming exercise has not been shown to impact $\dot{V}O_2$ kinetics during a subsequent high-intensity run (Jones et al., 2008). It is likely that such a negative $\dot{V}O_2$ slow component in DR occurs at low metabolic intensity when additional, presumably mechanical factors can contribute to $\dot{V}O_2$ control at the beginning of exercise. This observation is probably independent of the possible accumulated fatigue and/or higher bLa present at the start of the DR trial (Gaesser, Ward, Baum, & Whipp, 1994). The progressive reduction in $\dot{V}O_2$ observed in DR might be related to a progressive reduction in adenosine triphosphate (ATP) demand, which could originate from: (a) an ongoing improvement in intermuscular/intramuscular coordination during DR,

leading to lower ATP demand in late versus early exercise; or (b) a decreasing ATP requirement of muscle work during DR exercise, as previously documented during the course of fatiguing but also nonfatiguing exercises (Bangsbo, 1996).

In conclusion, the present study showed that DR versus UR at $\pm 15\%$ slope and $8.5 \pm 0.4 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ was associated with attenuated cardiorespiratory and metabolic responses in well-trained endurance athletes together with a more superficial (i.e., greater RF) \dot{V}_E pattern. Moreover, negative slow components were observed for $\dot{V}O_2$ and HR in DR. Chronic investigations are now needed to further explore the effects of training programs using DR as a novel training strategy emphasizing ECC muscle work.


What does this article add?

A given $\dot{V}O_2$ achieved during UR or DR ($\sim 1.4 \text{ L}\cdot\text{min}^{-1}$) resulted in similar exercise HR, which was not the case for ECC cycling (Dufour et al., 2007). Whether this finding also applies to higher-intensity and/or longer-duration DR could not be established from the present study and deserves further investigation. Due to the development of negative $\dot{V}O_2$ and HR slow components in DR, athletes might feel the first minutes of a DR training session are harder than they are later during the same session despite constant running velocity. The more superficial ventilatory pattern observed in DR despite lower \dot{V}_E suggests that athletes might feel greater dyspnea in DR versus UR, which could artificially increase the subjective evaluation of exercise intensity in DR, particularly when using ratings of perceived exertion (Tsukada et al., 2017). Taken together, these results indicate that DR requires careful monitoring of exercise intensity.

Acknowledgments

The authors thank all the athletes for the time donated and their enthusiastic participation.

ORCID

Marcel Lemire  <http://orcid.org/0000-0002-8023-0329>

References

- Abe, D., Fukuoka, Y., Muraki, S., Yasukouchi, A., Sakaguchi, Y., & Niihata, S. (2011). Effects of load and gradient on energy cost of running. *Journal of Physiological Anthropology*, 30(4), 153–160. doi:10.2114/jpa2.30.153

- Bangsbo, J. (1996). Physiological factors associated with efficiency in high intensity exercise. *Sports Medicine*, 22(5), 299–305. doi:10.2165/00007256-199622050-00003
- Billat, V., Binsse, V., Petit, B., & Koralsztejn, J. P. (1998). High level runners are able to maintain a VO₂ steady-state below VO₂max in an all-out run over their critical velocity. *Archives of Physiology and Biochemistry*, 106(1), 38–45. doi:10.1076/apab.106.1.38.4396
- Billat, V., Hill, D. W., Pinoteau, J., Petit, B., & Koralsztejn, J. P. (1996). Effect of protocol on determination of velocity at VO₂ max and on its time to exhaustion. *Archives of Physiology and Biochemistry*, 104(3), 313–321. doi:10.1076/apab.104.3.313.12908
- Billat, V., Lepretre, P. M., Heugas, A. M., Laurence, M. H., Salim, D., & Koralsztejn, J. P. (2003). Training and bioenergetic characteristics in elite male and female Kenyan runners. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 35(2), 297–304; discussion 305–296. doi:10.1249/01.MSS.0000053556.59992.A9
- Brown, J. D. (2008). Effect size and eta squared. *JALT Testing & Evaluation SIG Newsletter*, 12(1), 38–43.
- Carter, H., Jones, A. M., Barstow, T. J., Burnley, M., Williams, C. A., & Doust, J. H. (2000). Oxygen uptake kinetics in treadmill running and cycle ergometry: A comparison. *Journal of Applied Physiology*, 89(3), 899–907. doi:10.1152/jappl.2000.89.3.899
- Cohen, J. (1988). *Statistical power analysis for the behavioral sciences* (2nd ed.). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Cook, M. D., Myers, S. D., Kelly, J. S. M., & Willems, M. E. T. (2015). Effect of level and downhill running on breathing efficiency. *Sports*, 3, 12–20. doi:10.3390/sports3010012
- Dufour, S. P., Doutreleau, S., Lonsdorfer-Wolf, E., Lampert, E., Hirth, C., Piquard, F., ... Richard, R. (2007). Deciphering the metabolic and mechanical contributions to the exercise-induced circulatory response: Insights from eccentric cycling. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 292(4), R1641–R1648. doi:10.1152/ajpregu.00567.2006
- Dufour, S. P., Lampert, E., Doutreleau, S., Lonsdorfer-Wolf, E., Billat, V. L., Piquard, F., & Richard, R. (2004). Eccentric cycle exercise: Training application of specific circulatory adjustments. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 36(11), 1900–1906. doi:10.1249/01.MSS.0000145441.80209.66
- Enoka, R. M. (1996). Eccentric contractions require unique activation strategies by the nervous system. *Journal of Applied Physiology*, 81(6), 2339–2346. doi:10.1152/jappl.1996.81.6.2339
- Gaesser, G. A., Ward, S. A., Baum, V. C., & Whipp, B. J. (1994). Effects of infused epinephrine on slow phase of O₂ uptake kinetics during heavy exercise in humans. *Journal Applications Physiological* (1985), 77(5), 2413–2419. doi:10.1152/jappl.1994.77.5.2413
- Hoffman, M. D., Ong, J. C., & Wang, G. (2010). Historical analysis of participation in 161 km ultramarathons in North America. *International Journal of the History of Sport*, 27(11), 1877–1891. doi:10.1080/09523367.2010.494385
- Howley, E. T., Bassett, D. R., Jr., & Welch, H. G. (1995). Criteria for maximal oxygen uptake: Review and commentary. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 27(9), 1292–1301. doi:10.1249/00005768-199509000-00009
- Johnson, A. T., Benjamin, M. B., & Silverman, N. (2002). Oxygen consumption, heat production, and muscular efficiency during uphill and downhill walking. *Applied Ergonomics*, 33(5), 485–491. doi:10.1016/S0003-6870(02)00031-5
- Jones, A. M., DiMenna, F., Lothian, F., Taylor, E., Garland, S. W., Hayes, P. R., & Thompson, K. G. (2008). 'Priming' exercise and O₂ uptake kinetics during treadmill running. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 161(2), 182–188. doi:10.1016/j.resp.2008.02.001
- Karvonen, J., & Vuorimaa, T. (1988). Heart rate and exercise intensity during sports activities. Practical application. *Sports Medicine*, 5(5), 303–311. doi:10.2165/00007256-198805050-00002
- Lechateau, J. B., Perrault, H., Aguilaniu, B., Isner-Horobeti, M. E., Martin, V., Coudeyre, E., & Richard, R. (2014). Breathing patterns during eccentric exercise. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 202, 53–58. doi:10.1016/j.resp.2014.07.007
- Maciejczyk, M., Wiecek, M., Szymura, J., & Szygula, Z. (2013). Comparison of physiological and acid-base balance response during uphill, level and downhill running performed at constant velocity. *Acta Physiologica Hungarica*, 100(3), 347–354. doi:10.1556/APhysiol.100.2013.3.11
- Minetti, A. E., Moia, C., Roi, G. S., Susta, D., & Ferretti, G. (2002). Energy cost of walking and running at extreme uphill and downhill slopes. *Journal of Applied Physiology*, 93(3), 1039–1046. doi:10.1152/japplphysiol.01177.2001
- Pivarnik, J. M., & Sherman, N. W. (1990). Responses of aerobically fit men and women to uphill/downhill walking and slow jogging. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 22(1), 127–130. doi:10.1249/00005768-199002000-00020
- Poole, D. C., & Jones, A. M. (2012). Oxygen uptake kinetics. *Comprehensive Physiology*, 2(2), 933–996. doi:10.1002/cphy.c100072
- Pringle, J. S., Carter, H., Doust, J. H., & Jones, A. M. (2002). Oxygen uptake kinetics during horizontal and uphill treadmill running in humans. *European Journal of Applied Physiology*, 88(1–2), 163–169. doi:10.1007/s00421-002-0687-0
- Pyne, D. B., Baker, M. S., Telford, R. D., & Weidemann, M. J. (1997). A treadmill protocol to investigate independently the metabolic and mechanical stress of exercise. *Australian Journal of Science and Medicine in Sport*, 29(3), 77–82.
- Tsukada, S., Masaoka, Y., Yoshikawa, A., Okamoto, K., Homma, I., & Izumizaki, M. (2017). Coupling of dyspnea perception and occurrence of tachypnea during exercise. *The Journal of Physiological Sciences*, 67(1), 173–180. doi:10.1007/s12576-016-0452-5
- Wasserman, D. H., & Whipp, B. J. (1983). Coupling of ventilation to pulmonary gas exchange during nonsteady-state work in men. *Journal of Applied Physiology: Respiratory, Environmental and Exercise Physiology*, 54(2), 587–593. doi:10.1152/jappl.1983.54.2.587
- Westerlind, K. C., Byrnes, W. C., Harris, C., & Wilcox, A. R. (1994). Alterations in oxygen consumption during and between bouts of level and downhill running. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 26(9), 1144–1152. doi:10.1249/00005768-199205001-00343
- Whipp, B. J., Higgenbotham, M. B., & Cobb, F. C. (1996). Estimating exercise stroke volume from asymptotic oxygen pulse in humans. *Journal of Applied Physiology*, 81(6), 2674–2679. doi:10.1152/jappl.1996.81.6.2674

1.3. Principaux résultats

Lors d'un exercice de course à pied à même vitesse (i.e., 8,5 km·h⁻¹) en montée vs descente (pente de ± 15%), tous les paramètres cardiorespiratoires ont augmenté de manière significative dans les deux conditions lorsqu'on compare la troisième minute au démarrage de l'exercice (composante rapide), sauf le volume courant et le quotient respiratoire en descente. La FR était supérieure en descente vs montée après 3 minutes d'effort, tandis que les autres paramètres cardiorespiratoires étaient atténués en descente. En fin d'exercice (15^{ème} min), la FR était similaire, mais tous les autres paramètres cardiorespiratoires étaient plus faibles en descente vs montée (Figure 24). En résumé, chez des coureurs entraînés à même vitesse de course, i) l'amplitude des réponses cardiorespiratoires était amoindrie en course en descente vs montée, excepté la FR ii) un pattern ventilatoire différent est apparu en course en descente, avec une ventilation plus superficielle (FR identique pour un V_T plus faible) et iii) une composante lente négative de $\dot{V}O_2$ et de FC a été observée en course en descente.

1.4. Résultats secondaires

En comparant les réponses cardiaques, la FC et le pouls en O₂ (11,9 vs 24,8 ml·battement⁻¹) étaient inférieurs en course en descente, suggérant un volume d'éjection systolique et une différence artérioveineuse en O₂ moindres en course en descente versus montée.

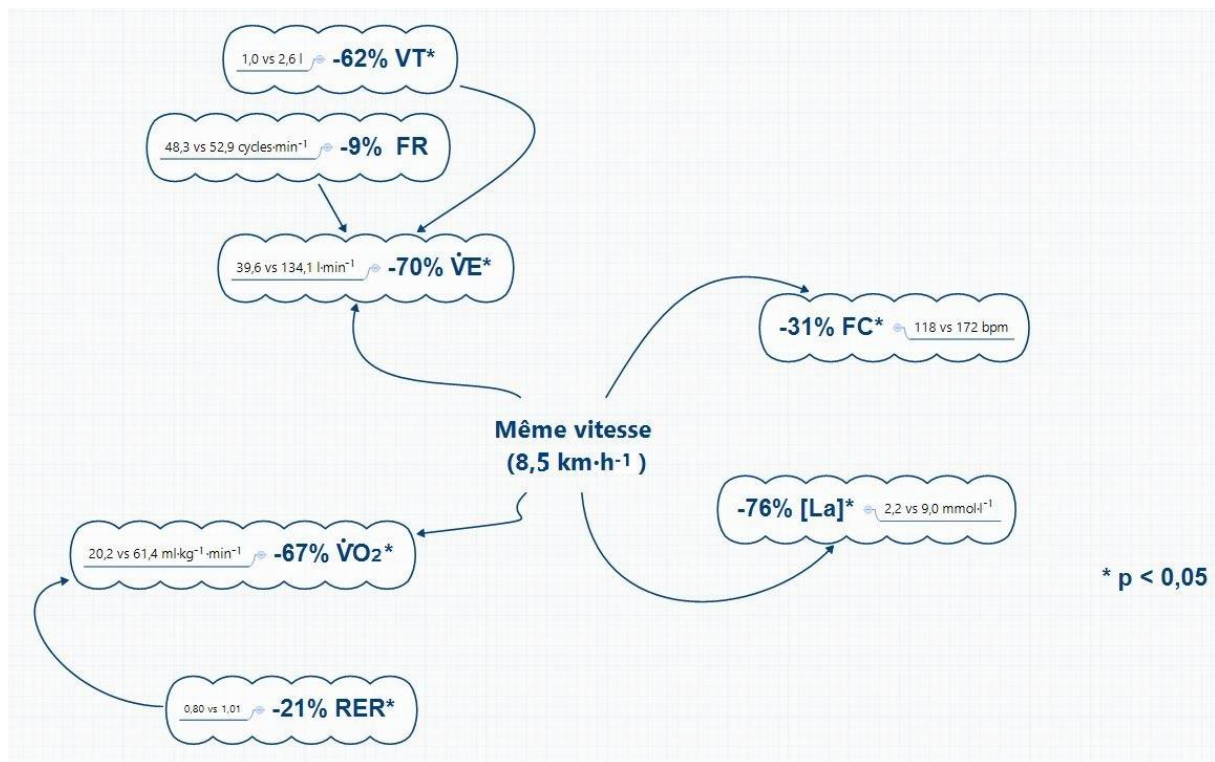


Figure 24 : différence de réponses physiologiques en course en descente vs montée à même vitesse (8,5 km·h⁻¹)
 A même vitesse et pente identique (15%), les réponses cardiorespiratoires sont plus faibles en course en descente vs montée ; % de différence à la 15^{ème} min de course en descente vs montée, * course en descente vs montée, p < 0,05

2^{EME} ETUDE : COMPARAISON DES REPONSES CARDIORESPIRATOIRES EN COURSE EN MONTEE VS DESCENTE CHEZ LE COUREUR ENTRAINE

2^{EME} ETUDE, PARTIE A – DURMAX : COMPARAISON DES REPONSES CARDIORESPIRATOIRES MAXIMALES EN COURSE EN MONTEE VS DESCENTE CHEZ LE COUREUR ENTRAINE

1. Présentation de l'étude

Les protocoles « classiques » pour déterminer $\dot{V}O_{2max}$ impliqueraient l'utilisation d'un ergocycle ou d'un tapis roulant (Shephard, 1984). L'atteinte de $\dot{V}O_{2max}$ est possible aussi bien lors d'exercices incrémentaux maximaux que de tests à allure constante élevée (Midgley et al., 2007). Ces connaissances nous laissent supposer que $\dot{V}O_{2max}$ peut être atteinte de différentes manières et ne serait pas dépendante du protocole (Midgley et al., 2008), du moins pour des coureurs entraînés. La course en descente, à une vitesse donnée, nécessite une action musculaire frénatrice (i.e., excentrique) (Lienhard, Lauermann, et al., 2013). Au contraire, en course en montée, les actions musculaires concentriques sont principalement responsables de la propulsion (Gottschall & Kram, 2005). Dans notre première étude, nous avons notamment observé qu'à vitesse et pente égales, les réponses cardiorespiratoires étaient amoindries lors de la course en descente par rapport à la course en montée (Lemire et al., 2018). Cela suggérerait que l'atteinte de $\dot{V}O_{2max}$ en course en descente serait conditionnée par l'atteinte d'une vitesse de course très importante. Si lors d'un test incrémental maximal « classique », soit une défaillance de transport de l'O₂ au muscle squelettique, soit son utilisation subséquente, pourrait limiter la performance maximale de l'exercice, le recrutement d'athlètes entraînés, plus aptes à soutenir des vitesses de course très élevées, devrait permettre d'atteindre une $\dot{V}O_{2max}$ équivalente lors de tests en course en descente vs à plat vs en montée.

De plus, la programmation d'exercice de course en descente, notamment pour les traileurs, nécessiterait de connaître leur $\dot{V}O_{2max}$ en descente, notamment dans le but de quantifier la charge de leur entraînement.

Lors de la course en descente dans une pente faible (-5%), la $\dot{V}O_2$ pic observée chez des coureurs entraînés en endurance est environ 15% inférieure à leur $\dot{V}O_{2max}$ atteinte à plat (0%), malgré une vitesse 7% supérieure en descente (24,6 vs 23,0 km·h⁻¹) (Liefeldt et al., 1992). Il est important de souligner que les durées des paliers du test utilisé sont très courtes (i.e., seulement 30 sec) et que la pente est très faible. Dans ces conditions, la composante excentrique de l'action musculaire des membres inférieurs est probablement limitée et nous pouvons également relever l'absence de comparaison directe avec un test incrémental maximal en montée qui privilégie la sollicitation des contractions musculaires concentriques. A une intensité métabolique sous-maximale (2 et 4 mmol·l⁻¹ de lactate sanguin correspondant respectivement à 70 et 80% de $\dot{V}O_{2max}$) lors de courses en montée, à plat et en descente (respectivement 5%, 0% et -5%), il a été observé que les sujets entraînés étaient capables d'atteindre des vitesses bien supérieures en descente vs montée vs plat (respectivement +54 et +41%) (Kolkhorst et al., 1996). Ainsi, les réponses cardiorespiratoires de la course en descente ont été largement inexplorées et, par exemple, nous ne savons pas actuellement si des coureurs entraînés et familiarisés à la course en descente sont en fait capables d'atteindre $\dot{V}O_{2max}$ en descente à des hautes vitesses et des pentes plus raides (> 10%).

Bien que la vitesse associée à $\dot{V}O_{2max}$ soit prioritairement limitée par $\dot{V}O_{2max}$ à plat (Billat et al., 1996) et en montée (Balducci et al., 2016), la force des muscles extenseurs des membres inférieurs pourrait être d'une importance non négligeable lors de la course à plat à haute intensité (Denadai, de Aguiar, de Lima, Greco, & Caputo, 2017) ou lors de courses de trails (Balducci et al., 2017). L'endurance musculaire des membres inférieurs, notamment des extenseurs de hanche et de genou influence les paramètres cinématiques de la foulée, tels que l'amplitude de foulée, la fréquence de foulée et les temps de contact et de suspension lors de la course à plat à $v\dot{V}O_{2max}$ chez des sujets entraînés (Hayes, Bowen, & Davies, 2004). Pourtant, la contribution de la force musculaire des membres inférieurs à $v\dot{V}O_{2max}$ en course en montée et en descente n'est pas clairement établie aujourd'hui.

C'est pourquoi, le but principal de cette étude est de déterminer si les réponses cardiorespiratoires maximales peuvent être atteintes par des athlètes entraînés en course en descente aussi bien qu'en course à plat ou en montée, et cela malgré des vitesses de courses très différentes. Le second but de cette étude est de savoir si la

force musculaire des extenseurs des membres inférieurs est impliquée dans $\dot{V}O_{2max}$ en course en descente, à plat et en montée.

2. Résultats

Ces résultats font l'objet d'un article soumis à *Medecine & Science in Sports & Exercise*.

Submission type: Original investigation

INCREMENTAL DOWNHILL RUNNING IN ENDURANCE-TRAINED ATHLETES: CAN $\dot{V}O_{2MAX}$ BE REACHED?

Authors: Marcel LEMIRE^{1,2,*}, Thomas J. HUREAU^{1,2}, Romain REMETTER^{1,3}, Bernard GENY^{1,3}, Blah Y. L. KOUASSI², Evelyne LONSDORFER^{1,3}, Marie-Eve Isner-Horobet^{1,4}, Fabrice FAVRET^{1,2}, Stéphane P. DUFOUR^{1,2}

¹ *University of Strasbourg, Faculty of Medicine, Translational Medicine Federation (FMTS), EA 3072, Strasbourg, France;* ² *University of Strasbourg, Faculty of Sport Sciences, Strasbourg, France;* ³ *University Hospitals of Strasbourg, Physiology and Functional Explorations Department, Civil Hospital, Strasbourg, France;* ⁴ *University of Strasbourg, Physical and Rehabilitation Medicine Department, University Institute of Rehabilitation Clémenceau, Strasbourg, France.*

Corresponding author:

*Marcel Lemire, University of Strasbourg, Faculty of Sport Sciences, 14, rue René Descartes, 67084 Strasbourg, France

Tel: +33 6 51 52 50 92; Fax:+33 3 68 85 66 75; Email: marcel.lemire@unistra.fr

The results of the study are presented clearly, honestly, and without fabrication, falsification, or inappropriate data manipulation. No funding was received for this study from National Institutes of Health (NIH), Wellcome Trust, Howard Hughes Medical Institute (HHMI) or others. The authors report no conflict of interest. The results of the present study do not constitute endorsement by the American College of Sports Medicine.

Preferred running head: Peak cardiorespiratory responses in running at different slopes

Text-only word count: 4143

Abstract word count: 274

Number of figures: 3

Number of tables: 2

Number of references: 26

Declarations of interest: none.

ABSTRACT

Purpose: The purpose of this study was twofold: i) to determine if well-trained athletes can achieve similar peak oxygen uptake ($\dot{V}O_{2\text{peak}}$) in downhill running (DR) versus level (LR) or uphill running (UR), and, ii) to investigate if lower limb extensor muscle strength is related to the velocity at $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ ($v\dot{V}O_{2\text{peak}}$) in DR, LR and UR. **Methods:** After 4 familiarization sessions to DR, 8 well-trained athletes completed maximal incremental tests in LR, DR (-15% slope) and UR (+15% slope) on a treadmill while cardiorespiratory responses and spatiotemporal running parameters were continuously measured. All athletes were also tested for maximal voluntary isometric strength of the hip and knee extensors and plantar flexors. **Results:** Peak oxygen uptake was ~16-18% lower in DR vs LR and UR despite much greater $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ (22.7 vs 18.7 and 9.3 $\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$ respectively). At $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$, longer stride length and shorter contact time occurred in DR vs LR and UR. Knee extensor and plantar flexor maximal isometric strength did not correlate with $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ in any condition whereas hip extensor isometric strength did correlate negatively to $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ in DR, LR and UR ($r=-0.86$ to -0.96 , $p<0.05$). At similar $\dot{V}O_2$, higher heart rate and ventilation were observed in DR vs LR and UR, associated with a more superficial ventilation pattern. **Conclusions:** This study demonstrates that well-trained endurance athletes, accustomed to DR, achieved lower $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ despite higher $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ during DR vs LR or UR maximal incremental tests. The specific heart rate and ventilation responses observed in DR might originate from altered running gait and increased lower limb musculotendinous mechanical loading, furthering our understanding of the particular physiology of DR, ultimately contributing to optimize trail race running performance.

Key words: oxygen uptake, downhill running, uphill running, incremental test, eccentric muscle action

INTRODUCTION

Paragraph 1. Downhill running (DR) at a given pace requires braking muscle actions from the lower limb muscles and is considered as an eccentrically-biased exercise modality (Lindstedt et al., 2001). In contrast, uphill running (UR) preferentially requires concentric locomotor muscle actions (Lindstedt et al., 2001). Eccentric exercises are increasingly attractive in order to combine a high level of mechanical muscle stimulation (i.e., high muscle tension) while limiting the associated energy expenditure (Dufour et al., 2007). When compared at the same absolute running speed, DR is characterized by a lower metabolic cost compared to uphill running (Lemire et al., 2018). Therefore, the slope of the oxygen uptake / running velocity relationship is flatter in DR vs UR (Liefeldt et al., 1992) and high DR velocities can be reached at submaximal levels of oxygen uptake (Townshend et al., 2010).

Paragraph 2. During DR at relatively low slope (-5%), the peak oxygen uptake ($\dot{V}O_{2peak}$) observed in endurance trained subjects was ~15% lower than the maximal oxygen uptake ($\dot{V}O_{2max}$) achieved during level running (LR) (58 vs 68 ml·min⁻¹·kg⁻¹, respectively) despite 7% higher running velocity in DR (24.6 vs 23.0 km·h⁻¹, respectively) (Liefeldt et al., 1992). It should be specified that the incremental stages used in this study were very short (i.e., only 30 s) and the DR slope was low. In these conditions, eccentric muscle contribution within the lower limbs is likely to have been limited, with no direct comparison to an uphill maximal incremental test, eliciting preferentially concentric muscle contractions. At similar submaximal metabolic intensity (2 and 4 mmol·l⁻¹ blood lactate corresponding to 70 and 80% $\dot{V}O_{2max}$ respectively) during UR, level and DR (+5%, 0% and -5% slope, respectively), it was also observed that untrained subjects were able to reach much higher running velocities in DR (+54 and +41% respectively) (Kolkhorst et al., 1996). Therefore, the cardiorespiratory and metabolic responses to maximal DR running remain largely unexplored and, for instance, we

do not currently know whether endurance trained athletes can actually reach $\dot{V}O_{2\max}$ in DR at high velocity and steeper slopes ($> 10\%$).

Paragraph 3. Although the velocity associated with $\dot{V}O_{2\max}$ ($v\dot{V}O_{2\max}$) is thought to be primarily limited by $\dot{V}O_{2\max}$ in LR (V. Billat & J. P. Koralsztein, 1996) and UR (Balducci et al., 2016), the strength of the lower limb extensor muscles might be of increasing importance during level running at high intensity (Denadai et al., 2017) or in trail running races (Balducci et al., 2017). Lower limb muscular endurance of the knee and hip extensors muscles is also known to modulate kinematic stride parameters such as stride length, stride frequency, contact time and flying time during level running at $v\dot{V}O_{2\max}$ in trained subjects (Hayes et al., 2004). However, the contribution of lower limb muscle strength in $v\dot{V}O_{2\max}$ during UR and DR is still unclear.

Paragraph 4. Therefore, the main purpose of this study was to determine whether maximal cardiorespiratory responses can be reached by endurance trained athletes in DR as well as in LR and UR, despite very different running velocities. The secondary purpose of this study was to investigate if lower limb extensor muscle strength is involved in $v\dot{V}O_{2\max}$ in DR, LR and UR.

METHODS

Participants

Paragraph 5. A group of eight male endurance-trained runners participated in this study (age: 29 ± 4 [mean \pm SEM] years; height: 1.74 ± 0.01 m; body mass: 61.8 ± 1.8 kg; $\dot{V}O_{2\max}$: 68.0 ± 2.2 ml \cdot min $^{-1}\cdot$ kg $^{-1}$; $v\dot{V}O_{2\max}$: 18.7 ± 0.5 km \cdot h $^{-1}$). All athletes were informed of the benefits and risks of this investigation prior to giving their written informed consent to participate in this study. All runners were instructed not to consume alcohol or caffeine and to refrain from

strenuous and exhaustive exercise 24h prior to each test. They were healthy, without current injuries and did not take any medication. The experiment was previously approved by our Institutional Review Board and complied with the Declaration of Helsinki (CPP18-039a/2108-A00700-55).

Experimental design

Paragraph 6. Each athlete visited the laboratory 8 times to perform each of the following experimental tests: i) a LR (0% slope) incremental test, ii) isometric maximal voluntary contractions with the extensor muscles of the three joints of the lower limb, iii) four DR familiarization sessions, iv) a DR (-15% slope) incremental test, v) an UR (+15% slope) incremental test. The last two tests were performed on randomized order with one-week of recovery in between. The whole study was performed in a one-month time window for each subject.

Maximal incremental running tests in level, uphill and downhill conditions

Paragraph 7. All athletes performed the three incremental tests until exhaustion on a motorized treadmill (Pulsar, H/P Cosmos, Nussdorf-Traunstein, Germany). At the first session (visit 1), the participants performed the LR test: the first stage began at 13 km·h⁻¹ during 2 min and the running velocity increased by 1 km·h⁻¹ every 2 min. In UR, the first stage began at 5 km·h⁻¹ during 2 min and the running velocity was increased by 0.5 km·h⁻¹ every 2 min, whereas in DR, the first stage began at 12.5 km·h⁻¹ during 2 min and the running velocity was increased by 1.5 km·h⁻¹ every 2 min. These protocols were established to achieve exhaustion in all athletes in less than 20 min. Each test was performed until volitional exhaustion and oxygen uptake ($\dot{V}O_2$), carbon dioxide output ($\dot{V}CO_2$), ventilation ($\dot{V}E$), respiratory frequency, tidal volume and respiratory exchange ratio were collected breath-by-breath through a facemask with an open-circuit metabolic cart with rapid O₂ and CO₂

analyzers (Metamax Cortex, Leipzig, Germany). Before each exercise test, the pneumotachograph as well as the O₂ and CO₂ analyzers were calibrated according to manufacturer's instructions. Heart rate (HR) was continuously measured (Polar, Kempele, Finland). $\dot{V}O_{2\max}$ was defined as the highest 30 s $\dot{V}O_2$ value in each test. The velocity associated with $\dot{V}O_{2\max}$ was determined as the minimal velocity associated to $\dot{V}O_{2\max}$ (L. V. Billat & J. P. Koralsztejn, 1996). The first ventilatory threshold was determined as a breakpoint in the plot of $\dot{V}CO_2$ as a function of $\dot{V}O_2$. At that point, the ventilatory equivalent for O₂ ($\dot{V}E/\dot{V}O_2$) increases without an increase in ventilatory equivalent for CO₂ ($\dot{V}E/\dot{V}CO_2$). The second ventilatory threshold was located between the first ventilatory threshold and $\dot{V}O_{2\max}$, when $\dot{V}E/\dot{V}CO_2$ starts to increase while $\dot{V}E/\dot{V}O_2$ continues to rise (Beaver et al., 1986). For clarity and because $\dot{V}O_{2\max}$ was not reached in DR, we used the terminology “peak” values to refer to the maximal values achieved for a given parameter in each experimental condition.

Paragraph 8. Muscle soreness was assessed 24h and 48h after each maximal running test, using a scale of perceived soreness (0 for no soreness to 10 for maximal soreness) (Westerlind et al., 1994) for each of the four following muscle groups: plantar flexors, knee extensors, knee flexors and hip extensors (Dick & Cavanagh, 1987).

Paragraph 9. Blood lactate concentration (Lactate Scout+, EKF Diagnostics, Leipzig, Germany) was assessed from earlobe blood samples (200 μ l of blood) before and at 1 and 3 minutes of recovery after each maximal incremental running test.

Lower limb extensor muscle strength

Paragraph 10. At visit 2 and following a 10-min cycling warm-up at 1 W·kg⁻¹, hip, knee and ankle extensors strength was tested using isometric maximal voluntary contractions with a commercially available dynamometer (Con-Trex MJ; CMV AG, Dübendorf, Switzerland).

Knee extensors were assessed at 90° of knee flexion while the participants were in a seated position. The alignment between the dynamometer rotational axis and the knee joint rotation axis (lateral femoral epicondyle) was checked before each trial. Plantar flexors were assessed at 90° while the participants were positioned in dorsal decubitus with the knee and hip extended. Hip extensors were evaluated at 90° in dorsal decubitus position with the tested leg bent to use mainly the gluteus maximus muscle. For all athletes, the right limb has been used for evaluation. During each assessment, the athletes were asked to grasp onto handholds. For each joint, 3 trials were performed and isometric maximal voluntary contractions was measured with gravity correction over a 5 s maximal effort. The highest score reached in three attempts was retained for each tested joint. All measurements were performed by the same experienced investigator.

Downhill running familiarization sessions

Paragraph 11. To minimize muscle damages and improve the lower limb coordination required during DR, the athletes were familiarized to DR using 4 separate trials at constant negative slope of -15% with the velocity expressed in percent of level $\dot{V}O_{2max}$: trial 1) 5-min DR at 60-70% $\dot{V}O_{2max}$; trial 2) 10 min DR at 60-90% $\dot{V}O_{2max}$ (4 min at 60% $\dot{V}O_{2max}$, then 2 min stages with 10% $\dot{V}O_{2max}$ increment); trial 3) 16 min DR (5 min DR at 60%, 5 min at 80%, 3 times 1 min at 100% $\dot{V}O_{2max}$ with 1 min DR recovery at 60% $\dot{V}O_{2max}$ between each bout); and trial 4) similar to previous session with interval intensity fixed at 120% $\dot{V}O_{2max}$.

Spatiotemporal parameters

Paragraph 12. Spatiotemporal parameters were measured using an infrared optical system (Optojump Next; Microgate, Bolzano, Italy). The device used two parallel bars of 2-m long that were placed on the lateral sides of the treadmill. Before each test, the device was systemically calibrated for each subject: the shoes length was measured (number of LEDs) by

maintaining a foot on the treadmill between the bars. Contact time (s), stride length (cm) and step frequency ($\text{steps}\cdot\text{s}^{-1}$) were measured during the last 30 s of each stage for all maximal incremental tests.

Statistical Analysis

Paragraph 13. Statistical analyses were performed using Statistica (13.0, Tulsa, Oklahoma, USA). All data are expressed as mean \pm standard error of the mean (SEM). After testing for data distribution normality and variance homogeneity, one-way ANOVAs with repeated measures were performed to assess the differences in the cardiorespiratory, blood lactate and stride kinematic parameters observed at maximal effort and at the ventilatory thresholds in each exercise mode (i.e., LR, UR and DR) as well as to compare the linear regression's slope/intercept during each maximal incremental test. When significant effects were observed, Tukey's honestly significant difference post-hoc tests were used to localize the significant differences. Pearson's product moment correlation coefficients (r) were used to assess the intensity of the relations between variables. For all these analyses, $p \leq 0.05$ was considered statistically significant.

RESULTS:

Running velocities, cardiorespiratory and metabolic responses at exhaustion

Paragraph 14. $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ was similar in UR and LR ($p = 0.64$) but lower in DR ($-16 \pm 2\%$ and $-18 \pm 2\%$ vs LR and UR respectively, $p < 0.05$, Fig. 1A, Table 1). Downhill running $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ was $22 \pm 2\%$ higher and UR $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ was $49 \pm 1\%$ lower, compared to LR $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$. These 3 velocities were all together significantly correlated ($r = 0.80$ to 0.90 , all $p < 0.05$, Fig. 2).

Absolute vertical $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ was $146 \pm 5\%$ higher in DR vs UR ($p < 0.05$, Table 1). Post-exercise blood lactate concentrations were similar between UR and LR but significantly lower in DR vs UR and LR ($-54 \pm 6\%$ and $-59 \pm 6\%$ respectively, $p < 0.05$) and the same observation was also made for the respiratory exchange ratio ($-7 \pm 2\%$ and $-9 \pm 2\%$ respectively, $p < 0.05$).

Paragraph 15. Despite significantly different $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ among conditions (from 49 to 122% of LR $\dot{V}O_{2\text{peak}}$), peak HR (HR_{peak}) was similar in the 3 running modalities (all $p > 0.05$, Fig. 1B, Table 1). Peak ventilation ($\dot{V}E_{\text{peak}}$) was lower in DR than in LR and UR ($-16 \pm 4\%$ and $-17 \pm 3\%$ respectively, $p < 0.05$). In DR, peak tidal volume was reduced compared to LR and UR ($-18 \pm 3\%$ and $-25 \pm 3\%$ respectively, $p < 0.05$), whereas peak respiratory frequency tended to be higher in DR vs UR ($11 \pm 4\%$, $p = 0.061$) (Table 1).

INSERT FIGURE 1, 2 AND TABLE 1 ABOUT HERE

Submaximal cardiorespiratory responses and metabolic thresholds

Paragraph 16. The linear regression slope of the $\dot{V}O_2$ /running velocity relationship was higher in UR vs LR and DR ($+208\%$ and $+262\%$ respectively, both $p < 0.05$) and tended to be lower (-21%) in DR vs LR ($p = 0.07$) (Fig. 1A). Therefore, at similar running velocity ($14 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$), $\dot{V}O_2$ was 36% lower in DR vs LR ($p < 0.05$). The linear regression slope of the HR/running velocity relationship was higher in UR vs LR and DR (both $p < 0.05$) but not significantly different in DR vs LR (Fig. 1B). Again, at a given running velocity ($14 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$), HR was significantly lower in DR vs LR (-13% , $p < 0.05$). However, at similar $\dot{V}O_2$ ($\sim 44 \pm 1 \text{ ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$, $p > 0.05$), HR was higher in DR compared to LR and UR ($+14$ and $+16\%$ respectively, $p < 0.05$; Fig. 3, panel A) with no difference between LR and UR ($p > 0.05$). In

the same condition of similar $\dot{V}O_2$ ($\sim 44 \text{ ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$, $p > 0.05$), $\dot{V}E$ was higher in DR vs LR and UR (+26% and +21% respectively $p < 0.05$) together with lower tidal volume (-16% and -19% respectively, $p < 0.05$) and higher respiratory frequency (+47%, both $p < 0.05$) (Fig. 3, panels B, C and D).

INSERT FIGURE 3 ABOUT HERE

Paragraph 17. Running velocity at the first ventilatory threshold was higher in DR ($17.7 \pm 0.5 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) vs LR ($14.5 \pm 0.4 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) vs UR ($6.3 \pm 0.2 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) whereas absolute $\dot{V}O_2$ was lower (all $p < 0.05$) with no difference in HR. Of note, the second ventilatory threshold was identified in only 4 out of the 8 athletes and these athletes had all a $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ in LR above $70 \text{ ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$. In the 4 remaining athletes, the ventilatory parameters did not match the required criteria for the second ventilatory threshold determination. When present, the running velocity at the second ventilatory threshold was also greater in DR ($21.8 \pm 0.4 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) vs LR ($17.1 \pm 0.5 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) vs UR ($8.0 \pm 0.3 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) despite lower absolute $\dot{V}O_2$ (all $p < 0.05$) and similar HR.

Strength assessment and spatiotemporal parameters

Paragraph 18. Values from the maximal isometric muscle strength assessments are presented in Table 2. Maximum isometric hip extensor torque was inversely correlated with $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ in LR, UR and DR ($r = -0.98$, $r = -0.96$, $r = -0.86$, respectively, all $p < 0.05$). Of note, total lower limb maximal strength was $839 \pm 49 \text{ Nm}$ and was also inversely correlated to $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ in LR, UR and DR ($r = -0.96$, $r = -0.96$, $r = -0.78$, respectively, all $p < 0.05$). The hip

extensor/plantar flexor ratio inversely correlated to $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ in LR, UR and DR ($r = -0.86$, $r = -0.79$, $r = -0.83$, respectively, all $p < 0.05$) and a similar tendency was also noted for the hip extensor/knee extensor ratio ($p = 0.057$ to 0.087).

INSERT TABLE 2 ABOUT HERE

Paragraph 19. At maximal effort in DR, stride length was $16 \pm 3\%$ higher than in LR and $121 \pm 8\%$ higher than in UR (Table 1, all $p < 0.05$) together with $41 \pm 16\%$ and $59 \pm 12\%$ shorter contact time than in LR and UR respectively (all $p < 0.05$). Of note, stride frequency at maximal effort in DR was not different to LR ($p > 0.05$), but significantly higher than in UR condition ($7 \pm 3\%$, $p < 0.05$).

Delayed onset muscle soreness

Paragraph 20. No delayed onset muscle soreness was reported after LR or UR for all athletes. Muscle soreness perceived 24 h and 48 h after DR (4.5 ± 0.8 and 3.7 ± 1.0 respectively) were significantly higher than in the two other conditions as no delayed onset muscle soreness was reported after LR or UR for all athletes.

DISCUSSION

Paragraph 21. The present study is the first systematic comparison of the cardiorespiratory responses of well-trained endurance athletes to maximal incremental tests in UR, LR and DR using severe slopes ($\pm 15\%$). The results show that: (1) $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ is attenuated despite greater

$v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ in DR compared to LR and UR; (2) $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ in DR, LR and UR are all together correlated; (3) HR_{peak} is achieved at maximal effort whatever the treadmill slope; (4) at similar $\dot{V}O_2$, higher heart rate and a more superficial ventilation pattern were observed in DR vs LR and UR; (5) $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ is inversely correlated to hip and total extensor muscle strength.

Maximal incremental DR does not allow reaching $\dot{V}O_{2\text{max}}$

Paragraph 22. Our results showed that well-trained endurance runners are able to achieve $\dot{V}O_{2\text{max}}$ during an incremental test in UR or LR but not in DR condition. Although they were familiarized to DR on the treadmill (4 sessions) and used to compete in outdoor trail races including downhill sections, our runners still displayed ~16-18% lower $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ values in DR compared to LR or UR. Of note, blood lactate measured at exhaustion after the DR test was also much lower compared to LR and UR (Table 1), further emphasizing the reduced metabolic cost of high intensity DR. Therefore, the present results suggest that DR allows reaching very high running velocities (i.e., >122% of LR $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$) together with reduced but still high muscle metabolic stimulation (i.e., > 80% of LR $\dot{V}O_{2\text{peak}}$). Greater running velocities were also noted in DR vs LR and UR at the first and the second ventilatory thresholds despite lower $\dot{V}O_2$. Using the $\dot{V}O_2$ /running velocity regression equation in DR, we extrapolated that our runners would have been able to sustain a running velocity of ~27.2 km·h⁻¹ for 2 min in order to reach $\dot{V}O_{2\text{max}}$ in DR. Such a high running velocity is ~20% higher than their actual $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ in DR and clearly outpaced our subjects' physical capacity.

Paragraph 23. Collectively, our results are in accordance with Liefeldt's et al. (Liefeldt et al., 1992) albeit these authors used a minimal negative slope (about -5%), and confirm that the low metabolic cost of DR persists at much greater DR slopes (-15%) despite high running velocities. The lower $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ observed in DR (i.e., mainly eccentric muscle actions) vs UR

(i.e., mainly concentric muscle contractions) is also in line with data recently reporting attenuated $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ (~-30%) in maximal incremental eccentric vs concentric cycling in untrained subjects (Lipski et al., 2018). The combination of lower $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ despite much greater running velocity suggests that O_2 delivery to working muscles might not be a limiting factor during an incremental DR test (Liefeldt et al., 1992). Running kinematic data indicated that $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ occurred at greater stride length and shorter contact time in DR vs LR vs UR respectively. Moreover, $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ tended to correlate with stride length and stride frequency in DR ($r = 0.82-0.83$, $p = 0.081-0.085$ respectively), further suggesting a possible contribution of lower limb mechanics in limiting $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ in DR vs LR and UR. Nevertheless, the exact mechanisms explaining why high intensity DR is associated with such low metabolic costs are still not clear to date but could include i) altered muscle recruitment (Abbott et al., 1952); ii) non-ATP dependent mechanical detachment of actin/myosin cross-bridges (Huxley, 1957), and, iii) greater reliance on the spring properties of the muscle-tendon units within the lower limbs (Herzog, 2014). These specific features of DR and more generally eccentrically-biased exercises (e.g., cycling, stepping) warrants further investigations.

Specific heart rate and ventilation responses during maximal incremental DR

Paragraph 24. Although $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ was lower in DR vs LR and UR, an important finding of this study was to observe similar HR_{peak} among conditions. This finding is again in line with previous data showing similar HR_{peak} despite lower $\dot{V}O_{2\text{peak}}$ in maximal incremental eccentric vs concentric cycling (Lipski et al., 2018). Collectively, these observations suggest that HR responses to DR might be somehow uncoupled to metabolic demand, albeit the underlying mechanisms remain unclear. An exacerbated HR response was also apparent when comparing DR vs LR or UR at submaximal but similar $\dot{V}O_2$ (~44 ml·min⁻¹·kg⁻¹). In this specific condition, a greater HR (+14-16%) was also observed in DR, further demonstrating that HR

can be higher despite similar $\dot{V}O_2$. Interestingly, ventilation was also greater (+21-26%) in DR vs LR and UR at similar $\dot{V}O_2$. These higher ventilation rates resulted from a smaller tidal volume but a greater respiratory frequency, thereby leading to a more superficial ventilation pattern in DR. These results agree with previous data gathered during submaximal DR vs UR (Kolkhorst et al., 1996; Lemire et al., 2018) as well as with observations reported from eccentric vs concentric cycling (Lechauve et al., 2014). Of note, similar $\dot{V}O_2$ required much greater running velocities in DR (18.5 km·h⁻¹) vs LR (13.0 km·h⁻¹) or UR (6.0 km·h⁻¹) in the present study. Therefore, the specific HR response and ventilation pattern observed in DR may arise from mechanical differences occurring within the lower limbs. More specifically, we observed longer stride length and higher stride frequency in DR at similar $\dot{V}O_2$, probably leading to greater ground reaction forces and musculotendinous mechanical tensions during DR vs LR or UR (Gottschall & Kram, 2005). Exacerbated mechanical constraints *per se* or via greater local heat accumulation have the potential to activate temperature and/or mechanoreceptors in the lower limbs (Waldrop, Eldridge, Iwamoto, & Mitchell, 1996) and the altered running gait in DR could also modify the locomotor-respiratory coupling of ventilation (Takano, 1995). Taken together, this information suggest that the specific HR response and ventilation pattern observed in DR presumably relate to modulation in feedforward (i.e., central command) and feedback (i.e., muscle afferents) signals integrated by the respiratory centers.

Role of lower limb muscle strength and running kinematic parameters

Paragraph 25. Whatever the treadmill slope, $v\dot{V}O_{2peak}$ did not correlate significantly to knee extensor nor with plantar flexor maximal isometric strength. However, in our homogenous group of well-trained endurance athletes, $v\dot{V}O_{2peak}$ did correlate inversely with hip extensor maximal isometric strength and total extensor strength of the lower limbs. Although the

contribution of the hip extensors to endurance running performance has been poorly investigated to date, these results are not in accordance with recent studies highlighting the influence of lower limb muscle force or strength training on endurance performance (Denadai et al., 2017). For instance, knee extensor maximal isometric voluntary force, and its decrease over the course of the race, have both been shown to correlate significantly with 75 km mountain ultramarathon performance (Balducci et al., 2017). It might be worth pointing out that our performance parameter was not a race time measured on the field, but a maximal running velocity achieved during an incremental test. Moreover, the mode of evaluation of muscle strength used in the present study (i.e., maximal isometric voluntary contraction at 90° for each joint), might not be sufficiently contraction mode specific nor angle/velocity specific with regards to running exercise (Balducci et al., 2016). Alternatively, the negative correlation we found between $\dot{V}O_{2peak}$ and maximal isometric hip extensor or total isometric lower limb strength does not necessarily indicate a cause and effect relationship. Athletes presenting with the lower maximal isometric strength could actually compensate with high local muscle endurance (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018) and/or rely more on the stretch-shortening cycle (Brazier, Maloney, Bishop, Read, & Turner, 2019), presumably favoring running performance and achieving high $\dot{V}O_{2peak}$. Therefore, future works should consider exploring the role muscle strength, local muscle endurance and/or lower limb stiffness in relation to running performance in DR, LR and UR. Nevertheless, our evaluations of maximal isometric muscle strength still indicate significant inverse correlations between hip extensors/plantar flexors ratio and $\dot{V}O_{2peak}$ at each slope. A similar tendency was also observed for the hip extensor/knee extensor ratio. Taken together, these correlations suggest a relative greater contribution of plantar flexor and, to a smaller extent, knee extensor rather than hip extensor muscles to $\dot{V}O_{2peak}$ whatever the treadmill slope. This idea is supported by previous findings

showing lower maximum extension joint moments at the hip vs the knee and the ankle during LR and DR running (Park, Jeon, Lam, Stefanyshyn, & Ryu, 2018).

CONCLUSION

Paragraph 26. This study demonstrates that well-trained endurance runners, accustomed to DR, do not achieve maximal oxygen uptake during maximal incremental DR tests, despite very high running velocity at exhaustion ($>122\%$ of LR $v\dot{V}O_{2peak}$). Although the metabolic cost of high intensity DR running is lower than in LR or UR, maximal HR was achieved in maximal incremental test at each slope. Moreover, at similar yet submaximal $\dot{V}O_2$, a greater HR and a more superficial ventilation pattern were also apparent in DR vs LR and UR, suggesting that DR is associated to specific HR and ventilation responses that have direct applications for training load monitoring and exercise prescription. High lower limb isometric muscle strength does not contribute to high $v\dot{V}O_{2peak}$ in the three slopes investigated, whereas greater stride length and shorter contact time were observed in DR vs LR and UR. Taken together, these data support the notion that DR allows combining very high musculotendinous mechanical load (i.e., high running velocities) with high yet submaximal metabolic cost, thereby opening the way for future investigations ultimately contributing to optimize trail race running performance.

ACKNOWLEDGMENTS: The authors thank the subjects for their enthusiastic participation in the present study. They also warmly thank the whole staff at the Respiratory and Functional Exploration department of Strasbourg's New Civil Hospital as well as at the Physical and Rehabilitation Medicine Department of Strasbourg's University Institute of Rehabilitation

Clémenceau for their precious support in data collection. The help of Mr. Christian Ruiz in the evaluations of muscle strength was greatly appreciated.

DISCLOSURE STATEMENT: No funding was received for this study from National Institutes of Health (NIH), Wellcome Trust, Howard Hughes Medical Institute (HHMI) or others. The authors report no conflict of interest. The results of the study are presented clearly, honestly, and without fabrication, falsification, or inappropriate data manipulation. The results of the present study do not constitute endorsement by the American College of Sports Medicine.

REFERENCES

1. Lindstedt SL, LaStayo PC, Reich TE. When active muscles lengthen: properties and consequences of eccentric contractions. *News Physiol Sci*. 2001;16:256-61. PubMed PMID: 11719600.
2. Dufour SP, Doutreleau S, Lonsdorfer-Wolf E, Lampert E, Hirth C, Piquard F, et al. Deciphering the metabolic and mechanical contributions to the exercise-induced circulatory response: insights from eccentric cycling. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*. 2007;292(4):R1641-8. doi: 10.1152/ajpregu.00567.2006. PubMed PMID: 17158264.
3. Lemire M, Lonsdorfer-Wolf E, Isner-Horobeti ME, Kouassi BYL, Geny B, Favret F, et al. Cardiorespiratory Responses to Downhill Versus Uphill Running in Endurance Athletes. *Res Q Exerc Sport*. 2018;89(4):511-7. doi: 10.1080/02701367.2018.1510172. PubMed PMID: 30230980.
4. Liefeldt G, Noakes TD, Dennis SC. Oxygen delivery does not limit peak running speed during incremental downhill running to exhaustion. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol*. 1992;64(6):493-6. PubMed PMID: 1618184.

5. Townshend AD, Worringham CJ, Stewart IB. Spontaneous pacing during overground hill running. *Med Sci Sports Exerc.* 2010;42(1):160-9. Epub 2009/12/17. doi: 10.1249/MSS.0b013e3181af21e2. PubMed PMID: 20010117.
6. Kolkhorst FW, Mittelstadt SW, Dolgener FA. Perceived exertion and blood lactate concentration during graded treadmill running. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 1996;72(3):272-7. PubMed PMID: 8820898.
7. Billat V, Koralsztein JP. Significance of the velocity at VO₂max and time to exhaustion at this velocity. *Sports Med.* 1996;22(2):90-108. PubMed PMID: 8857705.
8. Balducci P, Clemencon M, Morel B, Quiniou G, Saboul D, Hautier CA. Comparison of Level and Graded Treadmill Tests to Evaluate Endurance Mountain Runners. *J Sport Sci Med.* 2016;15(2):239-46. PubMed PMID: 27274660; PubMed Central PMCID: PMC4879436.
9. Denadai BS, de Aguiar RA, de Lima LC, Greco CC, Caputo F. Explosive Training and Heavy Weight Training are Effective for Improving Running Economy in Endurance Athletes: A Systematic Review and Meta-Analysis. *Sports Med.* 2017;47(3):545-54. doi: 10.1007/s40279-016-0604-z. PubMed PMID: 27497600.
10. Balducci P, Clemencon M, Trama R, Blache Y, Hautier C. Performance Factors in a Mountain Ultramarathon. *Int J Sports Med.* 2017;38(11):819-26. doi: 10.1055/s-0043-112342. PubMed PMID: 28799161.
11. Hayes PR, Bowen SJ, Davies EJ. The relationships between local muscular endurance and kinematic changes during a run to exhaustion at vVO₂max. *J Strength Cond Res.* 2004;18(4):898-903. PubMed PMID: 15586950.
12. Billat LV, Koralsztein JP. Significance of the velocity at VO₂max and time to exhaustion at this velocity. *Sports Med.* 1996;22(2):90-108. PubMed PMID: 8857705.
13. Beaver WL, Wasserman K, Whipp BJ. A new method for detecting anaerobic threshold by gas exchange. *J Appl Physiol.* 1986;60(6):2020-7. PubMed PMID: 3087938.

14. Westerlind KC, Byrnes WC, Harris C, Wilcox AR. Alterations in oxygen consumption during and between bouts of level and downhill running. *Med Sci Sports Exerc.* 1994;26(9):1144-52. Epub 1994/09/01. doi: 10.1249/00005768-199205001-00343. PubMed PMID: 7808249.
15. Dick RW, Cavanagh PR. An explanation of the upward drift in oxygen uptake during prolonged sub-maximal downhill running. *Medicine & Science in Sports & Exercise.* 1987;19(3):310-7. doi: 10.1249/00005768-198706000-00019. PubMed PMID: 3600246.
16. Lipski M, Abbiss CR, Nosaka K. Cardio-pulmonary responses to incremental eccentric and concentric cycling tests to task failure. *Eur J Appl Physiol.* 2018;118(5):947-57. doi: 10.1007/s00421-018-3826-y. PubMed PMID: 29464353.
17. Abbott BC, Bigland B, Ritchie JM. The physiological cost of negative work. *J Physiol.* 1952;117(3):380-90. doi: 10.1113/jphysiol.1952.sp004755. PubMed PMID: 14946742; PubMed Central PMCID: PMC1392548.
18. Huxley AF. Muscle structure and theories of contraction. *Prog Biophys Biophys Chem.* 1957;7:255-318. PubMed PMID: 13485191.
19. Herzog W. Mechanisms of enhanced force production in lengthening (eccentric) muscle contractions. *J Appl Physiol (1985).* 2014;116(11):1407-17. doi: 10.1152/jappphysiol.00069.2013. PubMed PMID: 23429875.
20. Lechaue JB, Perrault H, Aguilaniu B, Isner-Horobeti ME, Martin V, Coudeyre E, et al. Breathing patterns during eccentric exercise. *Respiratory Physiology & Neurobiology.* 2014;202:53-8. Epub 2014/08/02. doi: 10.1016/j.resp.2014.07.007. PubMed PMID: 25083913.
21. Gottschall JS, Kram R. Ground reaction forces during downhill and uphill running. *J Biomech.* 2005;38(3):445-52. doi: 10.1016/j.jbiomech.2004.04.023. PubMed PMID: 15652542.
22. Waldrop TG, Eldridge FL, Iwamoto GA, Mitchell JH. Central neural control of respiration and circulation during exercise. In: Soc AP, editor. *Handbook of Physiology Exercise: Regulation and Integration of Multiple Systems.* Bethesda1996. p. 333-80.

23. Takano N. Phase relation and breathing pattern during locomotor/respiratory coupling in uphill and downhill running. *Jpn J Physiol.* 1995;45(1):47-58. PubMed PMID: 7650857.
24. Ehrstrom S, Tartaruga MP, Easthope CS, Brisswalter J, Morin JB, Vercruyssen F. Short Trail Running Race: Beyond the Classic Model for Endurance Running Performance. *Med Sci Sports Exerc.* 2018;50(3):580-8. doi: 10.1249/MSS.0000000000001467. PubMed PMID: 29077639.
25. Brazier J, Maloney S, Bishop C, Read PJ, Turner AN. Lower Extremity Stiffness: Considerations for Testing, Performance Enhancement, and Injury Risk. *J Strength Cond Res.* 2019;33(4):1156-66. doi: 10.1519/JSC.0000000000002283. PubMed PMID: 29112054.
26. Park SK, Jeon HM, Lam WK, Stefanyshyn D, Ryu J. The effects of downhill slope on kinematics and kinetics of the lower extremity joints during running. *Gait Posture.* 2018;68:181-6. doi: 10.1016/j.gaitpost.2018.11.007. PubMed PMID: 30497038.

FIGURE CAPTIONS

FIGURE 1. Oxygen uptake (panel A) and the heart rate (panel B) responses with increasing treadmill speed during incremental level (LR), uphill (UR) and downhill running (DR) until exhaustion. Grey zone corresponds to values collected at similar speed ($14 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) in each condition, # $p < 0.05$ vs LR and UR, * $p < 0.05$ vs LR at $14 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ and † $p < 0.05$ vs UR slope.

FIGURE 2. Correlations during Peak incremental running until exhaustion between UR and DR $\dot{V}O_{2 \text{ peak}}$ with LR $\dot{V}O_{2 \text{ peak}}$

FIGURE 3. Heart rate and ventilatory responses related to $\dot{V}O_2$ during incremental level (LR), uphill (UR) and downhill running (DR) until exhaustion. Panel A heart rate; panel B ventilation; panel C respiratory frequency; panel D tidal volume. Grey zone corresponds to values collected at similar $\dot{V}O_2$ in each condition, * $p < 0.05$ vs LR and UR at similar $\dot{V}O_2$, # $p < 0.05$ vs LR and UR.

Figure 1:

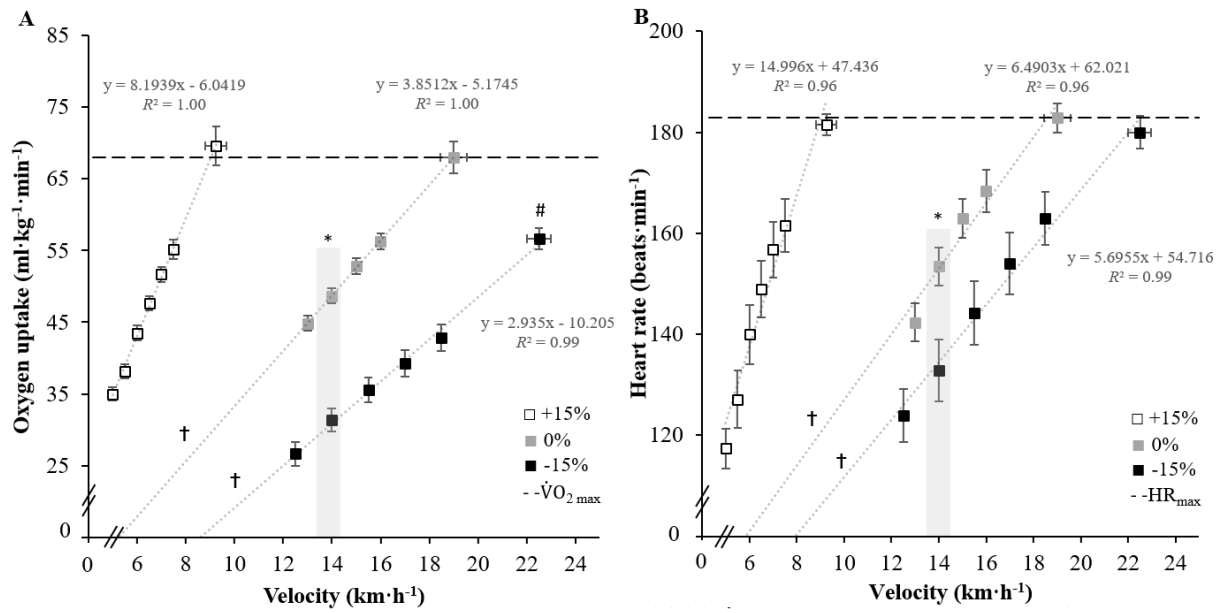


Figure 2:

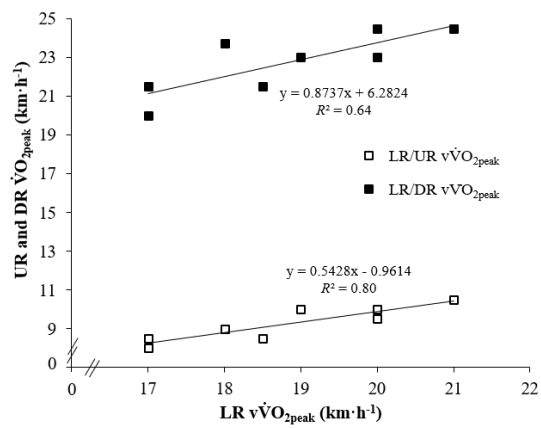


Figure 3:

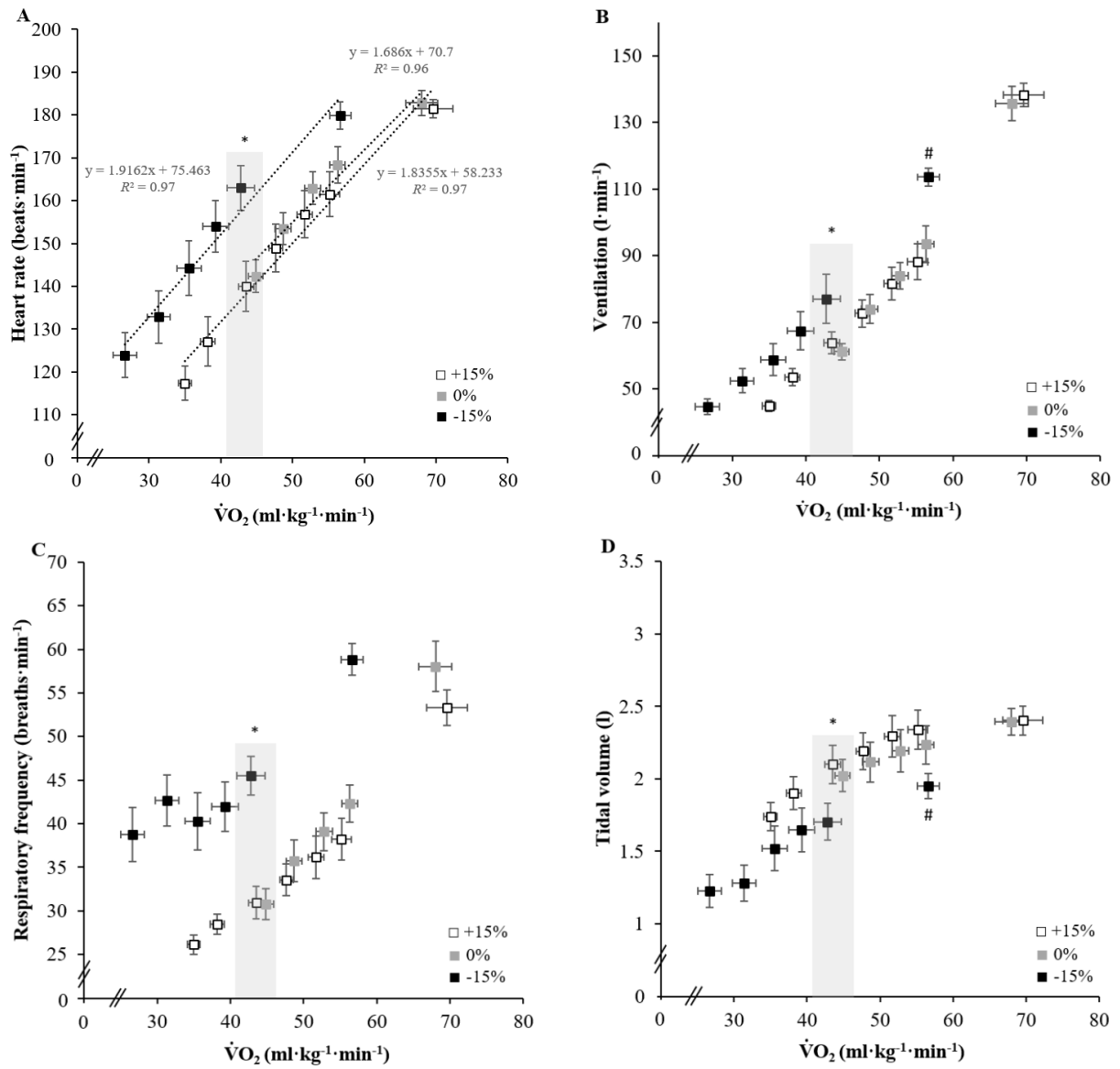


TABLE 1: Peak cardiorespiratory, metabolic and spatiotemporal values for data measured during incremental downhill (DR), level (LR) and uphill running (UR) to exhaustion.

<u>Treadmill slope</u>	<u>-15%</u>	<u>0%</u>	<u>+15%</u>
$v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ ($\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$)	22.7 ± 0.6 *#	18.7 ± 0.5	9.3 ± 0.3 *
$\dot{V}O_{2\text{peak}}$ ($\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$)	3.5 ± 0.1 *#	4.2 ± 0.1	4.3 ± 0.1
$\dot{V}O_{2\text{peak}}$ ($\text{ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$)	56.6 ± 1.5 *#	68.0 ± 2.2	69.6 ± 2.7
Vertical $v\dot{V}O_{2\text{peak}}$ ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$)	-0.94 ± 0.02 *#	0.00 ± 0.00	0.38 ± 0.01
bLa 1 min before test ($\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$)	1.2 ± 0.1	0.9 ± 0.1	1.1 ± 0.1
bLa 1 min after test ($\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$)	4.3 ± 0.6 *#	10.7 ± 0.8	9.4 ± 0.7
bLa 3 min after test ($\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$)	4.1 ± 0.6 *#	10.3 ± 0.5	9.7 ± 0.9
RER_{peak}	0.98 ± 0.02 #*	1.07 ± 0.02	1.05 ± 0.01
$\dot{V}E_{\text{peak}}$ ($\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$)	113.6 ± 2.6 *#	135.7 ± 5.1	138.2 ± 3.4
RF_{peak} ($\text{breaths}\cdot\text{min}^{-1}$)	58.8 ± 1.8 §	58.0 ± 2.9	53.3 ± 2.0
TV_{peak} (l)	2.0 ± 0.1 *#	2.4 ± 0.1 §	2.6 ± 0.1
HR_{peak} (bpm)	180 ± 4	183 ± 3	181 ± 2
SL_{peak} (cm)	197.7 ± 4.8 *#	176.4 ± 3.8	90.2 ± 3.1 *
SF_{peak} (Hz)	3.06 ± 0.03 #	3.09 ± 0.04	2.85 ± 0.03 *
CT_{peak} (s)	0.13 ± 0.03 μ #	0.21 ± 0.01	0.33 ± 0.01 *

Note. Values are peak \pm SEM. * $p < 0.05$ vs LR; # $p < 0.05$ vs UR; § $p < 0.1$ vs UR; μ $p < 0.1$ vs LR; velocity at peak oxygen uptake ($v\dot{V}O_{2\text{peak}}$), peak oxygen uptake ($\dot{V}O_{2\text{peak}}$), peak carbon dioxide uptake ($\dot{V}CO_{2\text{peak}}$), peak respiratory exchange ratio (RER_{peak}), peak minute pulmonary ventilation ($\dot{V}E_{\text{peak}}$), peak respiratory frequency (RF_{peak}), peak tidal volume (TV_{peak}), peak heart rate (HR_{peak}), blood lactate (bLa), peak stride length (SL_{peak}), peak stride frequency (SF_{peak}) and peak contact time (CT_{peak}).

TABLE 2: Isometric lower limb strength assessment

	<u>Muscular group</u>		
	<u>Plantar flexor</u>	<u>Knee extensor</u>	<u>Hip extensor</u>
Maximum torque (Nm)	215.3 ± 8.5	265.0 ± 15.5	358.8 ± 34.1 #
Relative maximum torque (Nm·kg ⁻¹)	3.5 ± 0.2	4.3 ± 0.2	5.8 ± 0.4 #
Mean torque (Nm)	213.2 ± 9.7	163.1 ± 7.1 *	270.9 ± 22.5 #
Relative mean torque (Nm·kg ⁻¹)	3.5 ± 0.2	2.7 ± 0.1 *	4.4 ± 0.3 #

Notes. Values are max ± SEM. * $p < 0.05$ vs plantar flexor; # $p < 0.05$ vs plantar flexor and knee extensor.

3. Principaux résultats

Lors de tests incrémentaux maximaux sur tapis roulant à plat et incliné (i.e., + 15% et – 15% pente), la $\dot{V}O_{2max}$ était similaire à plat ($68 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$) et en montée ($70 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$) alors qu'elle était significativement inférieure en descente ($57 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$, c'est pourquoi nous parlerons d'une $\dot{V}O_2 \text{ pic}$). Quand bien même la vitesse max/pic atteinte en descente était de $22,7 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ contre $18,7 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ à plat et $9,3 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ en montée, la fréquence cardiaque maximale était similaire dans les 3 conditions. La lactatémie après 1 minute de récupération, bien que similaire à plat et en montée était significativement inférieure en descente ($4,3 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ en descente vs $10,7 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ à plat et $9,4 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ en montée). Les pentes des régressions linéaires de l'évolution de la $\dot{V}O_2$ et de la fréquence cardiaque en fonction de la vitesse étaient plus importantes en course en montée par rapport aux deux autres modalités. Une vitesse théorique de $27 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ serait nécessaire pour atteindre $\dot{V}O_{2max}$ en descente (-15%). Les $\dot{V}O_{2max/pic}$ et les vitesses à $\dot{V}O_{2max/pic}$ sont toutes corrélées entre les différentes conditions, ce qui permettrait de prédire les résultats en descente à partir des résultats à plat ou en montée. A l'effort maximal, le pattern ventilatoire était plus superficiel en descente vs plat et montée (fréquence respiratoire similaire pour un volume courant et une ventilation plus faibles).

4. Résultats secondaires

Du point de vue de la cinématique de foulée, la fréquence d'appui observée à l'effort maximal était similaire en descente et à plat, mais inférieure en montée. L'amplitude de foulée était différente dans les 3 conditions (descente > plat > montée), ainsi que le temps de contact au sol (descente < plat < montée). Les vitesses atteintes à $\dot{V}O_{2pic}$ sont positivement corrélées au pic de $\dot{V}O_2$ mais inversement corrélées à la force musculaire isométrique des extenseurs des membres inférieurs (hanche, genou et cheville).

2^{EME} ETUDE, PARTIE B – DURSUBMAX : COMPARAISON DES REPONSES CARDIORESPIRATOIRES SOUS-MAXIMALES EN COURSE EN MONTEE VS DESCENTE CHEZ LE COUREUR ENTRAINE

1. Présentation de l'étude

La course de trail se distingue des courses « classiques » par une succession de sections de course en descente et en montée, conduisant à des réponses physiologiques et mécaniques majeures (pour la revue, (Vernillo et al., 2016)). Dans de tels cas, des actions musculaires excentriques et concentriques intenses et prolongées s'appliquent aux unités musculo-tendineuses des membres inférieurs respectivement lors des sections en descente et en montée (Gottschall & Kram, 2005).

La modalité de l'action musculaire et du temps de contraction est spécifique à la course en déclivité et diffère de la course à plat qui est principalement caractérisée par des cycles d'étirement-contraction des muscles extenseurs des membres inférieurs (Nicol et al., 2006). Spécifiquement, lors de la course à plat, les mouvements du centre de gravité vers le haut et le bas sont équivalents, à l'image du travail positif et négatif externe lors de chaque pas. Toutefois, lors de la course sur tapis roulant incliné, ce mécanisme de « bondissement » disparaît graduellement avec l'augmentation de la pente (G. Y. Millet, Martin, Lattier, & Ballay, 2003). A vitesse faible, dans les pentes positives, le temps d'appui est raccourci et le mouvement du corps vers le bas est diminué, alors que dans les pentes négatives, le temps d'appui au sol est rallongé et les mouvements du corps vers le haut diminuent. Des changements majeurs dans les forces de réaction au sol sont apparentes dans les pentes raides descendantes vs montantes : les pics de force d'impact parallèle frénateurs augmentent en descente alors que les pics de force d'impact parallèle propulseurs augmentent en montée (Gottschall & Kram, 2005). C'est pourquoi, les courses en descente vs montée à des vitesses élevées, associées à leurs réponses mécaniques respectives, influencent probablement les réponses cardiorespiratoires et la fatigue neuromusculaire (pour les revues (Giandolini, Vernillo, et al., 2016; Vernillo et al., 2016)).

Ces réponses cardio-respiratoires sont effectivement amoindries par la course en descente vs montée à même vitesse de marche (Pivarnik & Sherman, 1990) ou de course (Lemire et al., 2018). Toutefois, la comparaison de ces réponses cardiorespiratoires à même intensité métabolique a très peu été investie jusqu'ici et les études passées n'ont privilégié que des intensités faibles ($\dot{V}O_2 < 40 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$) (Kolkhorst et al., 1996; Pokora et al., 2014) et/ou des temps de courses courts (i.e., 2 à 5 min) (Breiner et al., 2018; Kolkhorst et al., 1996). De plus, aucune étude n'a établi les réponses cardiorespiratoires à même intensité métabolique en forte déclivité (>10%). Pourtant, en combinant des pentes plus fortes avec des intensités métaboliques supérieures, les contributions d'actions musculaires excentrique et concentrique devraient être amplifiées et les réponses cardiorespiratoires influencées. De plus, un exercice suffisamment long pourrait probablement induire des composantes lentes de réponses cardiorespiratoires et de la fatigue neuromusculaire.

C'est pourquoi, cette étude explore les réponses cardiorespiratoires de la course en descente vs montée réalisée à même vitesse ou à même $\dot{V}O_2$. En filigrane, ce travail vise également à identifier la contribution de la vitesse de course et de la demande en O_2 sur la fatigue neuromusculaire après une course en descente vs montée.

2. Résultats

Ces résultats font l'objet d'un article soumis à *Medecine & Science in Sports & Exercise*.

Submission type: Original investigation

ISO-VELOCITY OR $\dot{V}O_2$ IN UPHILL vs DOWNHILL RUNNING: ACUTE CARDIORESPIRATORY RESPONSES

Authors: Marcel LEMIRE^{1,2,*}, Romain REMETTER^{1,3}, Thomas J. HUREAU^{1,2}, Bernard GENY^{1,3}, Blah Y. L. KOUASSI², Evelyne LONSDORFER^{1,3}, Marie-Eve ISNER-HOROBETI^{1,4}, Fabrice FAVRET^{1,2}, Stéphane P. DUFOUR^{1,2}

¹ *University of Strasbourg, Faculty of Medicine, Translational Medicine Federation (FMTS), EA 3072, Strasbourg, France;* ² *University of Strasbourg, Faculty of Sport Sciences, Strasbourg, France;* ³ *University Hospitals of Strasbourg, Physiology and Functional Explorations Department, Civil Hospital, Strasbourg, France;* ⁴ *University of Strasbourg, Physical and Rehabilitation Medicine Department, University Institute of Rehabilitation Clémenceau, Strasbourg, France.*

Corresponding author:

*Marcel Lemire, University of Strasbourg, Faculty of Sport Sciences, EA 3072
“Mitochondria, oxidative stress and muscle protection”; 14, rue René Descartes, 67084
Strasbourg, France

Tel: +33 6 51 52 50 92; Fax:+33 3 68 85 66 75; Email: marcel.lemire@unistra.fr

The results of the study are presented clearly, honestly, and without fabrication, falsification, or inappropriate data manipulation. No funding was received for this study from National Institutes of Health (NIH), Wellcome Trust, Howard Hughes Medical Institute (HHMI) or others. The authors report no conflict of interest. The results of the present study do not constitute endorsement by the American College of Sports Medicine.

Preferred running head: Uphill vs downhill running in competitive trailers

Text-only word count: 4102

Abstract word count: 275

Number of figures: 4

Number of tables: 1

Number of references: 28

Declarations of interest: none.

ABSTRACT

Purpose: This study explores the cardiorespiratory responses to downhill (DR) vs uphill running (UR) performed at similar running velocity or at similar oxygen uptake ($\dot{V}O_2$). Secondly, this work investigates the contribution of running velocity and oxygen demand in the neuromuscular fatigue observed after DR vs UR **Methods:** Eight well-trained male athletes completed a maximal incremental test in level running and three 15-min treadmill running trials at $\pm 15\%$ slope: i) DR at $\sim 6 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ and $\sim 19\% \dot{V}O_{2\text{max}}$ (DR_{sameVel}); ii) UR at $\sim 6 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ and $\sim 70\% \dot{V}O_{2\text{max}}$ (UR₇₀); iii) DR at $\sim 70\% \dot{V}O_{2\text{max}}$ and $\sim 19 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ (DR₇₀). Cardiorespiratory responses and spatiotemporal parameters of running kinematics were measured together with maximal isometric strength assessed before and after each trial in hip extensor, knee extensor and plantar flexor muscles. **Results:** At similar velocity ($\sim 6 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$), cardiorespiratory responses are attenuated in DR_{sameVel} vs UR₇₀ ($p < 0.05$), with no significant change in muscle strength but altered running kinematic ($p < 0.05$). Despite similar $\dot{V}O_2$ ($\sim 3 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$), cardiorespiratory responses are exacerbated in DR₇₀ vs UR₇₀ ($p < 0.05$), with significant reductions in knee extensor (-9%) and plantar flexor (-13%) muscle strength and markedly different running kinematic ($p > 0.05$). Of note, slow components in most of the cardiorespiratory parameters developed in DR₇₀, leading to maximal HR and maximal respiratory frequency despite clearly submaximal $\dot{V}O_2$ ($70\% \dot{V}O_{2\text{max}}$). **Conclusions:** Cardiorespiratory responses, neuromuscular fatigue and spatiotemporal gait parameters depend both on metabolic and mechanical intensity during UR and DR. Even at submaximal metabolic intensity ($70\% \dot{V}O_{2\text{max}}$), DR can maximally task some parameters of the cardiorespiratory system and markedly modify running kinematic. This study further our understanding of the particular physiology of DR and opens the way to optimize future training programs for trailers.

Key words: oxygen uptake, hear rate, muscle strength, trail, running kinematics, inclined treadmill

INTRODUCTION

Paragraph 1. Trail running has become very popular over the last 20 years. These outdoor mountain running races extent from short trails to rather extreme events (i.e., ultra-long distances and/or large cumulative ascent-descent) but systematically involve uphill (UR) as well as downhill running (DR) sections. Physiological studies have highlighted the marked differences in DR vs UR with direct consequences in pacing as well as in training strategies (Born et al., 2016). Most of the differences between DR and UR are considered to be related to the type of muscle actions on which they rely (Vernillo et al., 2016). For instance, DR is known to require preferentially eccentric muscle actions (i.e., lengthening muscle actions) in order to generate the necessary braking component within the major extensor muscles of the lower limbs whereas UR predominantly relies on concentric muscle actions (i.e., shortening muscle actions) to move the runner's body up despite gravity (Lindstedt et al., 2001).

Paragraph 2. Downhill running is characterized by the high running velocities that can be achieved despite very low energy requirements. Conversely, UR features much lower running velocities but considerably greater energy cost (Minetti et al., 2002). When both running modes are compared at similar slopes and running velocities (thereby limiting the comparison to very low running velocity in UR), oxygen uptake ($\dot{V}O_2$), heart rate (HR) and ventilation (\dot{V}_E) are lower in DR (Lemire et al., 2018). However, when DR and UR are compared at the same slope and similar $\dot{V}O_2$, running velocity is much greater in DR, together with higher HR (Kolkhorst et al., 1996). Previous studies in this area have used either short stages during incremental tests (i.e., 2 min stages) (Breiner et al., 2018; Kolkhorst et al., 1996) and/or were limited to low exercise intensities (i.e., $\dot{V}O_2$ levels $< 40 \text{ ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$) (Kolkhorst et al., 1996; Pokora et al., 2014). Moreover, the ability to maintain a stable $\dot{V}O_2$ and therefore the tolerance to high intensity DR at steep slopes (i.e., $>10\%$) has not been specifically addressed.

Indeed, UR at 10% slope has been shown to increase the amplitude of the $\dot{V}O_2$ slow component compared to level running (Pringle, Carter, Doust, & Jones, 2002). Although an upward drift in $\dot{V}O_2$ has been described during prolonged, low intensity DR (Dick & Cavanagh, 1987; Westerlind et al., 1994), the behavior of $\dot{V}O_2$ and other cardiorespiratory parameters during high-intensity constant velocity DR at steep slope remains unexplored, albeit this knowledge would help prescribing training sessions and designing training programs for trail runners. Therefore, there is a gap in our understanding of the pulmonary and cardiovascular responses to DR vs UR of sustained duration, high intensity and steep slope in order to improve the application of the results to real training conditions for trail runners.

Paragraph 3. Despite the low energy cost of DR, some recent studies have shown that trail races can induce marked muscular fatigue with up to 40% loss of lower limb extensors muscle strength (hip, knee and ankle) (Baiget et al., 2016; Easthope et al., 2010). This fatigue is considered to be mainly related to a combination of local muscle metabolic perturbations potentially altering muscle contractile processes and/or mechanical loading on the muscle-tendon complex in the lower limbs, possibly leading to profound skeletal muscle damage (Giandolini, Vernillo, et al., 2016). In this context, significant reductions in knee extensor muscle strength have been observed after both pure UR and DR (Giandolini, Vernillo, et al., 2016; Lazzer et al., 2015), but the respective contribution of the mechanical and metabolic loads to the neuromuscular fatigue observed after the DR vs UR remains unclear.

Paragraph 4. Therefore, the main purpose of this study was to determine the cardiorespiratory responses of well-trained trail runners to DR vs UR at steep slopes performed at similar running velocity (i.e., equivalent mechanical load) and at similar oxygen uptake (i.e., equivalent metabolic stimulation). A secondary purpose of this study was to

explore the contribution of muscle mechanical load and metabolic stimulation in the neuromuscular fatigue observed after high intensity DR vs UR performed at steep slopes.

METHODS

Participants

Paragraph 5. Eight well-trained male runners participated in this study (age: 29 ± 4 [mean \pm SEM] years; height: 1.74 ± 0.01 m; body mass: 61.8 ± 1.8 kg; BMI: 20.4 ± 0.7 kg·m²; maximal oxygen uptake ($\dot{V}O_{2\text{ max}}$): 68.0 ± 2.2 ml·min⁻¹·kg⁻¹). All athletes were informed of the benefits and risks of this investigation prior to giving their written informed consent to participate in the study. They were also instructed not to consume alcohol or caffeine in the 3h before each test and to refrain from strenuous and exhaustive exercise 24h prior to each test. All were healthy, without current injuries and did not take any medication. The experiment was previously approved by our Institutional Review Board and complied with the Declaration of Helsinki (CPP18-039a/2108-A00700-55).

Experimental design

Paragraph 6. In eight separate sessions, each athlete performed each of the following experimental test: i) a maximal level running incremental test on a treadmill to determine level running $\dot{V}O_{2\text{ max}}$; ii) four DR familiarization sessions; iii) three constant velocity inclined (+ or - 15% slope) running trials (one UR and two DR). All constant velocity running trial were randomized and each session was separated by at least 4 days.

Incremental and constant velocity running tests

Paragraph 7. All athletes performed an incremental test until exhaustion on a level treadmill (Pulsar, H/P Cosmos, Nussdorf-Traunstein, Germany). The participants began the first stage at 13 km·h⁻¹ during 2 min and the running velocity was increased by 1 km·h⁻¹ every 2 min until volitional exhaustion.

Paragraph 8. Three constant velocity running trials of 15 min duration were also performed by all athletes: i) one UR bout at 70% $\dot{V}O_{2max}$ (+15% slope, UR₇₀), ii) one DR bout at similar treadmill velocity than the UR trial (-15% slope, DR_{sameVel}), and iii) one DR bout at 70% $\dot{V}O_{2max}$ (-15% slope, DR₇₀).

Gas exchange measurements

Paragraph 9. During all running trials, $\dot{V}O_2$, carbon dioxide output ($\dot{V}CO_2$), \dot{V}_E , respiratory frequency (RF), tidal volume (V_T) and respiratory exchange ratio (RER) were collected breath-by-breath through a facemask with an open-circuit metabolic cart with rapid O₂ and CO₂ analyzers (Metamax Cortex, Leipzig, Germany). Before each exercise test, the pneumotachograph was calibrated according to manufacturer's instructions. Heart rate was continuously measured (Polar S810, Polar, Kempele, Finland). Maximal oxygen consumption was defined as the highest 30 s $\dot{V}O_2$ value. The velocity associated with $\dot{V}O_{2max}$ ($v\dot{V}O_{2max}$) was determined where $\dot{V}O_2$ reaches a plateau ($\dot{V}O_{2max}$) if the increase in $\dot{V}O_2$ was less than 2.1 ml·kg⁻¹·min⁻¹ for a speed increase equal to 1 km·h⁻¹ (L. V. Billat & J. P. Koralsztein, 1996).

Blood lactate analyses

Paragraph 11. Blood lactate concentration (b[La]) was assessed from earlobe blood samples (200 µl of blood) before and after 3 min of recovery after each running test (Lactate Scout+, EKF Diagnostics, Leipzig, Germany).

Familiarization sessions to downhill running

Paragraph 12. The subjects were familiarized with DR using 4 separate familiarization trials with a constant negative slope of -15%: 1) 5-min DR at 60-70% $\dot{V}O_{2max}$, 2) 10 min DR at 60-90% $\dot{V}O_{2max}$ (4 min at 60% $\dot{V}O_{2max}$, then 2 min stages with 10% $\dot{V}O_{2max}$ increment), 3) 16 min DR (5 min DR at 60%, 5 min at 80%, 3 times 1 min at 100% $\dot{V}O_{2max}$ and 1 min DR recovery at 60% $\dot{V}O_{2max}$ between each bout), 4) all subjects performed the same workout than familiarization 3 except that the intensity of 3x1 min trials was set at 120% $\dot{V}O_{2max}$.

Neuromuscular fatigue assessment

Paragraph 13. Before and immediately after each constant velocity running trial, hip extensor, knee extensor and plantar flexor strengths were assessed using a handheld dynamometer (microFET®2; Hoggan Scientific, Salt Lake City, UT, USA) during isometric maximal voluntary contraction. All tests were performed with the right lower limb for each athlete, in duplicates for each joint in the following order: plantar flexor, knee extensor and hip extensor. These measurements are expressed in Newton and the best value was kept for analyses.

Hip Extensors. In order to assess isometric maximal voluntary contraction in hip extensors the participant was asked to place his hip flexed at 90° in dorsal decubitus position on the examination table. The dynamometer was placed on the posterior side of the thigh, proximal to the knee joint and the participant was asked to perform a maximal isometric hip extension contraction for 5 s.

Knee Extensors. The athlete sat comfortably on the examination table with a high-density corner cushion under the knees. Knee extensor strength was assessed with the participant seating on the edge of the table, with hips and knees flexed at 90°. The dynamometer was placed on the anterior aspect of the shank, just above the ankle joint and the participant was asked to perform a maximal isometric knee extension contraction for 5 s.

Plantar Flexors. The participant was lying supine with the ankle in plantar grade with hips and knees at 180°. The dynamometer was placed under the metatarsal heads and maintained in position against a wall. The participant was then asked to perform a maximal isometric plantar flexion contraction for 5 s.

Spatiotemporal parameters

Paragraph 14. Spatiotemporal parameters were measured using the OptoGait system (OptoGait; Microgate, Bolzano, Italy). The device used two parallel bars, covering the length of the treadmill belt, that were placed on the side edges of the treadmill as near as possible to the contact surface. Before each test, the device was systemically calibrated for each subject and the shoes length was measured as a number of LEDs by maintaining a foot on the treadmill between the bars. Contact time, step length and step frequency were measured over 30 s at the 3rd and the 15th min for the constant running velocity trials.

Statistical analyses

Paragraph 15. Statistical analyses were performed using Statistica (13.0, Tulsa, Oklahoma, USA). All data are expressed as mean \pm standard error of the mean (SEM). After testing for data distribution normality and variance homogeneity, two-way ANOVAs on repeated measures were performed to assess the effect of exercise time (baseline, 3 min and 15 min) and exercise modes (DR₇₀, UR₇₀, DR_{sameVel}) on the cardiorespiratory responses, the spatiotemporal parameters. Three-way ANOVAs on repeated measures were also performed to assess the effect of exercise time, exercise mode and joint on lower limb muscle strength. When significant interactions were observed, Tukey's honestly significant difference post-hoc tests were used to localize the significant differences. For all statistical analyses, $p \leq 0.05$ was considered statistically significant.

RESULTS

All cardiorespiratory parameters are presented in Table 1 and no difference occurred at rest among conditions ($p > 0.05$) (Table 1).

Comparing downhill and uphill running at similar running velocity.

Paragraph 16. At similar running and vertical velocities, $\dot{V}O_2$ was ~2.5 fold higher despite similar RER in UR₇₀ vs DR_{sameVel} at the 3rd and 15th min of exercise ($p < 0.05$, Figure 1A, Table 1). Blood lactate was not significantly different between conditions at end-exercise (all $p > 0.05$).

INSERT TABLE 1 and FIGURE 1 ABOUT HERE

Pulmonary ventilation was also ~1.8-2.4 fold higher in UR₇₀ than in DR_{sameVel} after 3 and 15 min respectively (both $p < 0.05$). The greater \dot{V}_E response in UR₇₀ was associated with a higher tidal volume (all $p < 0.05$) despite similar respiratory frequency at the 3rd min of exercise ($p > 0.05$; Figure 2A-C) whereas both tidal volume and respiratory frequency were greater in UR₇₀ after 15 min exercise ($p < 0.05$). Despite similar running velocities, HR was higher in UR₇₀ at both the 3rd and 15th min time points (Figure 1B, $p < 0.05$).

INSERT FIGURE 2 ABOUT HERE

All cardiorespiratory parameters achieved a steady state with no further changes between the 3rd and 15th min during DR_{sameVel} and UR₇₀ ($p > 0.05$), except for HR which significantly increased during UR₇₀ only ($p < 0.05$).

No difference was observed in hip extensor, knee extensor and plantar flexor isometric muscle strength before UR₇₀ and DR_{sameVel} (Figure 3), and these values remained unchanged post exercise (all $p > 0.05$).

INSERT FIGURE 3 ABOUT HERE

While stride frequency was similar between UR₇₀ and DR_{sameVel} ($p > 0.05$), stride length was ~10% longer and contact time was ~15% shorter in DR_{sameVel} than in UR₇₀ at both the 3rd and 15th min time points (Figure 4; both $p < 0.05$). No change was noted in any of these parameters between the 3rd and 15th min of exercise.

INSERT FIGURE 4 ABOUT HERE

Comparing downhill and uphill running at similar oxygen uptake

Paragraph 17. Despite ~2-fold greater treadmill and vertical running velocities in DR₇₀ vs UR₇₀ (Table 1), $\dot{V}O_2$ was ~10% lower in DR₇₀ vs UR₇₀ after 3 min of exercise ($p < 0.05$) and this difference did not persist further (Figure 1A), such that similar $\dot{V}O_2$ and RER were observed between trials at the 15th min ($p > 0.05$). Similar $\dot{V}O_2$ was also observed when $\dot{V}O_2$ was averaged between the 3rd and 15th min in each trial (2.828 ± 0.088 l·min⁻¹ in DR₇₀ vs

$2.934 \pm 0.067 \text{ l} \cdot \text{min}^{-1}$ in UR₇₀, $p > 0.05$). At end exercise, b[La] was higher in DR₇₀ vs UR₇₀ ($p < 0.05$).

Pulmonary ventilation was similar between trials after 3 min of exercise but became increasingly greater thereafter in DR₇₀ vs UR₇₀ ($p < 0.05$, Figure 2). The larger \dot{V}_E response observed in DR₇₀ was accompanied by lower tidal volume but higher respiratory frequency (all $p < 0.05$, Table 1). Despite similar $\dot{V}O_2$, HR was greater in DR₇₀ vs UR₇₀ at both the 3rd and 15th min time points. Of note, the respiratory frequency and HR achieved at the 15th min during DR₇₀ were similar to the maximal values measured during the level running incremental test (58 breaths⁻¹·min⁻¹ and 183 bpm respectively, both $p > 0.05$ vs DR₇₀).

Whereas all cardiorespiratory parameters except HR achieved a steady state during UR₇₀, $\dot{V}O_2$, \dot{V}_E , respiratory frequency and HR significantly increased during DR₇₀ between the 3rd and 15th min of exercise ($p < 0.05$).

No difference was observed in hip extensor, knee extensor and plantar flexor isometric muscle strength before UR₇₀ and DR₇₀ (Figure 3). However, significant strength losses were noted in knee extensor (-13%) and plantar flexor (-9%) specifically after DR₇₀ whereas hip extensor strength loss was borderline significant (-11%, $p = 0.082$).

Greater stride frequency (+24%) and longer stride length (+141%) together with much shorter contact time (-64%) were observed in DR₇₀ vs UR₇₀ at both the 3rd and 15th min time points (Figure 4; all $p < 0.05$). Any of these parameters displayed significant changes between the 3rd and 15th min of exercise.

DISCUSSION

Paragraph 18. This study is the first comparison of sustained (15 min) UR vs DR performed at steep slope ($\pm 15\%$) either at similar running velocity or at similar oxygen uptake in well-trained athletes. The main findings of this study are fourfold: i) attenuated cardiorespiratory responses are elicited during UR₇₀ vs DR_{sameVel}, but maximal HR and respiratory frequency were achieved in DR₇₀ despite very submaximal $\dot{V}O_2$ (70% $\dot{V}O_{2max}$); ii) greater slow components of $\dot{V}O_2$, HR, \dot{V}_E and respiratory frequency occurred in DR₇₀ vs UR₇₀ or DR_{sameVel}; iii) neuromuscular fatigue developed in lower limbs extensor muscles specifically after DR₇₀; iv) spatiotemporal parameters of the running gait are slope and metabolic intensity dependent but remained constant within each running trial.

Specificity of cardiorespiratory responses to downhill vs uphill running

Paragraph 19. When comparing UR₇₀ vs DR_{sameVel} at steep slope ($\pm 15\%$) (similar running velocity, 6.2 km·h⁻¹), much lower cardiorespiratory responses, together with reduced b[La] were observed in DR_{sameVel}. This observation is in line with the reduced metabolic cost of DR (Lemire et al., 2018). Therefore, these results extend previous findings collected during shorter duration running trials with smaller slope (5 min at $\pm 5\%$) (Kolkhorst et al., 1996) and also confirm recent findings from our group already reported in trained runners (Lemire et al., 2018). However, when comparing UR₇₀ and DR₇₀ at steep slope ($\pm 15\%$) (similar oxygen uptake), much higher running velocity was achieved in DR₇₀ (18.9 vs 6.2 km·h⁻¹) together with greater HR and \dot{V}_E . Of note, the greater \dot{V}_E response observed in DR₇₀ was associated with a higher respiratory frequency, suggesting a more superficial ventilation pattern. These exacerbated HR and ventilatory responses progressively developed during the course of the 15 min DR₇₀ trial, leading to end-exercise values that were equivalent to the maximal HR and

maximal respiratory frequency observed during the level running incremental test. Therefore, our results demonstrate for the first time that DR can elicit maximal HR and respiratory frequency despite submaximal $\dot{V}O_2$ (70% $\dot{V}O_{2max}$). It is worth mentioning that our athletes approached the upper limit of their running capacity at the end of the DR₇₀ trial and pilot works demonstrated that a most of them would not have been able to complete a 15 min DR trial performed at 80% $\dot{V}O_{2max}$, despite 4 familiarization sessions in DR. Taken together, these results suggest that the HR/ $\dot{V}O_2$ response to DR is steeper than the one observed for UR, supporting a somewhat uncoupling of the cardiovascular and metabolic responses during DR vs UR. This possibility is in line with previous reports comparing UR vs DR (Kolkhorst et al., 1996) or comparing eccentric vs concentric cycling (Dufour et al., 2007; Dufour et al., 2004; Lipski et al., 2018).

Paragraph 20. Although the physiological tenets of the specific HR and ventilation pattern observed in DR vs UR remain unclear, they might be related to a combination of several factors pertaining to DR such as much higher running velocities, increased muscle work for trunk stabilization or greater contribution of eccentric muscle actions. Therefore, DR might elicit much greater mechanical loading of the muscle-tendon units, possibly promoting the activation of mechanical and/or temperature-dependent pathways of sympathetic activation (Gladwell & Coote, 2002) with cardiovascular and ventilatory consequences.

Rapid and slow components of the cardiorespiratory responses during downhill vs uphill running

Paragraph 21. Both UR₇₀ and DR_{sameVel} elicited rapid cardiorespiratory responses before they reached steady state values between the 3rd and 15th min of exercise. Only HR did not follow this tendency, as it kept increasing between the 3rd and 15th min of exercise in UR₇₀

specifically (+10 bpm) whereas $\dot{V}O_2$, \dot{V}_E , respiratory frequency and tidal volume remained stable. Conversely, $\dot{V}O_2$ was lower (-300 ml·min⁻¹) after 3 min of exercise during DR₇₀ vs UR₇₀, despite its 3 times faster running velocity. Thereafter, $\dot{V}O_2$ continued to increase between the 3rd and 15th min during DR₇₀, describing a slow component (+371 ml·min⁻¹), which also occurred for HR (+22 bpm), \dot{V}_E (+24 l·min⁻¹) and respiratory frequency (~+9 breaths·min⁻¹).

These data are the very first description of the time course of cardiorespiratory responses to DR vs UR constant velocity running performed at similar and moderate metabolic intensity (70% $\dot{V}O_{2max}$). The results suggest that our athletes incurred a larger O₂ deficit in the first 3 min of the DR₇₀ vs UR₇₀ trial, despite similar end-exercise $\dot{V}O_2$ and similar $\dot{V}O_2$ averaged over the 3rd to 15th min time window. Moreover, our data also question the physiological mechanisms underlying the progressively increasing cardiorespiratory responses (i.e., slow components) observed in DR₇₀, which did not occur in UR₇₀ (or with much lower amplitude) despite similar $\dot{V}O_2$. Taken together, these data point for the first time to a delayed global $\dot{V}O_2$ response during DR vs UR performed at similar oxygen uptake (70% $\dot{V}O_{2max}$) and extend previous findings showing similar $\dot{V}O_2$ kinetics in eccentric vs concentric cycling performed at similar but much lower metabolic intensity (~26% $\dot{V}O_{2max}$) (Perrey, Betik, Candau, Rouillon, & Hughson, 2001). The reasons for the slower $\dot{V}O_2$ response in DR₇₀ vs UR₇₀ are not readily apparent from this study but could be related to a mismatch between O₂ delivery and O₂ utilization within the working muscles (Poole & Jones, 2012). Given the 3 times faster running velocity and higher muscle tension in DR₇₀ vs UR₇₀, greater mechanical constraints associated with DR presumably play a role in slowing the $\dot{V}O_2$ adjustments, possibly through an impairment of O₂ delivery (i.e., greater vascular collapse) and/or increasing O₂ demand as lower leg muscles fatigue (i.e., altered muscle recruitment) (Poole, 2019).

Lower limbs neuromuscular fatigue in downhill vs uphill running

Paragraph 22. No significant reduction in maximal isometric strength was measured in the hip extensor, knee extensor and plantar flexor muscles after UR₇₀ or DR_{sameVel}. However, significant strength losses were induced in the knee extensors (-13%) and plantar flexors (-9%) after DR₇₀ with a similar trend occurring in hip extensors although without reaching significance. Of note, none of these strength measures significantly correlated to the cardiorespiratory responses, including the magnitude of the slow components. The strength losses observed after 15-min DR at 70% $\dot{V}O_{2max}$ in the present study are in line with previous reports showing depressed knee extensor isometric strength (-15%) after 30-min treadmill DR (10 km·h⁻¹ at -20% slope) (Martin et al., 2004) or reductions in both knee extensors (-19%) and plantar flexors (-25%) isometric strength after an 8.5 km mostly downhill trail run (~34 min duration, about -17% slope with running velocity ranging from 11 to 19 km·h⁻¹) (Giandolini, Horvais, et al., 2016).

While UR₇₀ and DR_{sameVel} were probably not of sufficient mechanical/metabolic intensities and/or long enough to impair neuromuscular function in our trained athletes, their attenuated strength capability specifically observed after DR₇₀ could be mainly ascribed to the deleterious effect of lower limb mechanical loading, as oxygen uptake (i.e., metabolic load) was similar compared to UR₇₀. Muscle damage have been repeatedly reported to contribute to neuromuscular dysfunction after DR (Giandolini, Vernillo, et al., 2016), therefore their involvement in the present results cannot be ruled out. However, a role for lower limb muscle damage in the reduction of muscle strength after DR₇₀ was minimized as our subjects were used to perform trail races/training and all realized 4 specific familiarization sessions to treadmill DR. Alternatively, the reduction in lower limb muscle strength could arise from a combination of central and peripheral factors (Giandolini, Vernillo, et al., 2016), albeit their

magnitude and relative contributions cannot be established from the present data. Whatever the exact underlying mechanisms, the reduction in extensor muscle strength observed after DR₇₀ supports the recent proposition that lower limb muscle strength contributes to trail running performance (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018).

Running kinematics in downhill vs uphill running

Paragraph 23. Despite similar running velocity (6.2 km·h⁻¹), UR₇₀ elicited higher stride frequency, shorter stride length and shorter contact time compared to DR_{sameVel}. Of note, this comparison at ± 15% slope required 70% $\dot{V}O_{2max}$ in UR but only ~19% $\dot{V}O_{2max}$ in DR. Our results support previous observations showing higher stride frequency and shorter stride length with increasing slope in UR vs DR ranging from ± 5 to 15% slope (Gottschall & Kram, 2005; Minetti et al., 1994). When compared at similar oxygen uptake (~2.900 ml·min⁻¹), DR₇₀ (18.9 km·h⁻¹) induced 2.5 times longer stride length, higher stride frequency and 3 times shorter contact time compared to UR₇₀ (6.2 km·h⁻¹). To our knowledge, this is the first kinematic description of DR vs UR gait at similar $\dot{V}O_2$ and severe slope (±15%) in well-trained athletes. These results emphasize that DR might provide a strategy to focus on lower limb muscle-tendon mechanical loading despite similar oxygen uptake (i.e., “over speed” training), possibly acting as a strength and conditioning strategy to improve performance in trail runners. Future studies will need to address this point.

Looking at the spatiotemporal responses of the running kinematics in the different conditions, we observed stable running gaits between the 3rd and 15th min within each trial, even during DR₇₀ where significant maximal isometric strength losses were identified for lower limb extensor muscles. Moreover, the slow components of cardiorespiratory responses observed during DR₇₀ developed in parallel with stable running gaits. Therefore, running gait during

DR at 70% $\dot{V}O_{2max}$ with -15% slope can be preserved for 15-min by well-trained athletes despite significant lower limb extensor strength losses and significant cardiorespiratory slow components. However, it might be speculated that longer duration and/or higher metabolic intensity of DR running at similar slope might have placed a greater challenge on these cardiorespiratory / muscle strength compensatory adjustments and would possibly have exceeded the physical capacity of our athletes.

CONCLUSION:

Paragraph 24. Cardiorespiratory responses to DR vs UR heavily depend on both metabolic and mechanical exercise intensity. At similar running velocity, cardiorespiratory responses are attenuated in DR vs UR, with no significant impairment in neuromuscular function but altered running gait kinematic. At similar oxygen uptake, cardiorespiratory responses are exacerbated in DR vs UR, with significant reductions in lower limb extensor muscle strength and markedly different running kinematics. Of note, DR running at 70% $\dot{V}O_{2max}$ sustained for 15 min at -15% slope induced slow components in most of the cardiorespiratory parameters, leading to maximal HR and maximal respiratory frequency but not $\dot{V}O_{2max}$ in well-trained athletes. These results open the way for further explorations of the particular physiology of DR with the ultimate goal to optimize both trail training design and trail race performance.

ACKNOWLEDGMENTS: The authors thank the athletes for their willingness to participate in the present work. They also warmly thank the whole Respiratory and Functional Exploration department of Strasbourg's New Civil Hospital.

DISCLOSURE STATEMENT: No funding was received for this study from National Institutes of Health (NIH), Welcome Trust, Howard Hughes Medical Institute (HHMI) or others. The authors report no conflict of interest. The results of the study are presented clearly, honestly, and without fabrication, falsification, or inappropriate data manipulation. The results of the present study do not constitute endorsement by the American College of Sports Medicine.

REFERENCES

1. Born DP, Stoggl T, Swaren M, Bjorklund G. Running in Hilly Terrain: NIRS is More Accurate to Monitor Intensity than Heart Rate. *Int J Sports Physiol Perform*. 2016. doi: 10.1123/ijsp.2016-0101. PubMed PMID: 27396389.
2. Vernillo G, Giandolini M, Edwards WB, Morin JB, Samozino P, Horvais N, et al. Biomechanics and Physiology of Uphill and Downhill Running. *Sports Med*. 2016. doi: 10.1007/s40279-016-0605-y. PubMed PMID: 27501719.
3. Lindstedt SL, LaStayo PC, Reich TE. When active muscles lengthen: properties and consequences of eccentric contractions. *News Physiol Sci*. 2001;16:256-61. PubMed PMID: 11719600.
4. Minetti AE, Moia C, Roi GS, Susta D, Ferretti G. Energy cost of walking and running at extreme uphill and downhill slopes. *J Appl Physiol*. 2002;93(3):1039-46. Epub 2002/08/17. doi: 10.1152/jappphysiol.01177.2001. PubMed PMID: 12183501.
5. Lemire M, Lonsdorfer-Wolf E, Isner-Horobeti ME, Kouassi BYL, Geny B, Favret F, et al. Cardiorespiratory Responses to Downhill Versus Uphill Running in Endurance Athletes. *Res Q Exerc Sport*. 2018;89(4):511-7. doi: 10.1080/02701367.2018.1510172. PubMed PMID: 30230980.
6. Kolkhorst FW, Mittelstadt SW, Dolgener FA. Perceived exertion and blood lactate concentration during graded treadmill running. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol*. 1996;72(3):272-7. PubMed PMID: 8820898.

7. Breiner TJ, Ortiz ALR, Kram R. Level, uphill and downhill running economy values are strongly inter-correlated. *Eur J Appl Physiol.* 2018. doi: 10.1007/s00421-018-4021-x. PubMed PMID: 30357515.
8. Pokora I, Kempa K, Chrapusta SJ, Langfort J. Effects of downhill and uphill exercises of equivalent submaximal intensities on selected blood cytokine levels and blood creatine kinase activity. *Biol Sport.* 2014;31(3):173-8. doi: 10.5604/20831862.1111434. PubMed PMID: 25177094; PubMed Central PMCID: PMC4135060.
9. Pringle JS, Carter H, Doust JH, Jones AM. Oxygen uptake kinetics during horizontal and uphill treadmill running in humans. *Eur J Appl Physiol.* 2002;88(1-2):163-9. doi: 10.1007/s00421-002-0687-0. PubMed PMID: 12436286.
10. Westerlind KC, Byrnes WC, Harris C, Wilcox AR. Alterations in oxygen consumption during and between bouts of level and downhill running. *Med Sci Sports Exerc.* 1994;26(9):1144-52. Epub 1994/09/01. doi: 10.1249/00005768-199205001-00343. PubMed PMID: 7808249.
11. Dick RW, Cavanagh PR. An explanation of the upward drift in oxygen uptake during prolonged sub-maximal downhill running. *Medicine & Science in Sports & Exercise.* 1987;19(3):310-7. doi: 10.1249/00005768-198706000-00019. PubMed PMID: 3600246.
12. Easthope CS, Hausswirth C, Louis J, Lepers R, Vercruyssen F, Brisswalter J. Effects of a trail running competition on muscular performance and efficiency in well-trained young and master athletes. *Eur J Appl Physiol.* 2010;110(6):1107-16. doi: 10.1007/s00421-010-1597-1. PubMed PMID: 20703499.
13. Baiget E, Pena J, Borrás X, Caparros T, Lopez JL, Marin F, et al. Effects of a trail mountain race on neuromuscular performance and hydration status in trained runners. *J Sports Med Phys Fitness.* 2016. PubMed PMID: 27901340.
14. Giandolini M, Vernillo G, Samozino P, Horvais N, Edwards WB, Morin JB, et al. Fatigue associated with prolonged graded running. *Eur J Appl Physiol.* 2016;116(10):1859-73. doi: 10.1007/s00421-016-3437-4. PubMed PMID: 27456477.

15. Lazzer S, Salvadego D, Taboga P, Rejc E, Giovanelli N, di Prampero PE. Effects of the Etna uphill ultramarathon on energy cost and mechanics of running. *Int J Sports Physiol Perform*. 2015;10(2):238-47. doi: 10.1123/ijsp.2014-0057. PubMed PMID: 25117400.
16. Billat LV, Koralsztein JP. Significance of the velocity at VO₂max and time to exhaustion at this velocity. *Sports Med*. 1996;22(2):90-108. PubMed PMID: 8857705.
17. Dufour SP, Doutreleau S, Lonsdorfer-Wolf E, Lampert E, Hirth C, Piquard F, et al. Deciphering the metabolic and mechanical contributions to the exercise-induced circulatory response: insights from eccentric cycling. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*. 2007;292(4):R1641-8. doi: 10.1152/ajpregu.00567.2006. PubMed PMID: 17158264.
18. Dufour SP, Lampert E, Doutreleau S, Lonsdorfer-Wolf E, Billat VL, Piquard F, et al. Eccentric cycle exercise: training application of specific circulatory adjustments. *Med Sci Sports Exerc*. 2004;36(11):1900-6. doi: 10.1249/01.MSS.0000145441.80209.66. PubMed PMID: 15514505.
19. Lipski M, Abbiss CR, Nosaka K. Cardio-pulmonary responses to incremental eccentric and concentric cycling tests to task failure. *Eur J Appl Physiol*. 2018;118(5):947-57. doi: 10.1007/s00421-018-3826-y. PubMed PMID: 29464353.
20. Gladwell VF, Coote JH. Heart rate at the onset of muscle contraction and during passive muscle stretch in humans: a role for mechanoreceptors. *J Physiol*. 2002;540(Pt 3):1095-102. doi: 10.1113/jphysiol.2001.013486 PubMed PMID: 11986394; PubMed Central PMCID: PMC2290287.
21. Perrey S, Betik A, Candau R, Rouillon JD, Hughson RL. Comparison of oxygen uptake kinetics during concentric and eccentric cycle exercise. *J Appl Physiol*. 2001;91(5):2135-42. PubMed PMID: 11641354.
22. Poole DC, Jones AM. Oxygen uptake kinetics. *Comprehensive Physiology*. 2012;2(2):933-96. doi: 10.1002/cphy.c100072. PubMed PMID: 23798293.
23. Poole DC. Edward F. Adolph Distinguished Lecture. Contemporary Model of Muscle Microcirculation: Gateway to Function and Dysfunction. *J Appl Physiol* (1985). 2019. doi: 10.1152/jappphysiol.00013.2019. PubMed PMID: 31095460.

24. Martin V, Millet GY, Martin A, Deley G, Lattier G. Assessment of low-frequency fatigue with two methods of electrical stimulation. *J Appl Physiol* (1985). 2004;97(5):1923-9. doi: 10.1152/jappphysiol.00376.2004. PubMed PMID: 15258127.
25. Giandolini M, Horvais N, Rossi J, Millet GY, Morin JB, Samozino P. Acute and delayed peripheral and central neuromuscular alterations induced by a short and intense downhill trail run. *Scand J Med Sci Sports*. 2016;26(11):1321-33. doi: 10.1111/sms.12583. PubMed PMID: 26584478.
26. Ehrstrom S, Tartaruga MP, Easthope CS, Brisswalter J, Morin JB, Vercruyssen F. Short Trail Running Race: Beyond the Classic Model for Endurance Running Performance. *Med Sci Sports Exerc*. 2018;50(3):580-8. doi: 10.1249/MSS.0000000000001467. PubMed PMID: 29077639.
27. Gottschall JS, Kram R. Ground reaction forces during downhill and uphill running. *J Biomech*. 2005;38(3):445-52. doi: 10.1016/j.jbiomech.2004.04.023. PubMed PMID: 15652542.
28. Minetti AE, Ardigo LP, Saibene F. Mechanical determinants of the minimum energy cost of gradient running in humans. *J Exp Biol*. 1994;195:211-25. PubMed PMID: 7964412.

FIGURE CAPTIONS

FIGURE 1. Time course of the oxygen consumption (panel A) and heart rate (panel B) responses (fold increase from baseline) during the 15 min trials. Black symbols: DR at 70% $\dot{V}O_{2max}$; white symbols: UR at 70% $\dot{V}O_{2max}$; grey symbols: DR at the same running velocity than UR. Horizontal dashed lines indicate maximal values measured during the level running incremental test. Values are means \pm SEM of 8 athletes.

FIGURE 2. Time course of the ventilatory responses during the 15 min trials. Panel A, pulmonary ventilation; panel B, respiratory frequency; panel C, tidal volume. Black symbols: DR at 70% $\dot{V}O_{2max}$; white symbols: UR at 70% $\dot{V}O_{2max}$; grey symbols: DR at the same running velocity than UR. Horizontal dashed lines indicate maximal values measured during the level running incremental test. Values are means \pm SEM of 8 athletes.

FIGURE 3. Maximal isometric strength measured pre and post trials. Hip extensor (Panel A), knee extensor (Panel B) and plantar flexor (Panel C). Black histograms: DR at 70% $\dot{V}O_{2max}$; white histograms: UR at 70% $\dot{V}O_{2max}$; grey histograms: DR at the same running velocity than UR. * $p < 0.05$ pre vs post in DR at 70% $\dot{V}O_{2max}$; \$ $p = 0.082$ pre vs post in DR at 70% $\dot{V}O_{2max}$. Values are means \pm SEM of 8 athletes.

FIGURE 4. Stride length (Panel A), stride frequency (Panel B) and contact time (Panel C) measured at the 3rd and 15th min in each trial. Black histograms: DR at 70% $\dot{V}O_{2max}$; white histograms: UR at 70% $\dot{V}O_{2max}$; grey histograms: DR at the same running velocity than UR. * $p < 0.05$ vs DR; \$ $p < 0.05$ vs UR. Values are means \pm SEM of 8 athletes.

Figure 1:

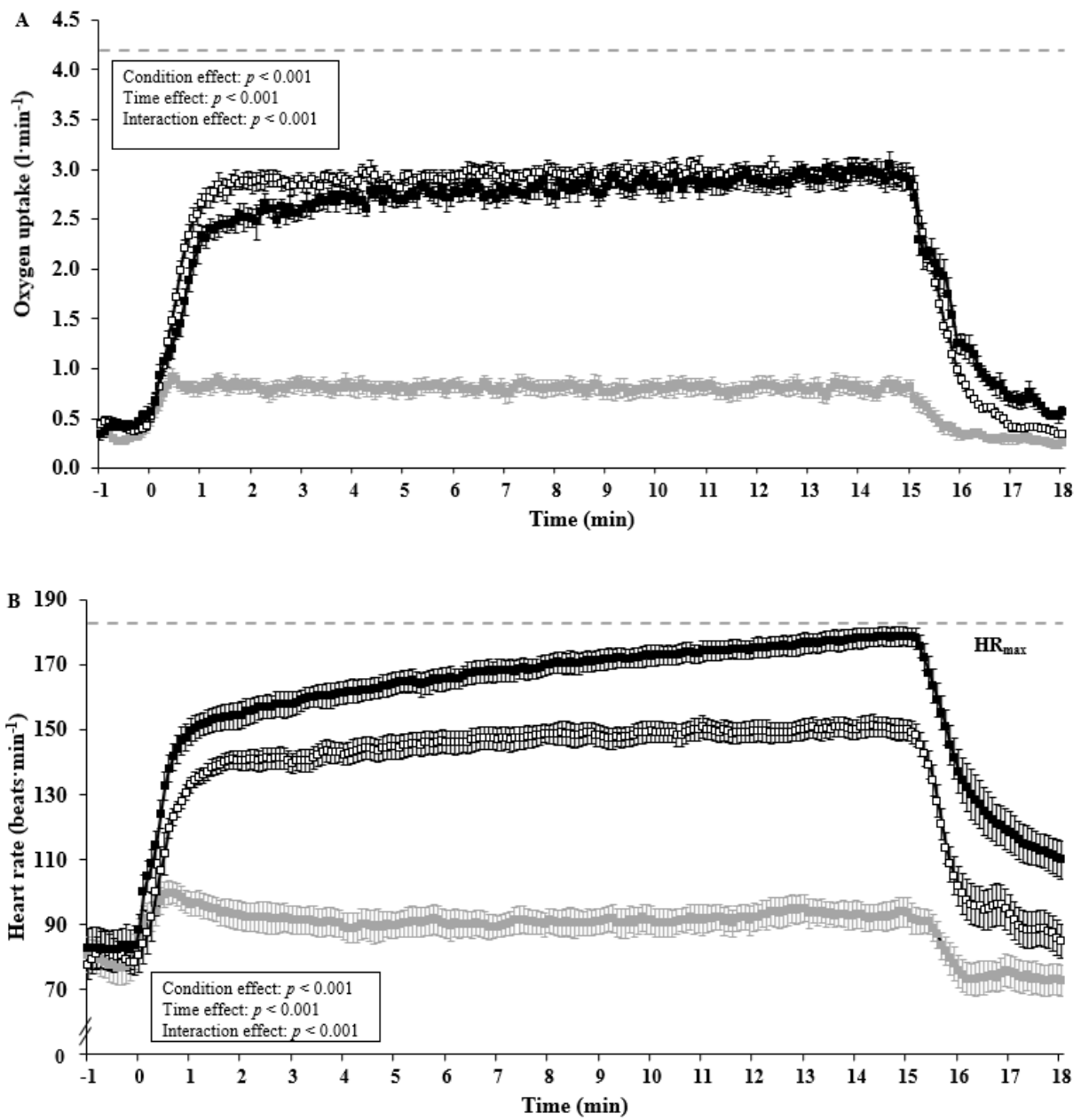


Figure 2:

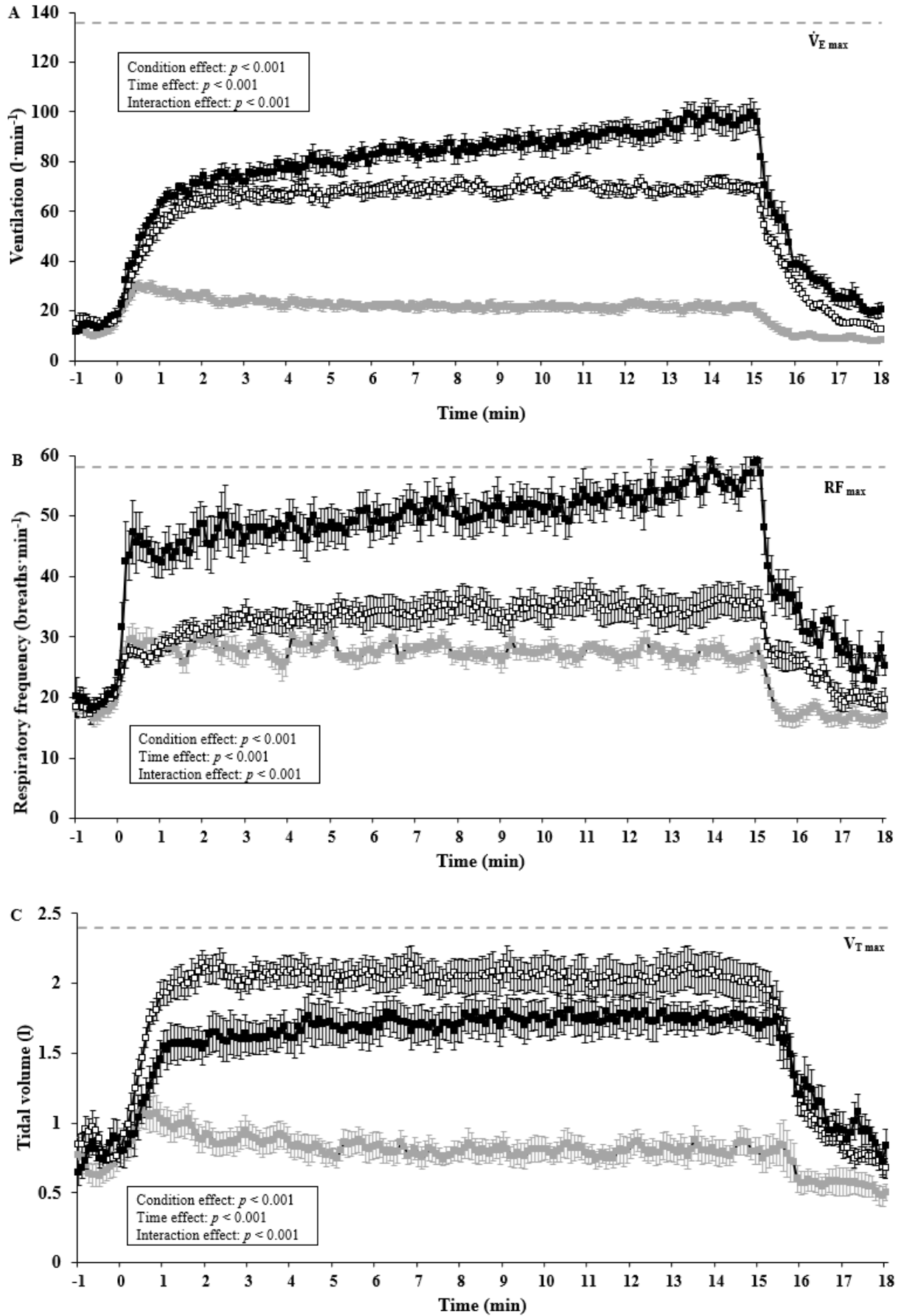


Figure 3:

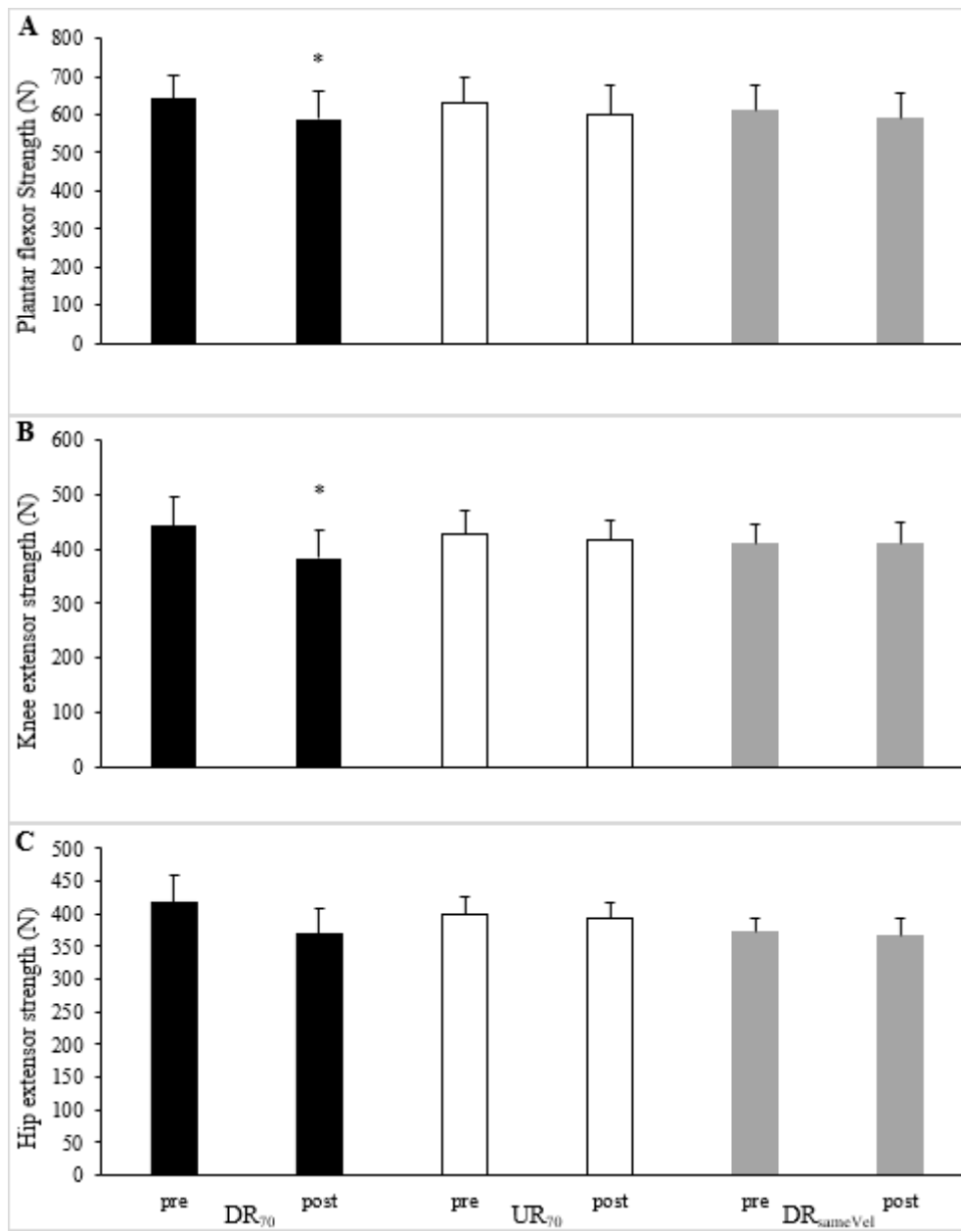


Figure 4:

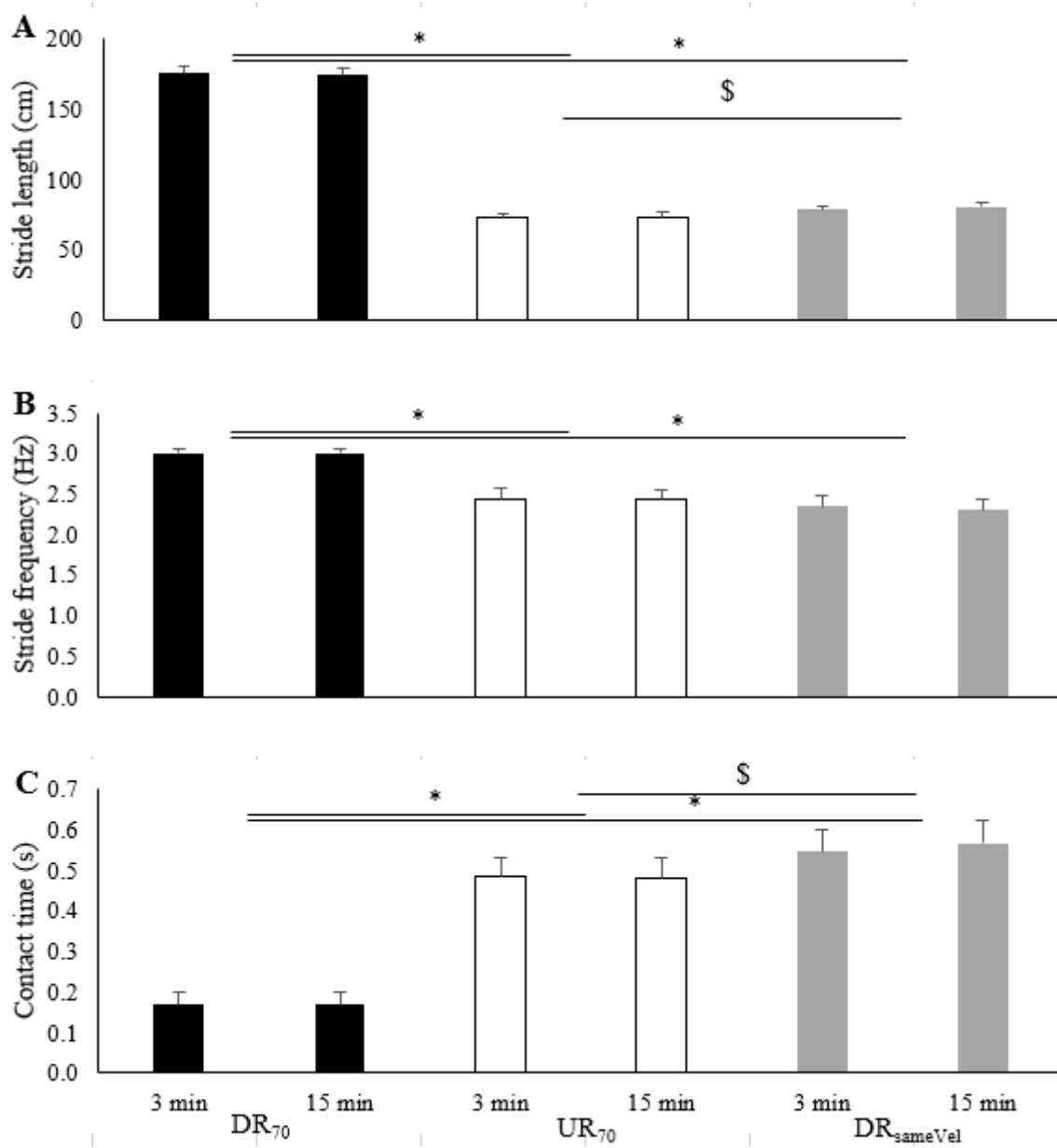


TABLE 1: Metabolic and cardiorespiratory responses to downhill vs uphill running at similar velocity or oxygen uptake.

Condition	Rest			3 min			15 min		
	DR ₇₀	UR ₇₀	$\overline{DR_{sameVel}}$	DR ₇₀	UR ₇₀	$\overline{DR_{sameVel}}$	DR ₇₀	UR ₇₀	$\overline{DR_{sameVel}}$
Treadmill velocity (km·h ⁻¹)	-	-	-	18.9 ± 0.6*	6.2 ± 0.3	6.2 ± 0.3	18.9 ± 0.6*	6.2 ± 0.3	6.2 ± 0.3
Vertical velocity (m·s ⁻¹)	-	-	-	-0.78 ± 0.03*	0.26 ± 0.01	-0.26 ± 0.01*	-0.78 ± 0.03*	0.26 ± 0.01	-0.26 ± 0.01*
$\dot{V}O_2$ (l·min ⁻¹)	0.311 ± 0.024	0.315 ± 0.027	0.318 ± 0.021	2.575 ± 0.087§#	2.876 ± 0.081§#	0.804 ± 0.074§*	2.946 ± 0.113†#	2.949 ± 0.066#	0.796 ± 0.067*
bLa (mmol·l ⁻¹)	1.2 ± 0.2	1.1 ± 0.2	1.3 ± 0.1	-	-	-	3.3 ± 0.7§*	1.8 ± 0.2	0.9 ± 0.1
RER	0.78 ± 0.03	0.76 ± 0.03	0.78 ± 0.2	0.83 ± 0.01§	0.84 ± 0.01§	0.90 ± 0.01§	0.90 ± 0.02	0.86 ± 0.01	0.80 ± 0.01†
\dot{V}_E (l·min ⁻¹)	9.8 ± 0.6	10.0 ± 0.9	10.1 ± 0.4	72.7 ± 1.0§	66.3 ± 1.1§	24.0 ± 0.6§*	96.7 ± 1.9†*	70.4 ± 0.8	21.2 ± 0.6*
RF (breaths·min ⁻¹)	17.5 ± 1.4	16.1 ± 1.3	16.9 ± 1.0	47.3 ± 3.5§*	32.5 ± 0.6§	28.1 ± 0.6§	56.1 ± 2.0†*	35.8 ± 0.9	26.9 ± 0.4*
V_T (l)	0.59 ± 0.07	0.63 ± 0.05	0.61 ± 0.13	1.61 ± 0.13§*	2.06 ± 0.09§	0.88 ± 0.09§*	1.73 ± 0.08	2.03 ± 0.13	0.81 ± 0.08*
HR (bpm)	66 ± 5	58 ± 5	62 ± 4	157 ± 1§*	141 ± 1§	92 ± 2§*	179 ± 1†*	151 ± 1†	93 ± 2*

Note. N = 8 athletes in all conditions. DR₇₀: downhill running at 70% $\dot{V}O_{2max}$. UR₇₀: uphill running at 70% $\dot{V}O_{2max}$ and $\overline{DR_{sameVel}}$ downhill running at similar running velocity than UR₇₀. Values are means ± SEM of 8 athletes. * $p < 0.05$ vs UR at the same time point, § $p < 0.05$ vs rest in the same condition; † $p < 0.05$ vs 3 min in the same condition; oxygen uptake ($\dot{V}O_2$), blood lactate (bLa), respiratory exchange ratio (RER), minute pulmonary ventilation (\dot{V}_E), respiratory frequency (RF), tidal volume (V_T), heart rate (HR).

3. Principaux résultats

A même vitesse (6,2 km·h⁻¹), les réponses cardiorespiratoires sont atténuées en course en descente vs montée (pente de 15%), sans changement significatif de force musculaire ni d'altération de pattern de foulée (Figure 25).

Lors de tests sous-maximaux à intensité métabolique équivalente (70% $\dot{V}O_{2max}$, ~48 ml·min⁻¹·kg⁻¹) en course en descente (- 15% de pente, 18,9 km·h⁻¹) vs montée (+ 15% de pente, 6,2 km·h⁻¹), les réponses cardiorespiratoires sont amplifiées en course en descente vs montée, associées à une perte de force musculaire des extenseurs du genou (-9%) et des fléchisseurs plantaires (-13%) et à une cinématique de foulée spécifique (Figure 26). Notons que des composantes lentes de FC et de FR sont apparues en course en descente, atteignent les valeurs maximales, alors que la $\dot{V}O_2$ était sous-maximale (i.e., 70% $\dot{V}O_{2max}$).

4. Résultats secondaires

Le pattern de foulée était différent en descente, caractérisé par une fréquence et une amplitude de foulée plus élevées ainsi qu'un temps de contact au sol plus court.

A même vitesse de course en descente vs montée, le \dot{Q}_c et la (a-v)O₂ seraient inférieurs (respectivement 10,9 vs 25,1 l·min⁻¹, soit -57% et ,9 vs 12,2 ml(O₂)·100ml⁻¹, soit -35%). Alors qu'à même intensité métabolique en course en descente vs montée, le \dot{Q}_c serait 27% supérieur (31,8 vs 25,1 l·min⁻¹) et la (a-v)O₂ serait 32% inférieure (8,3 vs 12,2 ml(O₂)·100ml⁻¹). Ces données ne sont toutefois pas fiables et sont exprimées au conditionnel, en raison d'un problème technique.

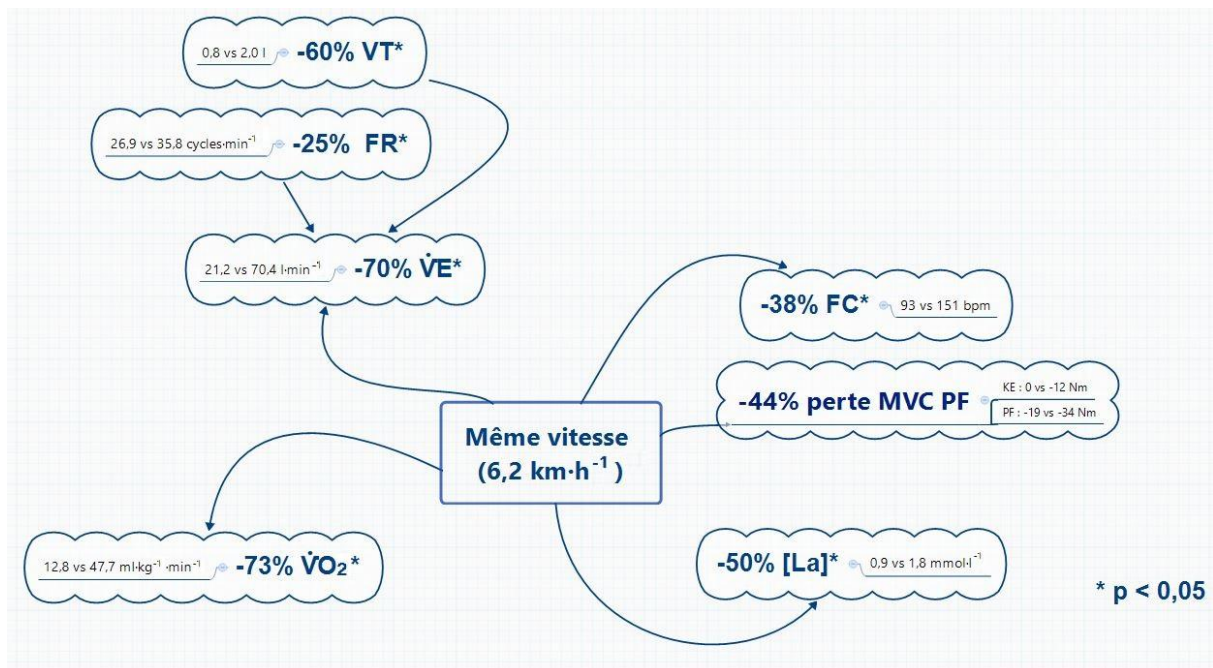


Figure 25 : % de différence de réponses physiologiques et spatio-temporelles à la course en descente vs montée (pente de 15%) à même vitesse (6,2 km·h⁻¹)
 PF représente les fléchisseurs plantaires, KE les extenseurs de genou ; * course en descente vs course en montée à même vitesse p < 0,05.

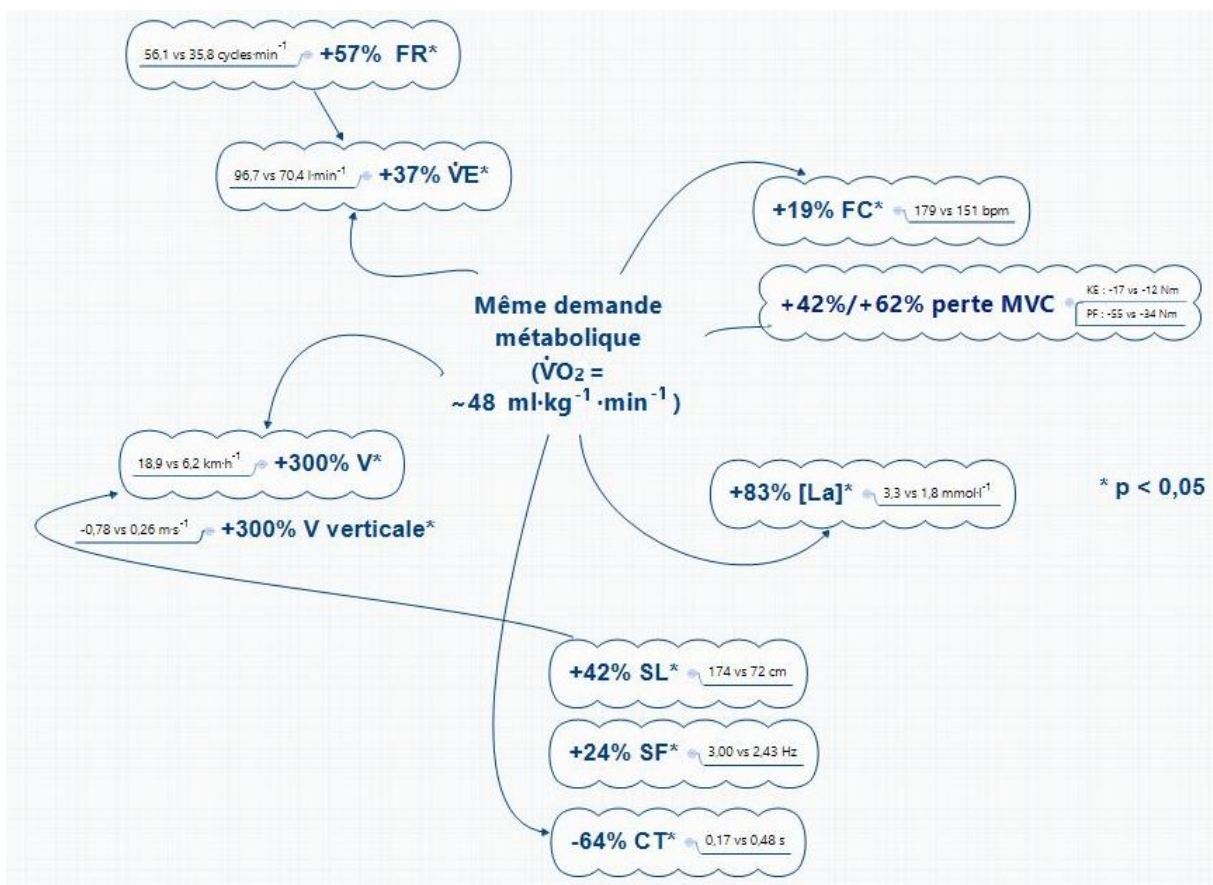


Figure 26 : % de différence de réponses physiologiques et spatio-temporelles à la course en descente vs montée (pente de 15%) à même intensité métabolique (~48 ml·min⁻¹·kg⁻¹)
 V représente la vitesse, PF les fléchisseurs plantaires, KE les extenseurs de genou, SL l'amplitude de foulée, SF la fréquence de foulée, CT le temps de contact au sol ; * course en descente vs course en montée à même vitesse p < 0,05.

3^{EME} ETUDE – DURNAT : LES FACTEURS PHYSIOLOGIQUES DE LA PERFORMANCE EN CONTRE-LA-MONTRE EN COURSE EN DESCENTE VS MONTEE CHEZ LE COUREUR TRES ENTRAINE

1. Présentation de l'étude

La course de trail est un sport complexe et a récemment été reconnue par l'Association Internationale des Fédérations Athlétiques (IAAF) avec ses propres championnats du monde de trail (www.itra.org). C'est pourquoi, il est dans l'intérêt des athlètes, des coaches et des chercheurs de trouver des stratégies d'entraînement et d'exercices de tests pour prédire la performance et optimiser l'entraînement et les résultats en compétition.

Les variables classiquement utilisées pour prédire la performance en course à pied incluent $\dot{V}O_{2max}$, un pourcentage de $\dot{V}O_{2max}$, les seuils ventilatoires et lactiques et l'économie de course (Barnes & Kilding, 2015). Or, il a été montré récemment que ce modèle ne prédirait que 48% de la performance d'un trail court (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018). La course de trail avec ses sections descendantes et montantes implique des différences de demandes physiologique et musculaire et altère la biomécanique de la foulée comparativement aux courses sur route ou à plat (Vernillo, Giandolini, et al., 2017). La performance de course de trail repose sur les valeurs de $\dot{V}O_{2max}$ (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018; Fornasiero et al., 2018), pourtant notre deuxième étude (partie A) montre que $\dot{V}O_{2max}$ ne peut pas être atteinte en course en descente. Ces différentes données suggèrent que les facteurs limitants la performance divergent entre les sections de course en descente et en montée. Or, toutes les études de prédiction de la performance en trail ont établi leurs corrélations avec la performance chronométrique globale de la course, combinant les pentes négatives et positives.

Los de nos études précédentes, nous avons pu observer des différences notables des réponses cardiorespiratoires, métaboliques, neuromusculaires et spatio-temporelles en course en descente vs montée (études 1 et 2). Par conséquent, notre hypothèse est que les facteurs de la performance devraient être spécifiques en course en descente vs montée et aussi que leur contribution devrait être différente. Cette étude a cherché à tester différentes qualités physiologiques d'athlètes très entraînés

pour les courses de trail et à les corrélés avec le temps réalisé lors de contre-la-montre distincts en descente et en montée.

2. Résultats

Ces résultats font l'objet d'un article soumis à Journal of Science And Medicine in Sport.

Article title: Physiological factors determining downhill vs uphill running endurance performance

Authors: Marcel Lemire ^{a,b,*}, Thomas J. Hureau ^{a,b}, Romain Remetter ^{a,c}, Bernard Geny ^{a,c}, Blah Y. L. Kouassi ^{a,b}, Mourad Boukhari^b, Evelyne Lonsdorfer ^{a,c}, Fabrice Favret ^{a,b}, Stéphane P. Dufour ^{a,b}

^a *University of Strasbourg, Faculty of Medicine, Translational Medicine Federation (FMTS), EA 3072, Strasbourg, France;* ^b *University of Strasbourg, Faculty of Sport Sciences, Strasbourg, France;*

^c *University Hospitals of Strasbourg, Physiology and Functional Explorations Department, Civil Hospital, Strasbourg, France.*

Corresponding author:

*Marcel Lemire, University of Strasbourg, Faculty of Sport Sciences, EA 3072 “Mitochondria, oxidative stress and muscle protection”; 14, rue René Descartes, 67084 Strasbourg, France

Tel: +33 6 51 52 50 92; Fax:+33 3 68 85 66 75; Email: marcel.lemire@unistra.fr

Preferred running head: Physiological factors in downhill vs uphill running

Text-only word count: 2939

Abstract word count: 249

Number of figures: 2

Number of tables: 1

Number of references: 26

Declarations of interest: none.

Funding: none.

Abstract

Objectives: Recent studies investigated the determinants of trail running performance (i.e., *combining* uphill (UR) and downhill running sections (DR)), while the possible specific physiological factors specifically determining UR vs DR performances (i.e., *isolating* UR and DR) remain presently unknown. This study aims to determine the cardiorespiratory responses to outdoor DR vs UR time-trial and explore the determinants of DR and UR performance in highly trained runners.

Design: Randomized controlled trial.

Method: Ten endurance athletes completed 5-km DR and UR time-trials (average grade: $\pm 8\%$) and were tested for maximal oxygen uptake, lower limb extensor maximal strength, local muscle endurance, leg musculo-tendinous stiffness, vertical jump ability, explosivity/agility and sprint velocity. Predictors of DR and UR performance were investigated using correlation and commonality regression analyses.

Results: Running velocity was higher in DR vs UR time-trial (20.4 ± 1.0 vs 12.0 ± 0.5 km·h⁻¹, $p < 0.05$) with similar average heart rate ($95 \pm 2\%$ vs $94 \pm 2\%$ maximal heart rate; $p > 0.05$) despite lower average $\dot{V}O_2$ ($85 \pm 8\%$ vs $89 \pm 7\%$ $\dot{V}O_{2max}$; $p < 0.05$). Velocity at $\dot{V}O_{2max}$ ($v\dot{V}O_{2max}$) body mass index (BMI) and maximal extensor strength were significant predictors of UR performance ($r^2=0.94$) whereas $v\dot{V}O_{2max}$, leg musculo-tendinous stiffness and maximal extensor strength were significant predictors of DR performance ($r^2=0.84$).

Conclusions: Five-km UR and DR running performances are both well explained by three independent predictors. If two predictors are shared between UR and DR performances ($v\dot{V}O_{2max}$ and maximal strength), their relative contribution is different and, importantly, the third predictor appears very specific to the exercise modality (BMI for UR vs leg musculo-tendinous stiffness for DR).

Keywords: oxygen consumption; ventilation; heart rate; track and field; eccentric exercise; time trial

i. Introduction:

The determinants of flat endurance running performance have been extensively explored and are believed to be mainly related to aerobic energy production and/or utilization in the locomotor muscles (Joyner, 2017; Lacour & Bourdin, 2015). However, trail running, usually performed in the mountain and characterized by steep and irregular paths throughout the race, may require specific physiological capabilities.

Very recently, the determinants of trail running performance have been investigated and maximal oxygen uptake ($\dot{V}O_{2\max}$), velocity associated with $\dot{V}O_{2\max}$, knee-extensor local endurance and strength as well as energy cost of running over level or incline slopes have been shown to be significant predictors of performance over 26 to 75 km trail running races (Balducci et al., 2017; Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018; Scheer, Janssen, et al., 2018). However, these studies (Balducci et al., 2017; Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018; Scheer, Janssen, et al., 2018) investigated the determinants of trail running performance as a whole (i.e., *combining* uphill (UR) and downhill running (DR) with no attempt to identify possible physiological factors specifically related to UR vs DR performances (i.e., *isolating* UR and DR).

If $\dot{V}O_{2\max}$ is thought to be a major determinant in trail performance, especially during UR sections, its contribution to DR performance remains elusive. For instance, maximal running velocity during an incremental test has been demonstrated to be higher (+ 7%) when running at -3 degrees (equivalent to - 5% slope) despite lower maximal oxygen uptake (- 15%) vs flat running in well-trained athletes (Liefeldt et al., 1992). However, the slope used in this study was rather small, and the factors related to DR performance were not specifically explored. Moreover, ground impact and braking forces have also been reported to be higher in DR vs uphill running UR (Gottschall & Kram, 2005). Therefore, the possibility that specific physiological factors contribute to DR vs UR performance remains presently unknown.

The main objectives of this work were i) to determine the cardiorespiratory responses to field UR vs DR time trials in highly trained runners and ii) to investigate the implication of aerobic fitness, lower limb strength and endurance as well as explosivity/agility on UR and DR running performance.

ii. Methods:

Ten male highly-trained trail runners participated in this study (age: 37 ± 11 [mean \pm SD] years; height: 1.78 ± 0.06 m; body mass: 64.8 ± 6.7 kg; $\dot{V}O_{2\max}$: 70.4 ± 6.3 ml \cdot min $^{-1}\cdot$ kg $^{-1}$). All athletes were informed of the benefits and risks of this investigation prior to giving their written informed consent to participate. The experimental protocol was approved by our Institutional Review Board and complied with the Declaration of Helsinki.

Each athlete underwent each of the following experimental visit within a 21-day period:

Visit 1: a 5-km field DR time-trial (TT).

Visit 2: a 5-km field UR TT.

Visit 3: a maximal incremental test as well as a sprint running test, a Pro agility test and a V-cut test.

Visit 4: a maximum half-squat test.

Visit 5: an evaluation of leg stiffness, squat jump (SJ), counter movement jump (CMJ) and local endurance of the extensor muscles of the lower limb.

All sessions were randomized and separated by at least 3 days (visits 3-5) and one week between both 5-km TT.

Both TT were preceded by a standard 20 min warm-up and were performed on mountain trails with a cumulative ascent (UR) or descent (DR) of 400m (slope: $8 \pm 4\%$). Participants were guided and verbally encouraged during each TT by the same experimenter on a e-mountain bike.

Oxygen uptake ($\dot{V}O_2$), carbon dioxide output ($\dot{V}CO_2$), ventilation (VE), respiratory frequency (RF), tidal volume (TV) and respiratory exchange ratio (RER) were collected breath-by-breath (Metamax

Cortex, Leipzig, Germany). Before each exercise test, the pneumotachograph was calibrated according to manufacturer's instructions. Heart rate (HR) and running velocity were continuously monitored by telemetry and GPS technology respectively (V800, Polar, Kempele, Finland). Peak values of cardiorespiratory parameters were calculated as the highest 30 s window.

Aerobic capacity was assessed using a maximal incremental test on a synthetic athletic track, beginning at 13 km·h⁻¹ during 2 min before running velocity was increased by 1 km·h⁻¹ every 2 min until volitional exhaustion (Leger & Boucher, 1980). The velocity associated with $\dot{V}O_{2max}$ ($v\dot{V}O_{2max}$) was determined where $\dot{V}O_2$ reaches a peak value or a plateau ($\dot{V}O_{2max}$) if the increase in $\dot{V}O_2$ was less than 2.1 ml·kg⁻¹·min⁻¹ for a speed increase equal to 1 km·h⁻¹ (L. V. Billat & J. P. Koralsztein, 1996). Ventilatory thresholds were determined according to Beaver et al. (Beaver et al., 1986).

Blood lactate concentration was assessed from fingertip blood samples (Lactate Scout+, EKF Diagnostics, Leipzig, Germany) before and 3 min after exercise bouts (incremental test, UR and DR TT).

Sprint running and change of direction ability were performed using photoelectric cells (Witty-Kit, Microgate, Bolzano, Italy) over 20 m linear sprints and using both a Pro agility test and a V-cut test (Toyomura et al., 2018), respectively.

Squat and counter movement jumps were performed after standardized warm-up and jump height was measured using a floor-based photocell system (Optojump Next, Optogait, Microgate, Bolzano, Italy). Each participant completed 2 maximal trials for each jump test with a rest interval of at least 3 min between trials. The best SJ and CMJ performance was retained for analysis.

Leg stiffness was assessed using 7 consecutive maximal vertical jumps using the following formula (Ruggiero, Dewhurst, & Bampouras, 2016):

$$K_{leg} = \frac{M\pi(T_f + T_c)}{T_c^2 \left(\frac{T_f + T_c}{\pi} - \frac{T_c}{4} \right)}$$

where M is the total body mass in kg, T_c is ground contact time and T_f is flight time in s. K is expressed in $N \cdot m^{-1}$.

Maximal lower limb strength of the major extensor muscles was assessed with a half-squat 1RM testing. Following a standardized warmup (Moir et al., 2008), the participants performed consecutively 6 repetitions with 40% of the maximal estimated load, 4 repetitions with 60% of the maximal estimated load, 3 repetitions with 80% of the maximal estimated load, 1 repetition with 90% of the maximal estimated load, 1 repetition with 100% of the maximal estimated load and 1 repetition with 2 to 5-kg additional load to adjust the final maximal load. Four min of passive recovery was given between sets.

Lower limb local muscle endurance was established for each participant as the maximal number of repetitions of half-squat movement with a load equivalent to 45% of 1RM.

Statistical analyses were performed using Statistica (13.0, Tulsa, Oklahoma, USA) and R software with R packages from Nimon and al. (Nimon et al., 2008). All data are expressed as mean \pm standard deviation (SD). After testing for data distribution normality and variance homogeneity, one-way and two-way ANOVAs on repeated measures were performed. When significant interactions were found, Fischer's Least Significant Difference post-hoc tests were used. Pearson's product moment correlation coefficients (r) were used to assess relationships between variables. For all analyses, $p \leq 0.05$ was considered statistically significant. Given the limitations related to the stepwise regression method (Nathans et al., 2012), we also used commonality regression analyses to identify unique and common effects (i.e. commonality coefficients) of each predictor (independent variable) on the UR and DR TT performances (Nimon et al., 2008).

iii. Results:

The average speed was $70 \pm 6\%$ higher in the 5-km DR ($20.4 \pm 1.0 \text{ km} \cdot \text{h}^{-1}$) vs UR ($12.0 \pm 0.5 \text{ km} \cdot \text{h}^{-1}$) leading to a shorter performance time in DR vs UR (14 min 43 \pm 42 s vs 24 min 59 \pm 1 min 06 s, respectively, $p < 0.05$).

Insert Figure 1 about here

The average $\dot{V}O_2$ was lower in DR vs UR ($85 \pm 8\%$ vs $89 \pm 7\%$ of $\dot{V}O_{2max}$ respectively, $p < 0.05$), whereas average HR and $\dot{V}E$ were similar ($p = 0.71$ and $p = 0.63$, respectively). Lower values were also obtained in DR vs UR for relative $\dot{V}O_2$ peak ($p < 0.05$) but not for HR peak ($p = 0.82$), $\dot{V}E$ peak ($p = 0.77$) nor for blood lactate at end exercise ($p = 0.73$) (Table 1). Of note, average and peak RF were higher in DR vs UR (both $p < 0.05$) whereas average and peak TV were lower in DR (both $p < 0.05$).

Insert Table 1 about here

Velocities associated with VT1 ($vVT1$), VT2 ($vVT2$) and $\dot{V}O_{2max}$ amounted to 14.8 ± 0.4 , 17.4 ± 0.8 and 18.7 ± 0.8 $km \cdot h^{-1}$ respectively. UR performance was correlated significantly to $vVT2$ ($r = -0.70$; $p < 0.05$) and $v\dot{V}O_{2max}$ ($r = -0.89$; $p < 0.05$), but not to $\dot{V}O_{2max}$ ($r = -0.24$; $p = 0.51$). DR performance was significantly correlated to $vVT1$ ($r = -0.67$; $p < 0.05$), $v\dot{V}O_{2max}$ ($r = -0.69$; $p < 0.05$) and tended to be correlated to $vVT2$ ($r = -0.58$; $p = 0.08$). However, DR performance was not correlated to $\dot{V}O_{2max}$, ($r = 0.03$; $p = 0.93$).

One RM and local muscle endurance corresponded to 97.5 ± 12.1 kg and 96 ± 30 repetitions. No correlation was observed between UR performance and lower limb maximal muscle strength nor to local muscle endurance ($p > 0.05$). However, DR performance time was inversely correlated to the relative lower limb maximal strength ($r = -0.63$; $p < 0.05$) and positively correlated with lower limb local muscle endurance ($r = 0.73$; $p < 0.05$). Lower limb maximal strength and lower limb local muscle endurance were inversely correlated ($r = -0.68$; $p < 0.05$).

Performance times over the 20 m linear sprint, Pro agility and V-cut tests were 3.35 ± 0.19 , 5.38 ± 0.43 , 7.55 ± 0.71 s respectively, whereas SJ, CMJ and leg musculo-tendinous stiffness were established at 28.1 ± 3.4 cm, 28.5 ± 3.8 cm and 24.2 ± 3.4 kN·m⁻¹. None of these parameters correlated to UR performance (all $p > 0.05$) and only SJ correlated to DR performance ($r = -0.65$; $p < 0.05$).

Based on commonality regression analyses, a model summary with a total r^2 coefficient of 0.94 was obtained for UR (Figure 2). In this analysis, $\dot{V}O_{2\max}$, BMI and lower limb maximal strength as unique predictors accounted respectively for 68.3%, 14.1% and 2.8% of the total regression effect.

In DR, the best model summary with a total r^2 coefficient of 0.84 also identified three independent predictors of performance. Lower limb maximal strength, $\dot{V}O_{2\max}$ and leg musculo-tendinous stiffness as unique predictors accounted respectively for 50.7%, 48.0% and 10.2% of the total regression effect.

Insert Figure 2 about here

iv. Discussion

While previous studies (Balducci et al., 2017; Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018; Scheer, Janssen, et al., 2018) investigated the important determinants of trail running performance as a whole, where UR and DR are *combined*, the present study is the first to *isolate* UR and DR performances to identify their – likely specific – physiological determinant factors. Although 5-km UR and DR time trial elicited high cardiorespiratory responses (i.e., $>80\% \dot{V}O_{2\max}$), we found peak $\dot{V}O_2$ to be attenuated in DR compared to UR despite similar peak values for $\dot{V}E$ and HR. Using commonality regression analyses, this study showed that 5-km UR and DR performances are both well explained by three independent predictors. However, if two predictors are shared between UR and DR performances (namely, $\dot{V}O_{2\max}$ and maximal strength), their relative contribution is different and, importantly, the third predictor appears to be very specific to the exercise modality (BMI for UR vs musculo-tendinous leg stiffness for DR).

Despite maximal effort on a similar distance (5-km), drastically lower running speed and therefore much longer exercise duration were observed in UR (~12 km·h⁻¹ and ~24 min) vs DR (~20 km·h⁻¹ and ~14 min) time trial. Of note, UR led to significantly higher $\dot{V}O_2$ than DR (89 vs 85% $\dot{V}O_{2max}$) in spite of its longer duration, in line with previous observations (~90% $\dot{V}O_{2max}$) in endurance trained runners over 5-km simulated flat running (~17-18min effort duration)(Ramsbottom et al., 1992). Differences in $\dot{V}O_2$ responses despite maximal effort in UR vs DR are presumably related to major differences in the type of muscle actions, with UR relying more on concentric, energy consuming, muscle actions(Pringle et al., 2002; Sloniger et al., 1997b), whereas DR might favor eccentric, energy efficient muscle actions(Lindstedt et al., 2001; Pokora et al., 2014; Wiecek, Maciejczyk, Szymura, & Szygula, 2017) to absorb shocks and slow down the body weight during each landing phase(Lindstedt et al., 2001). Consequently, even if similar blood lactate concentration was observed at end exercise, participants might not have been able to activate their oxidative metabolism to the same extent during DR and therefore did probably not trigger the same level of muscle metabolic stress than during 5-km UR time trial.

Interestingly, despite reduced average $\dot{V}O_2$ in DR vs UR, similar average HR (~95% of HR_{max}) and $\dot{V}E$ (~91% of $\dot{V}E_{max}$) were obtained in both time trials. Therefore, the present results demonstrate for the first time that maximal DR effort in endurance-trained runners can elicit very high $\dot{V}E$ and HR together with a more superficial ventilation pattern (greater RF and lower TV in DR), in close agreement with previous observations reported from eccentric vs concentric cycling(Lipski et al., 2018). Collectively, these results suggest that the HR/ $\dot{V}O_2$ relationship might be steeper in concentric compared to eccentric-based exercises, supporting a different coupling of the cardiovascular and metabolic responses during DR vs UR. The mechanistic bases of such specific HR responses to DR is presently unclear(Dufour et al., 2007; Lipski et al., 2018).

Five-km UR TT performance is strongly correlated to parameters of aerobic fitness in highly-trained athletes, with $v\dot{V}O_{2max}$ being the most powerful predictor. Of note, neither $\dot{V}O_{2max}$ nor BMI were

significantly correlated to 5-km UR TT performance. Previous studies exploring the physiological determinants of trail running performance (combining uphill and downhill sections) reported the paramount importance of $\dot{V}O_{2max}$ (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018) or $v\dot{V}O_{2max}$ (Balducci et al., 2017; Scheer, Janssen, et al., 2018), but previous data also emphasized the fact that $\dot{V}O_{2max}$ *per se* is not necessarily a strong predictor of performance in homogenous groups of trained runners (Morgan et al., 1991).

No correlation was observed in the present study between 5-km UR performance and either maximal strength (absolute and relative) or local endurance of the lower limb muscles. This result is at odds with recent studies indicating that maximal force of the knee extensor (Balducci et al., 2017) or local muscle force endurance (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018) are related to trail running performance. In this regard, it should be noted that we used the half-squat movement to evaluate lower limb muscle force (maximal strength and local endurance) as this multi-articular movement was expected to be closer to the specific joint angles required during running, especially compared to mono-articular isokinetic testing (Balducci et al., 2017; Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018; Rhea et al., 2016).

Moreover, our results do not discard the possibility that parameters of lower limb muscle strength play a greater determining role in setting performance in longer duration competitive events (i.e., longer than 2 h).

A commonality regression analysis, allowing to discriminate the unique and common contribution of the most predictive factors (Figure 2A) provided a model predicting 94% of the variance in 5-km UR time trial performance, emphasizing the decisive role of $v\dot{V}O_{2max}$ as the first unique predictor (explaining ~68% of the variance in 5-km performance), together with BMI (~14%) and lower leg maximal strength (~2.8%), the last two parameters explaining a limited to minor part of the variance in 5-km UR performance (~14 and 2.8% respectively).

The physiological factors specifically related to DR performance have never been explored albeit it was recently demonstrated that short trail running performance is significantly related to the athlete's

ability in the downhill sections of the race (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018). For the first time, we report that average $\dot{V}O_2$ was particularly high ($\sim 85\% \dot{V}O_{2max}$) together with high bLa values ($11.3 \pm 3.7 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$) in 5-km DR TT performed in real condition by highly-trained athletes. Therefore, 5-km DR performance was significantly correlated to $v\dot{V}O_{2max}$ ($r = -0.69$; $p = 0.03$) suggesting that athlete's aerobic fitness significantly account for DR performance in these conditions (i.e., distance and slope). Again, no correlation was found either between 5-km DR performance and $\dot{V}O_{2max}$ nor was it the case with BMI.

In contrast, high force in the extensor muscles of the lower limbs is likely to be beneficial for DR performance ($r = -0.63$; $p = 0.05$) as it would lower the relative muscle force athletes need to generate at each ground impact and standing phase, possibly contributing to reduce muscle fatigue and better maintain high downhill running velocity (Cook, Beaven, & Kilduff, 2013). In line with this idea, 5-km DR performance correlated to jump ability (SJ, $r = -0.65$; $p = 0.04$) and local endurance of the lower limb muscles ($r = 0.73$; $p = 0.02$), suggesting that higher local muscle endurance, as assessed by the number of repetitions at 45% 1RM, is not related to better performance in DR.

A key role of neuromuscular function in 5-km DR performance is further supported by commonality regression analyses, which provided a model explaining 84% of the variance in 5-km DR performance. Maximal strength of the lower limb muscle emerged as the first unique predictor (explaining $\sim 51\%$ of the variance in 5-km DR performance). Second and third unique predictors were $v\dot{V}O_{2max}$ and musculo-tendinous leg stiffness, respectively explaining 48 and 10% of the variance in 5-km DR performance. Of note, the addition of the respective contributions of these three unique predictors to the total variance exceed 100% since these parameters shared some suppressor effects, thereby limiting the prediction of the model to $r^2 = 0.84$.

v. **Conclusion:**

The present study isolated UR and DR performances in 'real conditions' (i.e., outdoor) and identified specific physiological determinants in highly-trained runners. Five-km UR is mainly determined by

the three following parameters: $v\dot{V}O_{2max}$, maximal strength and BMI. In contrast, 5-km DR performance shares two predictors with UR ($v\dot{V}O_{2max}$ and maximal strength), but their relative contribution is different. Moreover, the third important determinant of DR performance, musculo-tendinous leg stiffness, appears to be very specific to this exercise modality.

vi. Practical Implications:

- Five-km downhill running (~15min duration at -8% slope) allows reaching close to maximal heart rate and ventilation rates (both ~97%) and high but still submaximal peak oxygen uptake (i.e., ~91% $\dot{V}O_{2max}$).
- Velocity associated with $\dot{V}O_{2max}$ is an important predictor for both 5-km uphill and downhill running performance and therefore should be specifically targeted in trail runners training programs.
- Body mass index contributes significantly to 5-km uphill running performance, emphasizing the need for proper nutrition and body mass control.
- Lower limb maximal strength and musculo-tendinous leg stiffness emerge as significant predictors of 5-km downhill running performance, emphasizing the need for trail runners to include strength and conditioning exercises as an important part of their training programs

Acknowledgments:

The authors thank the athletes for their willingness to participate in the present work. They also warmly thank Didier Amet for his help in accompanying each participant on the e-mountain-bike during the DR and UR TT and Christian Cristophel for the fitness center venue kindly offered. Author's declare that the results of this study are presented clearly, honestly, and without fabrication, falsification, or inappropriate data manipulation. This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors. There are no conflicts of interest to declare.

References

1. Joyner MJ. Physiological limits to endurance exercise performance: influence of sex. *J Physiol.* 2017;595(9):2949-2954.
2. Lacour JR, Bourdin M. Factors affecting the energy cost of level running at submaximal speed. *Eur J Appl Physiol.* 2015;115(4):651-673.
3. Ehrstrom S, Tartaruga MP, Easthope CS, Brisswalter J, Morin JB, Vercruyssen F. Short Trail Running Race: Beyond the Classic Model for Endurance Running Performance. *Med Sci Sports Exerc.* 2018;50(3):580-588.
4. Scheer V, Janssen TI, Vieluf S, Heitkamp HC. Predicting Trail Running Performance With Laboratory Exercise Tests and Field Based Results. *Int J Sports Physiol Perform.* 2018:1-13.
5. Balducci P, Clemencon M, Trama R, Blache Y, Hautier C. Performance Factors in a Mountain Ultramarathon. *Int J Sports Med.* 2017;38(11):819-826.
6. Liefeldt G, Noakes TD, Dennis SC. Oxygen delivery does not limit peak running speed during incremental downhill running to exhaustion. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 1992;64(6):493-496.
7. Gottschall JS, Kram R. Ground reaction forces during downhill and uphill running. *J Biomech.* 2005;38(3):445-452.
8. Leger L, Boucher R. An indirect continuous running multistage field test: the Universite de Montreal track test. *Can J Appl Sport Sci.* 1980;5(2):77-84.
9. Billat LV, Koralsztein JP. Significance of the velocity at VO₂max and time to exhaustion at this velocity. *Sports Med.* 1996;22(2):90-108.
10. Beaver WL, Wasserman K, Whipp BJ. A new method for detecting anaerobic threshold by gas exchange. *J Appl Physiol.* 1986;60(6):2020-2027.
11. Toyomura J, Mori H, Tayashiki K, Yamamoto M, Kanehisa H, Maeo S. Efficacy of downhill running training for improving muscular and aerobic performances. *Appl Physiol Nutr Metab.* 2018;43(4):403-410.

12. Ruggiero L, Dewhurst S, Bampouras TM. Validity and Reliability of Two Field-Based Leg Stiffness Devices: Implications for Practical Use. *J Appl Biomech*. 2016;32(4):415-419.
13. Moir G, Shastri P, Connaboy C. Intersession reliability of vertical jump height in women and men. *J Strength Cond Res*. 2008;22(6):1779-1784.
14. Nimon K, Lewis M, Kane R, Haynes RM. An R package to compute commonality coefficients in the multiple regression case: an introduction to the package and a practical example. *Behav Res Methods*. 2008;40(2):457-466.
15. Nathans LL, Oswald FL, Nimon K. Interpreting Multiple Linear Regression: A Guidebook of Variable Importance. *Pract Assessment, Res Eval*. 2012;17(9):1-19.
16. Ramsbottom R, Williams C, Kerwin DG, Nute ML. Physiological and metabolic responses of men and women to a 5-km treadmill time trial. *J Sports Sci*. 1992;10(2):119-129.
17. Pringle JS, Carter H, Doust JH, Jones AM. Oxygen uptake kinetics during horizontal and uphill treadmill running in humans. *Eur J Appl Physiol*. 2002;88(1-2):163-169.
18. Sloniger MA, Cureton KJ, Prior BM, Evans EM. Lower extremity muscle activation during horizontal and uphill running. *J Appl Physiol (1985)*. 1997;83(6):2073-2079.
19. Pokora I, Kempa K, Chrapusta SJ, Langfort J. Effects of downhill and uphill exercises of equivalent submaximal intensities on selected blood cytokine levels and blood creatine kinase activity. *Biol Sport*. 2014;31(3):173-178.
20. Wiecek M, Maciejczyk M, Szymura J, Szygula Z. Sex differences in oxidative stress after eccentric and concentric exercise. *Redox Rep*. 2017;22(6):478-485.
21. Lindstedt SL, LaStayo PC, Reich TE. When active muscles lengthen: properties and consequences of eccentric contractions. *News Physiol Sci*. 2001;16:256-261.
22. Lipski M, Abbiss CR, Nosaka K. Cardio-pulmonary responses to incremental eccentric and concentric cycling tests to task failure. *Eur J Appl Physiol*. 2018;118(5):947-957.

23. Dufour SP, Doutreleau S, Lonsdorfer-Wolf E, et al. Deciphering the metabolic and mechanical contributions to the exercise-induced circulatory response: insights from eccentric cycling. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol.* 2007;292(4):R1641-1648.
24. Morgan DW, Martin PE, Krahenbuhl GS, Baldini FD. Variability in running economy and mechanics among trained male runners. *Med Sci Sports Exerc.* 1991;23(3):378-383.
25. Rhea MR, Kenn JG, Peterson MD, et al. Joint-angle specific strength adaptations influence improvements in power in highly trained athletes. *Hum Mov.* 2016;17(1):43-49.
26. Cook CJ, Beaven CM, Kilduff LP. Three weeks of eccentric training combined with overspeed exercises enhances power and running speed performance gains in trained athletes. *J Strength Cond Res.* 2013;27(5):1280-1286.

Table 1: Comparison between time-trials average, peak values and incremental test maximal reached values

	Incremental	Uphill running		Downhill running	
	Max values	Mean values	Peak values	Mean values	Peak values
$\dot{V}O_2$ (l·min ⁻¹)	4.6 ± 0.5	4.0 ± 0.4 *	4.5 ± 0.5	3.8 ± 0.4 *\$	4.2 ± 0.5 *§
$\dot{V}O_2$ (ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	70.0 ± 6.0	62.4 ± 3.4 *	69.3 ± 4.2	59.4 ± 3.4 *\$	64.7 ± 3.2 *§
\dot{V}_E (l·min ⁻¹)	157.5 ± 19.2	144.3 ± 16.8 *	152.8 ± 16.1 α	143.7 ± 21.0 *	152.0 ± 22.2 *
RF (breaths·min ⁻¹)	63.6 ± 8.9	58.1 ± 7.4 *	57.6 ± 8.2 *	64.2 ± 11.4 §	62.3 ± 12.1 §
TV (l)	2.5 ± 0.3	2.5 ± 0.3	2.7 ± 0.4 *	2.3 ± 0.4 *§	2.5 ± 0.5 §
HR (bpm)	182 ± 11	171 ± 11 *	178 ± 12 *	172 ± 9 *	178 ± 10 *
B[La] before test (mmol·l ⁻¹)	1.7 ± 0.4		1.8 ± 0.4		2.3 ± 0.6
B[La] 3 min after test (mmol·l ⁻¹)	13.1 ± 3.6		11.8 ± 3.2		11.3 ± 3.7
Ambient temperature (°C)	22 ± 2		19 ± 6		19 ± 4

Note. N = 10 athletes. Incremental test values are presented as maximal mean ± SD. Uphill and downhill running values are means and peaks ± SD. § $p < 0.05$ vs UR; \$ $p < 0.1$ vs UR; * $p < 0.05$ vs incremental test; α $p < 0.1$ vs incremental test. From top to bottom: oxygen uptake ($\dot{V}O_2$), minute pulmonary ventilation (\dot{V}_E), respiratory frequency (RF), tidal volume (TV), heart rate (HR), blood lactate (bLa) and ambient temperature.

Figure captions

Figure 1. The oxygen uptake (panel A) and heart rate (panel B) responses in DR vs UR time-trials.

Figure 2. Prediction models of isolated UR and DR time trial performances. Panel A: commonality analysis for the UR performance. Panel B: commonality analysis for the DR performance. Black filled single arrows, black dashed double arrows and external grey dotted lines represent respectively the contribution-percentage of unique, common to two factors, and common to all factors for each independent predictor in the total regression effect (i.e., r^2). The sum of common and unique effects for each model corresponds to the total regression effect (i.e., total r^2).

Figure1:

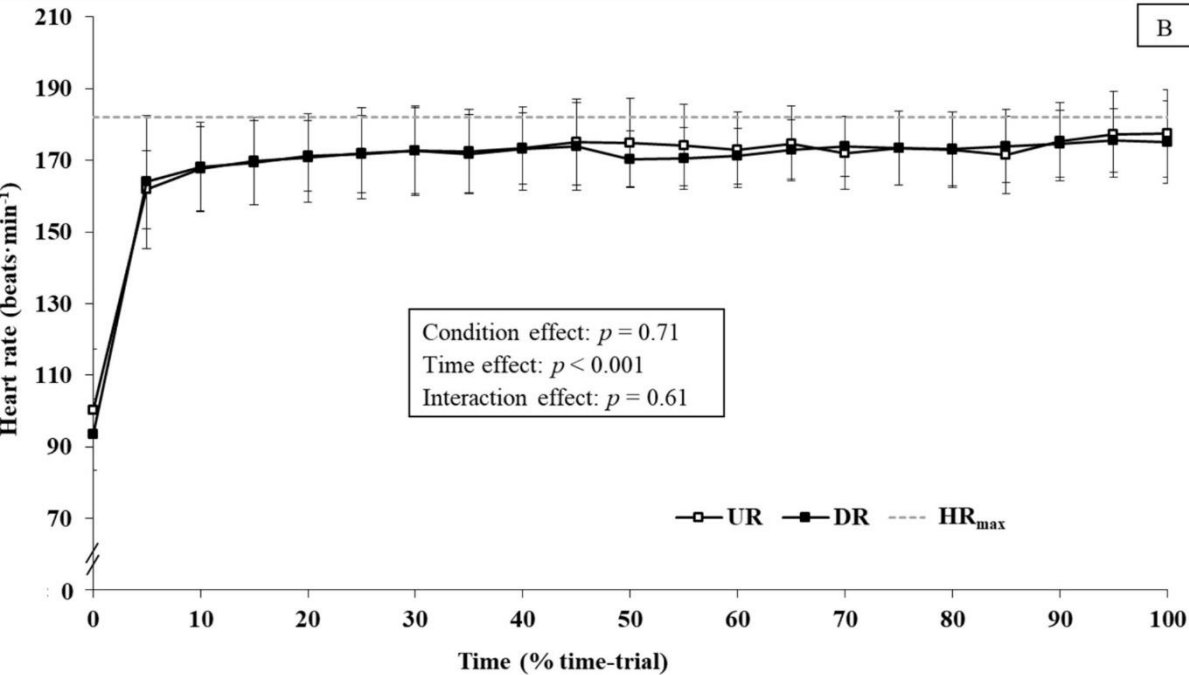
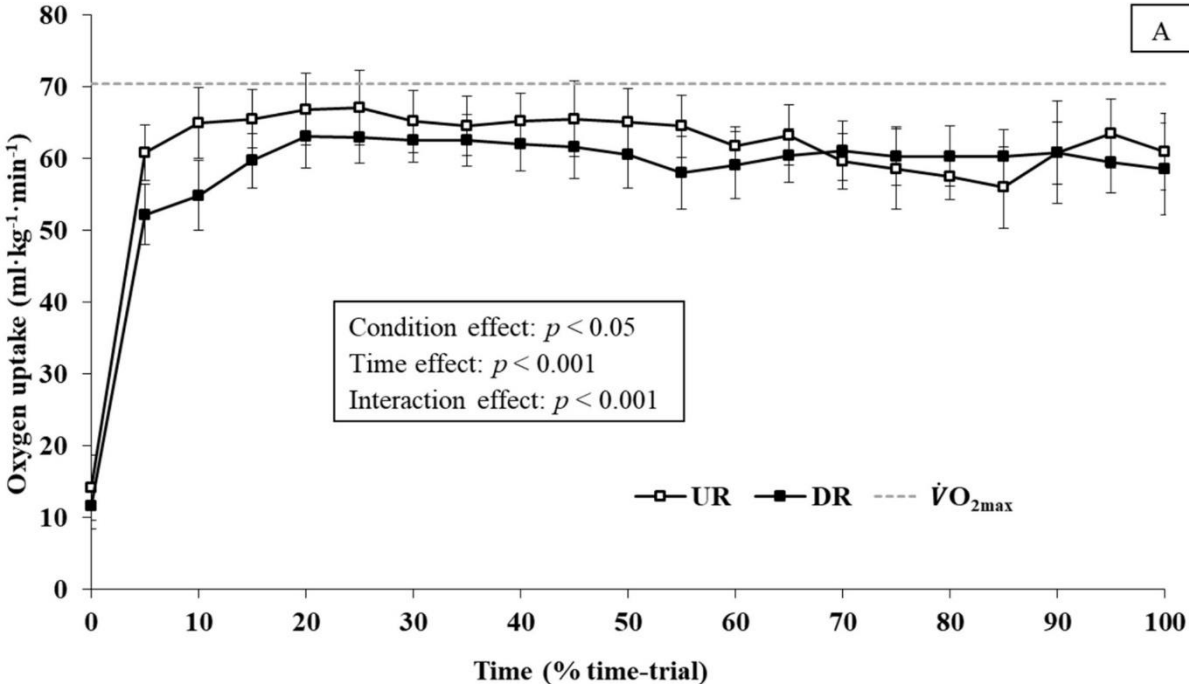


Figure2:

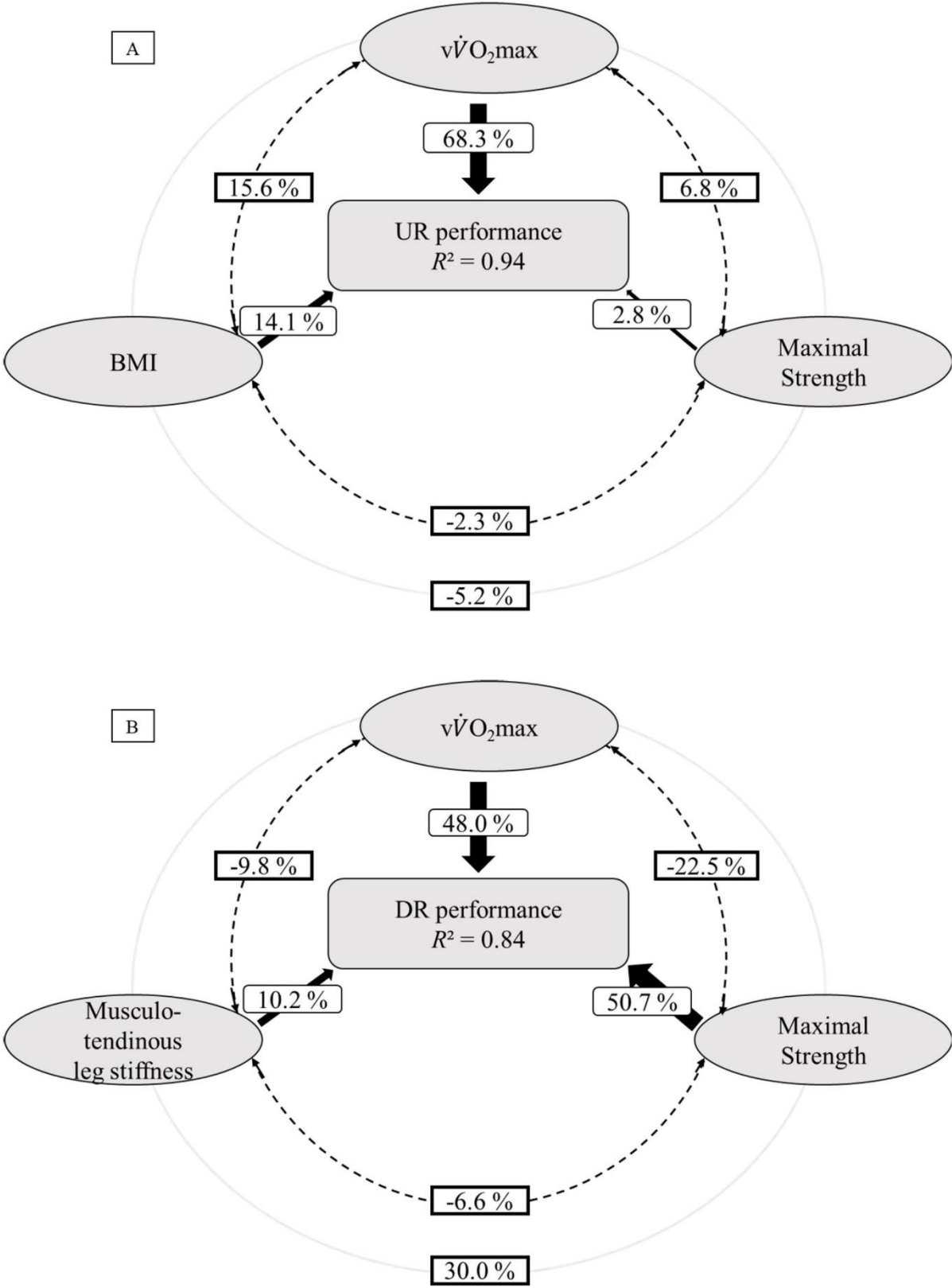


TABLE 1: Comparison between time-trials average, peak values and incremental test maximal reached values

<u>Participants</u>	<u>Incremental test</u>	<u>Uphill running</u>		<u>Downhill running</u>	
	<u>Max values</u>	<u>Mean values</u>	<u>Peak values</u>	<u>Mean values</u>	<u>Peak values</u>
$\dot{V}O_2$ (l·min ⁻¹)	4.6 ± 0.5	4.0 ± 0.4 *	4.5 ± 0.5	3.8 ± 0.4 *\$	4.2 ± 0.5 *§
$\dot{V}O_2$ (ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	70.0 ± 6.0	62.4 ± 3.4 *	69.3 ± 4.2	59.4 ± 3.4 *\$	64.7 ± 3.2 *§
\dot{V}_E (l·min ⁻¹)	157.5 ± 19.2	144.3 ± 16.8 *	152.8 ± 16.1 ♂	143.7 ± 21.0 *	152.0 ± 22.2 *
RF (breaths·min ⁻¹)	63.6 ± 8.9	58.1 ± 7.4 *	57.6 ± 8.2 *	64.2 ± 11.4 §	62.3 ± 12.1 §
TV (l)	2.5 ± 0.3	2.5 ± 0.3	2.7 ± 0.4 *	2.3 ± 0.4 *\$	2.5 ± 0.5 §
HR (bpm)	182 ± 11	171 ± 11 *	178 ± 12 *	172 ± 9 *	178 ± 10 *
B[La] before test (mmol·l ⁻¹)	1.7 ± 0.4	1.8 ± 0.4		2.3 ± 0.6	
B[La] 3 min after test (mmol·l ⁻¹)	13.1 ± 3.6	11.8 ± 3.2		11.3 ± 3.7	
Ambient temperature (°C)	22 ± 2	19 ± 6		19 ± 4	

Note. N = 10 athletes. Incremental test values are presented as maximal mean ± SD. Uphill and downhill running values are means and peaks ± SD. § $p < 0.05$ vs UR; \$ $p < 0.1$ vs UR; * $p < 0.05$ vs incremental test; ♂ $p < 0.1$ vs incremental test. From top to bottom: oxygen uptake ($\dot{V}O_2$), minute pulmonary ventilation (\dot{V}_E), respiratory frequency (RF), tidal volume (TV), heart rate (HR), blood lactate (bLa) and ambient temperature.

TABLE 2: Pearson product-moment correlations with DR and UR performances and commonality matrix with unique and common effects for each independent variable.

Predictors		Correlation coefficients				Commonality coefficients			
		Uphill		Downhill		Uphill ($r^2 = 0.94$)		Downhill ($r^2 = 0.84$)	
		<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	Unique	Common	Unique	Common
Aerobic capacity	v $\dot{V}O_{2max}$	-0.89	< 0.001	-0.69	0.03	0.64	0.16	0.40	-0.02
	vPeak	-0.83	<0.01	-0.76	0.01	-	-	-	-
	vVT2	-0.70	0.03	-0.58	0.08	-	-	-	-
	vVT1	-0.48	0.16	-0.67	0.04	-	-	-	-
Explosivity	SJ	-0.42	0.23	-0.65	0.04	-	-	-	-
	CMJ	-0.37	0.30	-0.57	0.08	-	-	-	-
Agility	T20m	0.19	0.60	0.59	0.07	-	-	-	-
	V-cut	0.38	0.92	0.47	0.17	-	-	-	-
	PAT	0.73	0.84	0.43	0.21	-	-	-	-
Musculo-tendinous stiffness	Leg stiffness	-0.37	0.29	-0.47	0.17	-	-	0.09	0.11
Strength	Maximal strength	-0.13	0.72	-0.61	0.06	0.03	-0.01	0.43	0.01
	Local endurance	0.31	0.39	0.73	0.02	-	-	-	-
Anthropometry	BMI	0.45	0.19	0.24	0.51	0.13	0.08	-	-

Note. N = 10 athletes. Unique and common effects for all independent variables (predictors) were identified throughout a commonality regression analysis applied separately to Uphill Running (UR) and Downhill Running (DR) performances.

3. Principaux résultats

Un contre-la-montre de 5 km en montée (pente + 8%) et en descente (pente - 8%) se caractérisent tous deux par de hautes intensités d'exercice (>85% $\dot{V}O_{2max}$). Alors que la $\dot{V}O_{2pic}$ atteinte en descente est plus faible que sa valeur en montée, les valeurs pics de fréquence cardiaque et de débit ventilatoire étaient similaires dans les 2 conditions. En utilisant une analyse de régression commune, cette étude a montré que les performances lors d'un contre-la-montre de 5 km en montée et en descente sont toutes deux bien expliquées par 3 prédicteurs indépendants. Néanmoins si deux prédicteurs sont partagés entre la course en montée et la course en descente (vitesse associée à $\dot{V}O_{2max}$ et la force maximale concentrique des extenseurs des membres inférieurs), leur contribution est différente et il est important de mentionner que le troisième prédicteur apparaît très spécifique de la pente (indice de masse corporelle pour la course en montée vs raideur musculo-tendineuse des membres inférieurs pour la course en descente).

4. Résultats secondaires

En complément, en utilisant une analyse de régression simple, la performance du contre-la-montre en montée est spécifiquement corrélée avec la vitesse à SV_2 , alors que la performance du contre-la-montre en descente est spécifiquement corrélée avec la vitesse à SV_1 , la performance au squat jump et la force maximale relative des membres inférieurs.

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

CHAPITRE 1 : DISCUSSION GENERALE

Ce travail de recherche consacré aux réponses cardiorespiratoires liées à la course en déclivité est construit selon un triptyque. Notre premier volet pointe la spécificité des réponses cardiorespiratoires et métaboliques amoindries lors d'une course en descente versus montée à vitesse identique ($8,5 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$, pente de 15%) chez des coureurs entraînés en endurance réalisant l'ascension à $\sim 90\%$ de $\dot{V}O_{2\text{max}}$. La spécificité physiologique de la course en descente, privilégiant l'action musculaire excentrique, nous a poussé à ouvrir un second volet pour explorer et comparer les réponses cardiorespiratoire, métabolique et biomécanique associées à la course en descente versus montée, d'une part lors de tests incrémentaux maximaux, d'autre part lors d'exercices continus à même intensité métabolique (70% de $\dot{V}O_{2\text{max}}$) et à même vitesse ($6,2 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$). Enfin, le troisième volet de notre triptyque, plus appliqué, prend en compte les résultats précédents obtenus en laboratoire et cherche à identifier les prédicteurs respectifs de la performance en course en descente et en montée (pente de 8%).

1. Problématique de la course en descente au niveau des réponses cardiorespiratoires en laboratoire et *in situ* chez l'homme

La spécificité des réponses cardiorespiratoires avec une prédominance d'actions musculaires excentriques (i.e., course en descente) est clairement confirmée par les résultats obtenus. Ainsi, à l'exercice aigu, nous avons montré l'existence d'une $\dot{V}O_2$ moindre associée à une FC haute et une \dot{V}_E superficielle. A intensité sous-maximale, un pattern ventilatoire spécifique peut être associé à la course en descente : un V_T plus faible avec une tendance de FR supérieure. Si lors d'un effort sous-maximal à 70% de $\dot{V}O_{2\text{max}}$, la course en descente se caractérise par une importante dérive positive des principaux paramètres cardiorespiratoires, a contrario, à intensité très faible (30% de $\dot{V}O_{2\text{max}}$), une composante lente négative de ces paramètres émerge. Lors de tests d'efforts maximaux en pente négative, cela se traduit par une atteinte de la FC_{max} , alors que $\dot{V}O_{2\text{max}}$ n'est pas atteinte. Ceci suggère, qu'en course en descente, une haute stimulation mécanique n'est pas associée à une haute réponse

métabolique. Enfin, nous avons pu identifier les facteurs de la performance en course en montée vs descente. La vitesse à $\dot{V}O_{2max}$ et la force maximale sont deux facteurs communs, même si la force est plus déterminante en descente. A cela s'ajoute des facteurs spécifiques, dont l'IMC en montée et la raideur musculo-tendineuse en descente. Le rôle important de la stimulation mécanique à l'exercice aigu laisse penser que l'exercice excentrique pourrait avoir des effets spécifiques en activant préférentiellement des voies de signalisation mécaniques, permettant d'envisager des adaptations bénéfiques pour améliorer significativement les facteurs mécaniques et métaboliques de la performance aérobie. A plus long terme, ces considérations pourront être prises en compte dans la programmation des futures méthodes d'entraînement proposées aux athlètes préparant des courses en montagne.

Nous nous proposons ici de discuter quelques points transversaux à nos travaux de thèse.

1.1. Les réponses cardiorespiratoires

Au travers de nos diverses conditions expérimentales, il ressort que la course en descente est caractérisée par une $\dot{V}O_2$ moindre qu'en montée, même si les vitesses de course ont pu être très supérieures. Quant à la FC, celle-ci est également inférieure en course en descente versus montée, mais seulement lorsque cette comparaison est effectuée à même vitesse (aussi bien à $6,2 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ qu'à $8,5 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$). Lors d'une comparaison de la réponse cardiaque en course en descente versus montée à même intensité (i.e., $\sim 48 \text{ ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$) ou à intensité maximale (i.e., test incrémental maximum), alors la FC est supérieure ou égale en course en descente vs montée.

Jusqu'ici aucune étude n'avait comparé les réponses cardiorespiratoires maximales atteignables en course en descente versus montée. La discussion au regard de la bibliographie est donc limitée. Toutefois, nos résultats obtenus lors des tests incrémentaux maximaux sur tapis sont cohérents avec ceux annoncés récemment publiés par Lipski et al. en pédalage EXC vs CON (Lipski et al., 2018). Comme eux, mais en comparant la course en descente avec la course en montée nous concernant, la FC_{max} a été atteinte, mais pas la $\dot{V}O_{2max}$. Dans notre étude expérimentale, la $\dot{V}O_2$, bien qu'élevée en descente, n'était pas aussi haute qu'en

montée (respectivement 56,6 vs 69,6 ml·kg⁻¹·min⁻¹, soit ~81%), alors que les FC_{max} étaient similaires dans les deux conditions. Ces observations sont probablement liées à des différences majeures de type d'action musculaire requise dans la course en descente vs montée. Si en course en montée, la phase propulsive est plus importante qu'en course à plat, il est bien admis que la contribution de contraction musculaire concentrique est prédominante (Pringle et al., 2002; Sloniger et al., 1997b). En course en descente, la phase de réception au sol est d'abord frénatrice et sollicite mécaniquement une action musculaire excentrique (Gottschall & Kram, 2005; Liefeldt et al., 1992; Minetti et al., 1994). Tous ces résultats détonnent avec ceux obtenus chez l'animal : lors de tests incrémentaux maximaux, les souris atteignent $\dot{V}O_{2max}$ en course en descente, suggérant qu'elles ne freinent pas leur course dans cette condition (Schlagowski et al., 2016) et laissant penser que la part EXC pourrait être limitée chez la souris. Chez l'homme, puisque les résultats obtenus en pédalage EXC et en course en descente sont cohérents entre eux, il est légitime de s'interroger sur les mécanismes sous-jacents à cette $\dot{V}O_{2max}$ non atteinte en EXC, alors que FC_{max} l'est.

La FC_{max} similaire obtenue en course en descente et en montée lors des tests incrémentaux pourrait être expliquée par la combinaison de quelques facteurs incluant des différences de thermogénèse, de vitesse de course, de FR et de masse musculaire recrutée. Il est plausible que la plus grande chaleur dégagée lors des actions excentriques (Nadel, Bergh, & Saltin, 1972) soit un résultat de la haute charge mécanique requise pour suivre la très haute vitesse de course en descente imposée par le défilement du tapis de course (22,7 km·h⁻¹). Et cette augmentation de température pourrait augmenter la FC dans notre étude. Toutefois, cette hypothèse est peu probable, puisque la FC augmente rapidement dès le début de l'exercice en course en descente. Une autre hypothèse proviendrait de la FR_{max} qui était le seul autre paramètre à atteindre les valeurs maximales en course en descente. Notons que lors du test incrémental maximal en pédalage EXC, la FR était également le seul paramètre à atteindre les valeurs maximales avec la FC (Lipski et al., 2018). Une FR plus élevée en course en descente vs montée à même vitesse et à même demande d'O₂ a aussi été observée lors de nos études sous-maximales et ce constat a également été fait en comparant le pédalage EXC vs CON à intensité sous-maximale (Lechauve et al., 2014). La FR_{max} atteinte pourrait en partie être imputée à la vitesse de course élevée en descente qui nécessite a priori une plus grande stabilisation du

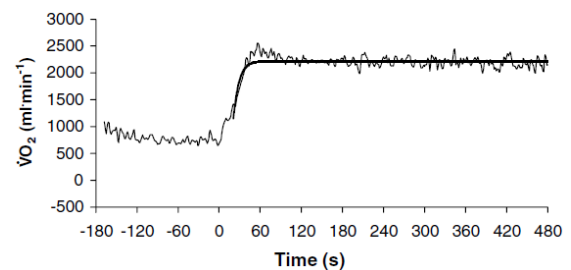
tronc et a fortiori une limitation du volume thoracique en fin d'inspiration pulmonaire. Il est aussi possible que davantage de muscles soient recrutés lorsque la vitesse de course augmente en descente, ce qui augmenterait les signaux mécaniques de la périphérie (muscles et articulations) et ceux provenant des chémorécepteurs (métaborécepteurs) (Amann et al., 2010). Davantage de recherche devrait être conduite pour comprendre pourquoi la FC_{max} est atteinte, mais pas la $\dot{V}O_{2max}$ lors d'un test incrémental maximal aussi bien en course en descente qu'en pédalage EXC.

1.2. Une ventilation pulmonaire plus superficielle

De manière transversale, nos études convergent vers une \dot{V}_E plus superficielle en course en descente, caractérisée par une FR haute et un V_T bas, comparativement à la course en montée. Ce pattern de \dot{V}_E spécifique est cohérent avec la \dot{V}_E spécifique reportée en pédalage excentrique (Lechauve et al., 2014) qui pointe une FR supérieure et un V_T inférieur à des niveaux de \dot{V}_E et de $\dot{V}O_2$ similaires à notre première étude. Les mécanismes sous-jacents restent actuellement allusifs, mais pourraient être le résultat d'une stratégie d'activation motrice unique décrite dans le cas des actions musculaires excentriques (Enoka, 1996), modulant certainement les signaux afférents et efférents intégrés par les centres de la respiration contrôlant la réponse ventilatoire à l'exercice. Classiquement, une augmentation de la \dot{V}_E est due principalement d'abord aux variations de pression partielle de CO_2 , puis d'augmentation de pH (balance acidobasique H^+/HCO_3^-). Ici, ce serait davantage les mécanorécepteurs des tissus des muscles et tendons en activité qui pourraient être prédominants. Rajoutons que les paramètres spatio-temporels étant affectés par la course en descente (i.e., augmentation de l'amplitude de foulée, temps de contact au sol réduit), ces changements pourraient également modifier le couple locomoto-respiratoire de la ventilation (Takano, 1995).

1.3. Cinétique des paramètres cardiorespiratoires au cours de l'exercice

Dans notre première étude, en comparant une course en descente avec une course en montée ($8,5 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$, pente de 15%), des composantes lentes inverses de $\dot{V}O_2$ et de FC sont apparues durant la course en descente. Une hypothèse explicative possible de cette composante lente négative pourrait être liée à l'existence d'un « overshoot » de $\dot{V}O_2$ caractéristique des réponses en début d'exercice modéré chez les athlètes entraînés (Figure 27) (Koppo et al., 2004). Ces athlètes possèdent en fait des aptitudes à mobiliser plus rapidement leur métabolisme aérobie. La cinétique de leur phase fondamentale de $\dot{V}O_2$ est alors modifiée. Les athlètes entraînés ont la faculté de répondre plus rapidement aux nouveaux besoins métaboliques de l'organisme que des sédentaires du même âge (Hagberg et al., 1985). L'ensemble de ces pistes reste hypothétique, car nos statistiques de composante lente ont été établies entre la 3^{ème} et la 15^{ème} minute d'effort. Et pour les efforts modérés, et surtout pour les athlètes entraînés, cet « overshoot » aurait dû se terminer en théorie dans les 3 premières minutes d'exercice, même si Poole & Jones font part d'une importante variabilité inter-individuelle de T_2 (Poole & Jones, 2012). Une autre piste d'explication plausible serait une meilleure coordination intra et intermusculaire ou le recrutement d'unité motrice plus efficaces au cours de l'exercice pour des intensités très basses (30% de $\dot{V}O_{2\text{max}}$ dans notre étude) avec des athlètes très entraînés. D'autres investigations devraient être menées à ce niveau pour expliquer ce phénomène.



Lorsque nous comparons une course en descente versus montée à même intensité métabolique (i.e., $\dot{V}O_2$), une composante lente de $\dot{V}O_2$ de grande amplitude a été observée en course en descente. Nous savions déjà que la dérive pouvait être plus importante en montée (pente de +10%) qu'à plat (Pringle et al., 2002). Ces auteurs ont rapporté une hausse de +40% de dérive de $\dot{V}O_2$ en montée. Nos travaux montrent que cette composante lente de $\dot{V}O_2$ apparaît encore davantage en course en descente qu'en montée, pourtant à intensité métabolique similaire. Les mécanismes explicatifs de cette dérive devraient être en partie partagés avec ceux imputés à la

course à plat ou en montée (Figure 8) (Poole & Jones, 2012), mais certainement accentués du fait du stimulus mécanique supérieur lié à la plus importante vitesse de course en descente vs montée. De plus, dans notre étude comparative à même intensité métabolique, la composante lente supérieure de $\dot{V}O_2$ en course en descente versus montée est accompagnée d'une composante lente de FC également supérieure en descente. Ainsi, il pourrait y avoir un lien entre l'évolution de ces deux paramètres cardiorespiratoires en course en descente à 70% de $\dot{V}O_{2max}$ entre les 3^{èmes} et 15^{èmes} min.

1.4. Une lactatémie basse

Au travers de nos différentes études menées à 15% d'inclinaison de tapis de course, nous observons une [La] plus basse en course en descente par rapport à la course en montée, sauf exception (comparaison à $\dot{V}O_2$ similaire). Dans notre première étude, nous observons, qu'à vitesse égale, la [La] est inférieure lors de la course en descente par rapport à la course en montée et s'explique certainement par la différence d'intensité métabolique (respectivement 61 vs 20 ml·kg⁻¹·min⁻¹). Une hypothèse explicative probable serait qu'en course en descente, d'autres mécanismes entrent en jeu qui sont liés aux propriétés de l'action musculaire excentrique (cf. point 2.1.2. du contexte théorique). Même lors d'un test incrémental maximal (étude 2), la [La] est inférieure en course en descente vs montée. Ces résultats, cohérents entre eux, sont également cohérents avec ceux menés sur ergocycle lorsque l'on compare le travail EXC vs CON (Dufour et al., 2007; Dufour et al., 2004; Lipski et al., 2018). Ces résultats biochimiques suggèrent que ce taux bas de [La] en course en descente est plutôt lié à la part importante d'actions musculaires excentriques, dont les propriétés sont davantage basées sur la raideur musculo-tendineuse que sur la consommation d'ATP. De plus, lorsque la pente est plus faible (i.e., 8%), dans notre 3^{ème} étude vs 15% dans toutes les autres études, la [La] est similaire entre la montée et la descente (contre-la-montre de 5 km à intensité maximale), ce qui conforte l'hypothèse du lien possible entre la part EXC grandissante avec l'inclinaison croissante de la pente négative et la [La]. Ces hypothèses invitent à davantage d'études dans ce domaine.

Le protocole DUR_{SAME} (étude 1), avec des vitesses identiques et une pente égale en montée et en descente, a été réalisé sur une même session. Une des limites aurait pu être la récupération incomplète après les 15 minutes de montée à très haute intensité (e.g., un athlète était au bord de l'abandon) à en juger par le niveau de lactatémie. Toutefois, basé sur nos prétests, ce protocole prévoyait une récupération de 10 minutes, et selon Jones et al., un premier exercice n'influence pas la cinétique de $\dot{V}O_2$ de l'exercice suivant chez des athlètes confirmés (A. M. Jones et al., 2008). De plus, à la fois Poole et al. et Gaesser et al. ont pu montrer qu'une injection d'épinéphrine (i.e., lactate) ne changeait pas les réponses cardiorespiratoires de l'exercice qui suivait (Gaesser, Ward, Baum, & Whipp, 1994; Poole et al., 1994).

1.5. Un puissant stimulus mécanique associé à une fatigue neuromusculaire

Tous nos travaux montrent une vitesse de course supérieure en descente pour une même $\dot{V}O_2$. A intensité métabolique sous-maximale équivalente, la vitesse en descente est 3 fois supérieure à celle en montée (18,9 vs 6,2 km·h⁻¹). A intensité maximale, l'exercice sur tapis incliné en pente négative permet d'atteindre des vitesses supérieures par rapport à l'exercice sur pente positive et même par rapport à l'exercice sur plan horizontal. Notre étude de tests incrémentaux maximaux a montré que la $\dot{V}O_{2max}$ en pente négative pouvait être 22% supérieure à celle à plat et cela après une période de familiarisation à la course en descente. Un contre-la-montre *in situ*, pourtant dans des inclinaisons de terrain moins prononcées ($\pm 8\%$), permet d'observer une vitesse 70% supérieure en course en descente par rapport au contre-la-montre en montée. Ces vitesses supérieures atteintes dans l'exercice de course en descente peuvent être accompagnées d'une fatigue neuromusculaire.

Une fatigue neuromusculaire est associée à l'intensité élevée de la course en descente, lorsqu'on la compare à la course en montée à même intensité métabolique, notamment au niveau des extenseurs de genou et des fléchisseurs plantaires (étude 2). Ce phénomène de fatigue, caractéristique de la course en descente n'intervient normalement pas dans les 15 premières minutes (Giandolini, Vernillo, et al., 2016). Mais rappelons que quand bien même l'intensité métabolique était fixée à 70% de $\dot{V}O_{2max}$, la vitesse de course moyenne était de 18,9 km·h⁻¹, ce qui est

exceptionnellement haut dans la littérature. En général, cette fatigue peut se constater après un trail court (i.e., 27 km avec 1 400 m de dénivelé cumulé, soit 5,2% de pente en moyenne) (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018). Et même si la fatigue centrale est moins importante lors d'un exercice prolongé sur tapis en descente, la fatigue centrale après 40 minutes à -15% de pente à ~55% de $\dot{V}O_{2max}$ (Ehrstrom, Gruet, et al., 2018) et après un contre-la-montre de 6,5 km a été évaluée par une baisse jusqu'à ~20% de l'activation volontaire maximale au niveau des mêmes groupes musculaires que dans notre étude (Giandolini, Horvais, et al., 2016). Ces différents résultats pourraient être expliqués par la période de plus grand travail négatif comme un pourcentage du temps d'appui au sol pour ces deux articulations en exercice sur tapis incliné négativement (i.e., les articulations de la cheville et du genou sont considérées comme des absorbeurs et des générateurs de force en descente). La fatigue spécifique lors d'une course en descente (-15%) de 15 min à 70% de $\dot{V}O_{2max}$ souligne l'importance du stimulus mécanique dans cette modalité de course. A l'instar des signaux métaboliques, les stimulations mécaniques exercées sur les muscles locomoteurs augmentent les niveaux de tension appliqués sur les structures musculo-tendineuses chargées de transmettre les forces musculaires. La détection de ces tensions est faite au niveau musculaire, mais aussi au niveau d'autres tissus, tels les tendons et/ou la matrice extracellulaire (Kjaer, 2004). Ces tensions génèrent des signaux vers les voies de signalisation mécaniques (i.e., réponse cardiorespiratoire), notamment via les voies mécano-sensitives, localisées autour des fibres musculaires, dans la matrice extracellulaire et dans les tissus tendineux (e.g., via les organites de Golgi) et transitant jusqu'au SNC via les voies afférentes spécifiques (Kjaer, 2004).

1.6. Des hypothèses explicatives davantage d'ordre mécanique que chimique

La balance acidobasique penche en faveur d'un plasma basique en course en descente comparativement à la course en montée à même vitesse. De plus, la $\dot{V}O_2$ et le $\dot{V}CO_2$ sont plus faibles en course en descente. Au niveau central, les chimiorécepteurs propres à la régulation de la \dot{V}_E et sensibles aux variations de pH et de CO_2 ne devraient pas activer une augmentation des paramètres respiratoires (i.e., \dot{V}_E , V_T et FR). Pourtant, la \dot{V}_E et la FR sont plus élevées en course en descente vs montée (e.g., 15 min à 70% de $\dot{V}O_{2max}$ dans une de pente de 15%), suggérant que des mécanorécepteurs seraient davantage responsables du pattern ventilatoire en course en descente. Des mécanorécepteurs pourraient aussi être responsables de la FC plus haute en course en descente qu'en montée. Les mécanismes d'étirement musculaire durant l'action musculaire excentrique en course en descente pourraient effectivement activer préférentiellement ces voies de signalisation. Il a été montré chez l'homme que les mécanorécepteurs de petites fibres musculaires, répondant à l'étirement, inhibent l'activité vagale cardiaque et ainsi augmentent la FC (Gladwell & Coote, 2002). Ces voies de signalisation afférentes pourraient contribuer à l'accélération initiale de la FC en réponse à l'action musculaire excentrique. Mais d'autres investigations sont nécessaires pour préciser les mécanismes expliquant la poursuite de l'importante augmentation de la FC au cours de l'exercice de course en descente.

2. Intégration des travaux de thèse dans le contexte scientifique actuel

2.1. Comparaison des réponses cardiorespiratoires en course en descente vs montée à même vitesse dans une pente de 15%

En se basant sur nos prétests, la plus haute intensité que les sujets peuvent soutenir en courant dans une pente en montée à +15% pendant 15 min est ~90% de $\dot{V}O_{2max}$, ce qui correspond à une vitesse de 8,5 km·h⁻¹. A cette même vitesse en descente, toutes les réponses cardiorespiratoires sont plus basses. Ce qui concorde avec les résultats des études publiées, utilisant pourtant des combinaisons pente/intensité/durée moindres.

En course en descente, l'apparition des composantes lentes négatives de $\dot{V}O_2$ et de FC suggère que les athlètes peuvent ressentir une pénibilité accrue pendant les premières minutes de la course en descente consécutive à une course en montée, pourtant à la même vitesse.

Le pattern ventilatoire plus superficiel observé en course en descente, malgré une ventilation plus faible, suggère que les athlètes ressentent une plus grande dyspnée lors de la course en descente par rapport à la course en montée, qui pourrait augmenter de manière artificielle l'évaluation subjective de l'exercice en descente, particulièrement dans l'utilisation d'un RPE (Tsukada et al., 2017).

2.2. Comparaison des réponses cardiorespiratoires en course en descente vs montée à même $\dot{V}O_2$ dans une pente de 15%

Le pédalage EXC vs CON à $\dot{V}O_2$ similaire ($\sim 1 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$) développe ~ 5 fois plus de puissance mécanique (respectivement 250 vs 50 W) (Dufour et al., 2004). Ce ratio de puissance mécanique pour une même demande d' O_2 nous questionne sur le ratio de vitesse de course en descente vs montée à même $\dot{V}O_2$. Jusqu'ici, aucune étude n'a réalisé une telle comparaison à haute intensité (i.e., en termes de combinaison de pente, vitesse/ $\dot{V}O_2$). Lorsqu'on effectue cette comparaison à 70% de $\dot{V}O_{2\text{max}}$ pendant 15 min à -15%, nos athlètes entraînés terminent l'exercice à des valeurs voisines de FC_{max} , dues à une importante composante lente de FC au cours de la course en descente. De même, la composante lente de $\dot{V}O_{2\text{max}}$ est plus importante en course en descente vs montée. Une publication précédente rapportait une composante lente de $\dot{V}O_2$ supérieure en course en montée vs plat (6 min à 10% de pente à $\dot{V}O_2 < 4 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$) (Pringle et al., 2002). Or nous observons une composante lente encore plus marquée en course en descente vs montée. Les mécanismes liés à ce phénomène ont été développées en point 1.3.2. du contexte théorique (Figure 8) (Poole & Jones, 2012). Toutefois, l'origine d'une amplitude plus forte en course en descente pourrait être imputée aux propriétés mécaniques excentriques (point 2.1.2. du contexte théorique). Notre étude 2 (partie B) permet d'établir un ratio de vitesse produite à intensité métabolique équivalente de 3 pour 1 entre la course en descente et en montée (respectivement 18,9 vs 6,2 $\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$). Il serait maintenant intéressant de réaliser cette

étude sur un tapis de course intégrant une plateforme de force pour connaître le ratio de puissance produite dans ces conditions expérimentales.

2.3. A intensité maximale dans une pente de 15%

Lors des tests incrémentaux maximaux, en course en descente, la $\dot{V}O_{2pic}$ est plus faible, quand bien même les sujets atteignent FC_{max} et leur vitesse de course est supérieure (respectivement +22% et +80% par rapport aux vitesses atteintes aux tests à plat et en montée). Rajoutons que les sujets sont entraînés pour les trails et familiarisés progressivement à la course en descente sur tapis (4 séances). En course en descente, cette $\dot{V}O_{2pic}$ plus basse qu'en course à plat ou en montée (respectivement 16 et 18%) est accompagnée d'une lactatémie beaucoup plus basse à l'épuisement. Les vitesses à SV_1 et SV_2 sont supérieures au cours du test incrémental en descente. Précisons toutefois que SV_2 a seulement pu être identifié en descente pour les athlètes dont $\dot{V}O_{2max}$ dépasse $70 \text{ ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$. En extrapolant à partir des droites de régression, nos traileurs auraient dû courir à $27,2 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ pendant 2 minutes en fin de test pour atteindre $\dot{V}O_{2max}$, soit ~20% plus vite que leur vitesse à $\dot{V}O_{2pic}$ atteinte en course en descente. Ces résultats sont cohérents avec ceux de Liefeldt et al., bien que ces auteurs aient utilisé une pente très faible (-5%) (Liefeldt et al., 1992), et confirment que le bas coût métabolique persiste dans une pente négative 3 fois plus importante (i.e., -15%). Cette $\dot{V}O_{2pic}$ plus faible mesurée en course en descente (i.e., actions musculaires excentriques prédominantes) vs montée (i.e., principalement des contractions musculaires concentriques) a aussi été rapportée récemment lors de tests incrémentaux en pédalage excentrique vs concentrique (~30% inférieure) avec des sujets sédentaires (Lipski et al., 2018). Si la vitesse ou la puissance mécanique est supérieure en fin de test, alors que la $\dot{V}O_2$ est inférieure, le transport d' O_2 aux muscles squelettiques actifs ne serait alors pas le principal facteur limitant. Les paramètres spatio-temporels de la foulée indiquent un temps de contact plus faible et une amplitude supérieure en descente par rapport aux deux autres conditions. Ces deux paramètres sont corrélés avec la vitesse à $\dot{V}O_{2pic}$, ce qui suggère que la limite pourrait être plutôt d'ordre mécanique. Néanmoins, les mécanismes sous-jacents à une $\dot{V}O_2$ plus faible en course en descente ne sont pas clairement établis mais incluent i) un recrutement musculaire altéré (Hoppeler, 2016), ii) un détachement mécanique des

ponts d'actine-myosine non-ATP dépendant (Huxley, 1957), et iii) une plus grande dépendance des propriétés élastiques des unités musculo-tendineuses des membres inférieurs (Herzog, 2014). Ces caractéristiques spécifiques de la course en descente et plus généralement des exercices basés sur l'action musculaire excentrique (e.g., pédalage, stepper) nécessitent davantage d'investigations.

Bien que la $\dot{V}O_{2pic}$ soit inférieure en course en descente, la FC_{max} est atteinte dans les 3 inclinaisons de tapis de course. Ces données sont inédites sur tapis de course, mais sont cohérentes avec celles d'un test incrémental récent excentrique vs concentrique sur ergocycle (Lipski et al., 2018). Ces résultats suggèrent que les réponses de FC ne sont pas uniquement couplées à la demande métabolique, bien que les mécanismes sous-jacents ne soient pas clairs. La cinématique de la foulée associée à la vitesse élevée de la course en descente engendre des contraintes mécaniques importantes (Gottschall & Kram, 2005). L'augmentation de la température locale induit potentiellement une activation des récepteurs thermosensibles dans les membres inférieurs (Waldrop et al., 1996) et l'altération du pattern de foulée en course en descente pourrait modifier le couplage locomoto-respiratoire de la ventilation (Takano, 1995). Ces informations suggèrent que la réponse spécifique de FC à la course en descente est probablement liée à la modulation de signaux efférents à partir des signaux afférents intégrés par les centres de la respiration.

L'IMVC des extenseurs de cheville et de genou n'est pas corrélée avec les $v\dot{V}O_{2max}$. Mais l'IMVC des extenseurs de hanche l'est inversement. Même si la part de ce dernier groupe musculaire dans la performance en course à pied a peu été étudiée, ces résultats ne sont pas en adéquation avec des études récentes mettant en exergue le bénéfice de l'influence de la force des membres inférieurs ou l'entraînement à la force pour la performance en endurance (Denadai et al., 2017). Par exemple, l'IMVC de l'extenseur de genou et sa fatigue au cours de la course sont toutes deux corrélées avec la performance d'un ultramarathon de 75 km. Précisons que notre performance est basée sur celle d'un test incrémental maximum et non une compétition sur le terrain. De plus, l'IMVC a été réalisée avec à un angle de 90° qui n'est peut-être pas suffisamment proche de l'angle/la vitesse spécifique à la course à pied (Balducci et al., 2016). Rajoutons que la corrélation inverse entre $v\dot{V}O_{2pic}$ et l'IMVC ne reflète pas forcément une relation de cause à effet. Et les athlètes présentant une force moindre des membres inférieurs pourraient avoir davantage de force endurance locale

(Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018) ou de propriétés musculaires élastiques (Brazier et al., 2019), leur permettant d'atteindre des $\dot{V}O_{2pic}$ élevées. Ces résultats nous ont conduit à considérer l'évaluation de la force maximale lors de mouvements complets (i.e., demi-squat) dans notre dernière étude (étude 3), plus proche des conditions réelles de course.

2.4. Des facteurs de performance spécifiques

Les facteurs « classiques » de la course en endurance sont bien connus et ont été rappelés récemment, où $\dot{V}O_{2max}$ à elle seule compte pour 90% du modèle explicatif de la performance en trail (Ehrstrom, Tartaruga, et al., 2018), mais avec un r^2 faible (i.e., $r^2 = 0,48$, Figure 28, à gauche). Lorsque l'on intègre des facteurs plus spécifiques à la course de trail, ce modèle est meilleur (i.e., $r^2 = 0,98$, Figure 28, à droite). Ce modèle identifie l'endurance locale comme étant le premier prédicteur (~50%) de la performance d'un trail court.

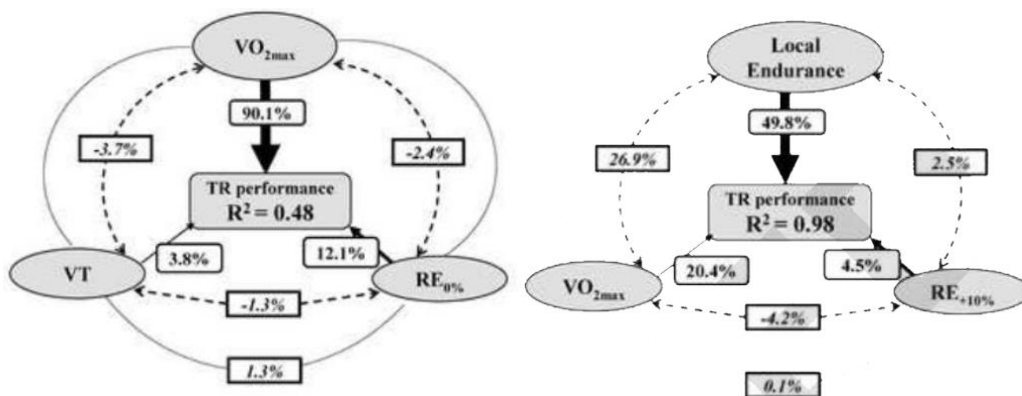
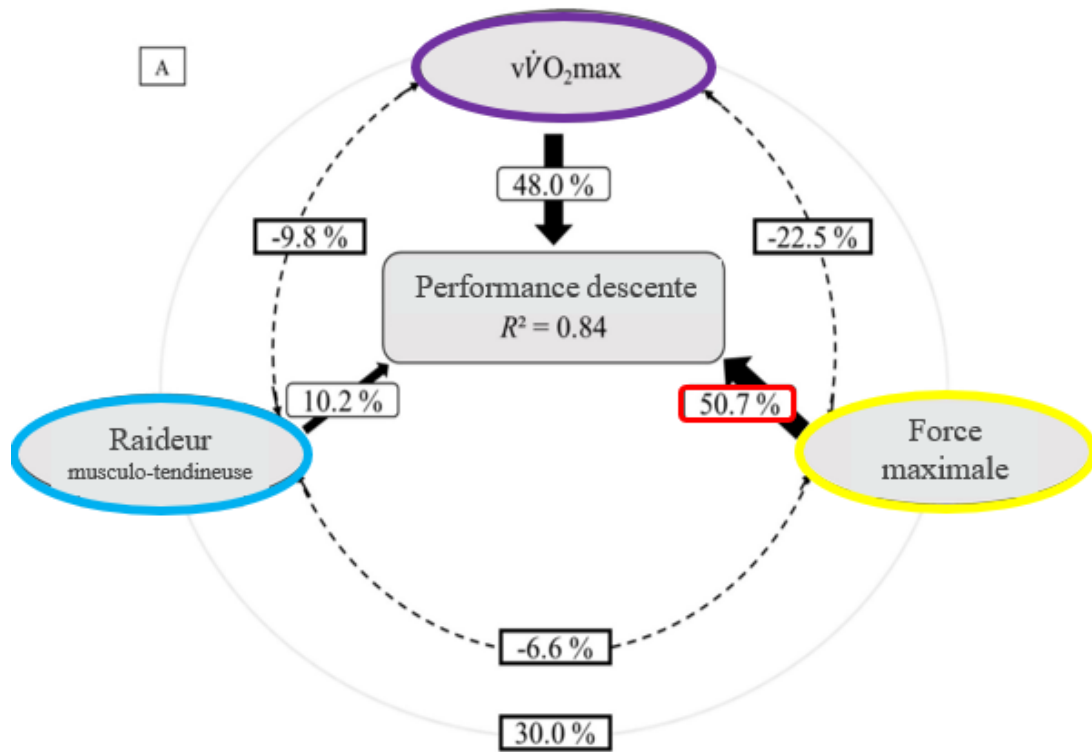


Figure 28 : Modèles prédictifs de la performance en trail.

A gauche, meilleur modèle prédictif de la performance en trail selon les facteurs « classiques » et à droite, meilleur modèle prédictif de la performance en course de trail court selon des facteurs spécifiques (d'après Ehrström, 2018).

De manière inédite, nous portons à la connaissance du monde scientifique et des pratiquants de trails courts les déterminants de la course en descente. Jusqu'ici, les prédicteurs de trails courts ont été proposés de manière globale, sans distinction entre des éventuelles spécificités de la course en descente vs montée (Figure 29).

▪ **Contre-la-montre en descente**



▫ **Contre-la-montre en montée**

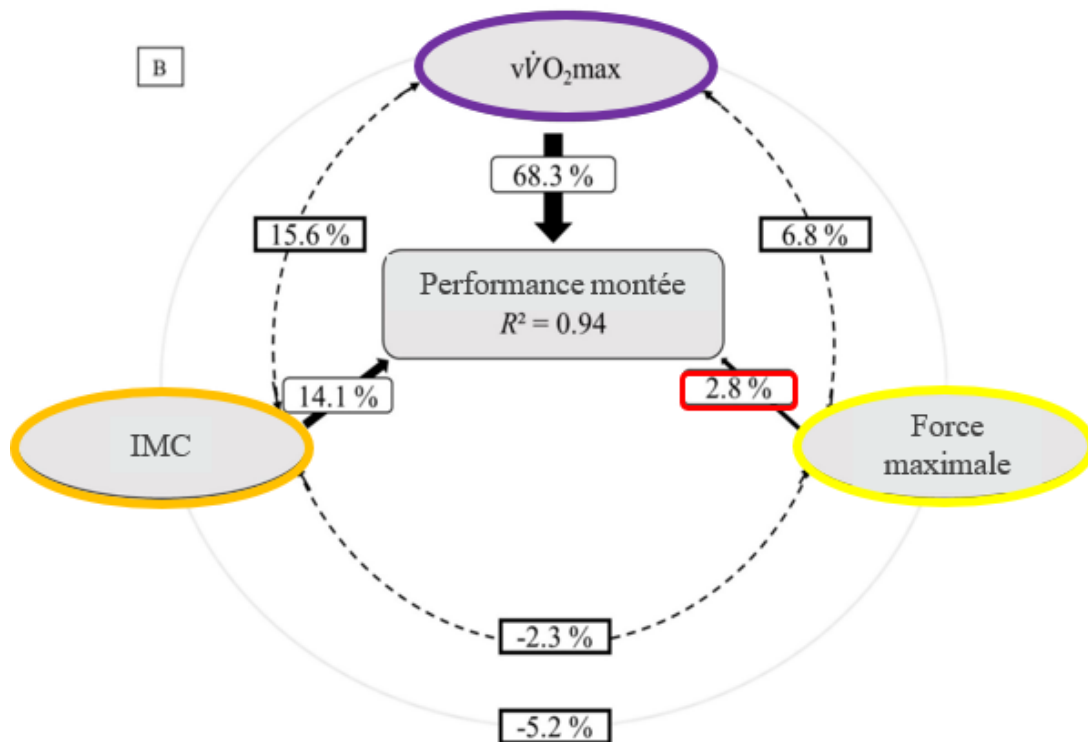


Figure 29 : meilleurs modèles prédictifs de la performance en course en descente (haut) vs montée (bas)

Ajoutons que le protocole DUR_{NAT} (étude 3) réalisé en nature est reproductible selon Easthope et al. qui montrent que les mesures pré et post trail de courte distance ne sont pas significativement différentes lors d'un même trail répété 4 saisons (Easthope et al., 2014). Pour ces auteurs, ni la hauteur mesurée en CMJ, ni l'IMVC de l'extenseur du genou, ni le taux de CK, ni les DOMS ne varient entre les prétests d'une part et entre les posttests d'autre part. De plus, dans notre 3^{ème} étude, la température était similaire lors des différentes conditions, il ne pleuvait pas et toutes les mesures ont été réalisées sur une période de moins d'un mois. Les résultats méritent donc d'être pris en considération dans le cadre de la préparation aux épreuves de trails courts.

La différence majeure entre un protocole de course en déclivité sur tapis roulant et *in situ* réside dans la continuité ou la variabilité du pourcentage de la pente. En laboratoire, nous avons une pente constante au cours des différentes études (i.e., 15%). A contrario, en nature, la pente moyenne de 8% incluait des sections quasi planes et d'autres avec des pentes pouvant aller jusqu'à 17%. Nous pourrions penser que la façon dont sont réparties ces sections ait une influence sur les paramètres cardiorespiratoires moyens. Cela est peu probable, du moins en montée, car selon Klein et al., les réponses cardiorespiratoires évoluent de manière similaire qu'une pente à 5% sur tapis roulant soit placée entre la 5^{ème} et la 15^{ème} minute ou entre la 20^{ème} et la 30^{ème} minute de course (Klein, Potteiger, & Zebas, 1997).

En somme, cette dernière étude DUR_{NAT} met en garde contre le piège qui consisterait à construire un programme d'entraînement pour les traileurs de manière indifférenciée. Nos résultats invitent à réaliser une évaluation diagnostique avec les traileurs afin de cerner si les sections en montée ou celles en descente sont pénalisantes pour eux. En fonction des résultats obtenus, un programme d'entraînement individualisé et spécifique pour améliorer soit la performance en montée, soit la performance en descente, pourra être mis en œuvre en se basant sur nos résultats.

CHAPITRE 2 : PERSPECTIVES DE TRAVAIL

Dans la continuité de ce travail de thèse, nous ambitionnons de mener quatre études distinctes, dont les thématiques seraient les suivantes :

- l'économie de course en déclivité ;
- la puissance mécanique associée aux réponses cardiorespiratoires en mode excentrique sur tapis roulant ;
- la dépense énergétique en trail ;
- les effets d'une pratique chronique de la course en descente.

1. Economie de course en déclivité

Objectif principal : Déterminer l'effet d'une économie de course similaire (i.e., 60% de $\dot{V}O_{2max}$) dans différentes pentes (-15%, 0% et +15%) sur le coût énergétique net et les réponses cardiorespiratoires.

Objectif secondaire : Déterminer la nature du lien entre les paramètres spatio-temporels de la foulée et l'économie de course en déclivité.

Hypothèses : A état stable de $\dot{V}O_2$ dans les 3 conditions de pente, le coût énergétique net pourrait dépendre de la pente. Celui-ci pourrait être corrélé entre la course à plat et en descente, mais pas forcément en montée. En course en descente vs montée, la différence artérioveineuses devrait être plus faible et de débit cardiaque plus élevé. En termes de cinématique, les paramètres spatiotemporels de la foulée devraient être dépendants de la déclivité ; la nature de ces relations reste à préciser.

Cette étude a été réalisée au Nouvel Hôpital Civil de Strasbourg et les résultats sont en cours d'analyse.

2. Puissance mécanique associée aux réponses cardiorespiratoires de la course en descente

Objectif principal : Déterminer le couplage physiologique/mécanique de la course en descente.

Hypothèses : Il existerait une vitesse de course qui demanderait la même puissance mécanique en course en descente et en montée pour une pente donnée. Ce qui renforcerait définitivement l'idée d'un stimulus mécanique important, de surcroît « excentrique », associé à une production métabolique moindre en course en descente.

La quantification de la puissance mécanique associée à une course en descente vs montée à même vitesse et même pente nous éclairera sur la relation entre la puissance mécanique et la vitesse de course dans une pente fixe. En filigrane, il s'agirait de comparer ces résultats avec ceux publiés jusqu'ici sur ergocycle en excentrique vs concentrique à puissance équivalente.

Le couplage biomécanique de forces de réaction au sol (plateforme de force intégrée au tapis de course) et des paramètres cinématiques (paramètres spatio-temporels, OptoJump ; capture en 3D du pattern de foulée, Vicon) avec les réponses cardiorespiratoires (Metamax) et neuromusculaires (NIRS) devrait nous permettre de quantifier la part d'action musculaire excentrique/concentrique dans la course en descente. En effet, si le fait que la course en descente est caractérisée par une action musculaire principalement excentrique (Gottschall & Kram, 2005; Lindstedt et al., 2001), la part de contribution n'a pas été quantifiée précisément jusqu'à présent. Afin d'alimenter le champ scientifique de cette donnée importante, notre protocole devrait être réalisé à différentes vitesses et différentes pentes.

Nos travaux de thèse ont permis de porter à la connaissance du champ scientifique les réponses cardiorespiratoires de la course en descente versus montée à même pente i) à même vitesse de course et ii) à même intensité métabolique, iii) à intensité maximale. La nature du lien entre ces différentes modalités et la puissance mécanique ouvrira de nouvelles pistes en faisant notamment le lien avec les puissances rapportées en pédalage excentrique sur ergocycle.

3. Balance énergétique et calorimétrie lors d'un trail court : une étude de cas

Objectif principal : Déterminer les variations de dépense énergétique en rapport avec la déclivité et la vitesse lors d'un trail court.

Objectif secondaire : comparer ces résultats à des mesures de calorimétrie directe lors de la course sur tapis roulant incliné en chambre calorimétrique.

Hypothèse : La dépense énergétique devrait être liée à la déclivité lors de la course de trail.

Le rendement énergétique d'un exercice physique est au mieux égal à 30%, ce qui signifie qu'il y a une importante production de chaleur dissipée dans les tissus musculaires en activité. L'exercice prolongé engendre donc d'une thermorégulation qui s'accompagne d'une sudation d'autant plus importante que l'exercice est long, intense et réalisé dans des conditions climatiques chaudes. L'eau représente 60 à 70% de la masse corporelle chez l'homme. Une déshydratation engendre une baisse exponentielle de la performance sportive. Or, il est bien établi que lors de trails par exemple, ce facteur pourrait devenir limitant (Baiget et al., 2016). Ainsi, une déshydratation mineure de ~2% d'eau a pour conséquence une baisse approximative de 20% de la performance et si la baisse s'élève à 4%, la performance peut diminuer entre 40 et 60% selon la température ambiante.

La mesure de la dépense énergétique par calorimétrie indirecte en mesurant la $\dot{V}O_2$ (méthode basée sur la relation $\dot{V}O_2$ /coût énergétique de l'oxydation des substrats) couplée avec une mesure des déplacements avec accéléromètre/GPS permettrait de déterminer la dépense énergétique selon les variations de pente du parcours.

4. Effets d'une pratique chronique de la course en modalité excentrique

Objectif principal : Déterminer les effets d'un entraînement à la course en descente sur les paramètres cardiorespiratoires, l'économie de course et la force des membres inférieurs.

Objectif secondaire : Déterminer les effets sur le pattern de foulée.

Hypothèse : Notre protocole prévoit la constitution de deux groupes de sujets de $\dot{V}O_{2max}$ similaire : l'un réalisant un travail excentrique et l'autre un travail concentrique. La charge d'entraînement est répétée à raison de trois fois par semaine pendant 8 semaines. En filigrane, il s'agit de commencer doucement pour réduire les dommages musculaires et augmenter progressivement le stimulus pour laisser le temps à l'adaptation musculaire (e.g., biogenèse mitochondriale, angiogenèse).

Ce projet de recherche s'inscrit parfaitement dans le projet plus global du laboratoire CEERIPE de Strasbourg.

L'exercice excentrique chronique peut améliorer la force musculaire avec une faible demande d'oxygène (Lastayo, Reich, Urquhart, Hoppeler, & Lindstedt, 1999). La course en descente, autrement dit avec une sollicitation importante des muscles des membres inférieurs en mode excentrique (freinateur), est caractérisée par un faible coût énergétique et des niveaux de force musculaire pouvant être plus élevés comparativement au mode concentrique lequel est prédominant lors de la course en montée (Abe et al., 2011).

Les résultats de nos travaux de thèse seront pris en compte dans l'élaboration des protocoles d'entraînement qui font l'objet d'un CPP en cours de rédaction. Avant nos travaux, nous ne savions pas s'il était possible d'atteindre des valeurs hautes, proches ou égales à $\dot{V}O_{2max}$ pour des pentes descendantes élevées (>10%). Les données recueillies sur la réalisation de tests de $\dot{V}O_{2max}$ en descente permettent de mieux évaluer le potentiel de course en descente des athlètes dans l'objectif d'optimiser l'individualisation de leurs programmes d'entraînement.

CONCLUSION GENERALE

Nos résultats soulignent les spécificités de la course en descente vs montée sur les plans cardiorespiratoires, métaboliques, neuromusculaires ainsi que sur les paramètres cinématiques de la foulée. Alors que la plupart des réponses physiologiques sont atténuées en descente vs montée lorsque la comparaison est effectuée à même vitesse de course et pente identique, cela n'est plus le cas pour la \dot{V}_E , la FC et les paramètres cinématiques de la foulée lorsque la descente et la montée sont comparées à même intensité métabolique (même $\dot{V}O_2$). Les mécanismes précis permettant d'expliquer la spécificité des réponses en course en descente vs montée restent pour le moment mal connus et requièrent des travaux ultérieurs. Toutefois, ils pourraient être liés aux rôles respectifs joués par les signaux métaboliques (niveau de $\dot{V}O_2$) et mécaniques (contraintes musculo-tendineuses et articulaires) potentiellement capables d'activer des voies de signalisation spécifiques impliquées dans le contrôle des réponses aiguës à l'exercice.

Parmi les perspectives de notre travail émerge notamment la course en descente à haute intensité. Cette modalité d'exercice mériterait d'être explorée car elle pourrait permettre de maximiser à la fois les stimuli mécaniques générés pendant l'exercice (haut niveau d'activation musculaire lié aux vitesses de course élevées), tout en maintenant un haut niveau de stimuli métaboliques ($\dot{V}O_2$ élevée). Appliqué de manière chronique, ce modèle d'exercice pourrait avoir des effets spécifiques en combinant l'activation des voies de signalisation propres aux stimuli mécaniques et métaboliques, permettant d'envisager des adaptations bénéfiques pour améliorer respectivement les facteurs mécaniques (force musculaire) et métaboliques (potentiel aérobie) de la performance en trail. Ces considérations pourront être prises en compte dans la programmation des futures méthodes d'entraînement proposées aux athlètes préparant des courses en montagne.

Nos travaux contribuent à une meilleure compréhension des mécanismes impliqués dans l'atteinte de la consommation maximale d'oxygène selon la déclivité et permettent d'envisager à moyen terme le développement :

1) de protocoles de recherche basés sur la pratique chronique de la course en descente s'appuyant sur les réponses physiologiques aiguës.

1) de meilleures stratégies d'évaluation des qualités physiques des traileurs par leurs coaches, spécifiquement adaptées à leur discipline, notamment en matière d'optimisation des réglages du tapis roulant (pente) et en précisant l'importance de la force musculaire.

2) de programmes d'entraînement optimisés permettant l'individualisation du travail à réaliser en course en montée et en descente mais aussi en termes de renforcement musculaire. Cette thèse représente une étape essentielle de notre démarche globale visant à l'optimisation de l'évaluation et de l'entraînement des athlètes, en particulier des coureurs traileurs à destination des athlètes, des coaches et des chercheurs.

Nos résultats ouvrent la voie de la physiologie spécifique de la course en descente. Les techniques et méthodologies développées dans cette thèse serviront également, à moyen terme, à optimiser les programmes de marche et/ou course sur tapis roulant qui seront proposés aux patients.

BIBLIOGRAPHIE

- Abbott, B. C., Bigland, B., & Ritchie, J. M. (1952). The physiological cost of negative work. *The Journal of Physiology*, 117(3), 380-390. doi:10.1113/jphysiol.1952.sp004755
- Abe, D., Fukuoka, Y., Muraki, S., Yasukouchi, A., Sakaguchi, Y., & Niihata, S. (2011). Effects of load and gradient on energy cost of running. *Journal of Physiological Anthropology*, 30(4), 153-160. doi:10.2114/jpa2.30.153
- Ahamed, N. U., Kobsar, D., Benson, L. C., Clermont, C. A., Osis, S. T., & Ferber, R. (2019). Subject-specific and group-based running pattern classification using a single wearable sensor. *Journal of Biomechanics*, 84, 227-233. doi:10.1016/j.jbiomech.2019.01.001
- Amann, M., Blain, G. M., Proctor, L. T., Sebranek, J. J., Pegelow, D. F., & Dempsey, J. A. (2010). Group III and IV muscle afferents contribute to ventilatory and cardiovascular response to rhythmic exercise in humans. *J Appl Physiol* (1985), 109(4), 966-976. doi:10.1152/jappphysiol.00462.2010
- Asmussen, E. (1953). Positive and negative muscular work. *Acta Physiol Scand*, 28(4), 364-382. doi:10.1111/j.1748-1716.1953.tb00988.x
- Astrand, P. O., Cuddy, T. E., Saltin, B., & Stenberg, J. (1964). Cardiac Output during Submaximal and Maximal Work. *Journal of Applied Physiology*, 19, 268-274. doi:10.1152/jappphysiol.1964.19.2.268
- Baba, R., Nagashima, M., Goto, M., Nagano, Y., Yokota, M., Tauchi, N., & Nishibata, K. (1996). Oxygen uptake efficiency slope: a new index of cardiorespiratory functional reserve derived from the relation between oxygen uptake and minute ventilation during incremental exercise. *J Am Coll Cardiol*, 28(6), 1567-1572. doi:10.1016/s0735-1097(96)00412-3
- Bachero-Mena, B., Pareja-Blanco, F., Rodriguez-Rosell, D., Yanez-Garcia, J. M., Mora-Custodio, R., & Gonzalez-Badillo, J. J. (2017). Relationships between Sprint, Jumping and Strength Abilities, and 800 M Performance in Male Athletes of National and International Levels. *J Hum Kinet*, 58, 187-195. doi:10.1515/hukin-2017-0076
- Baiget, E., Pena, J., Borrás, X., Caparros, T., Lopez, J. L., Marin, F., . . . Comerma, E. (2016). Effects of a trail mountain race on neuromuscular performance and hydration status in trained runners. *Journal of Sports Medicine and Physical Fitness*.
- Balducci, P., Clemencon, M., Morel, B., Quiniou, G., Saboul, D., & Hautier, C. A. (2016). Comparison of Level and Graded Treadmill Tests to Evaluate Endurance Mountain Runners. *Journal of Sports Science and Medicine*, 15(2), 239-246.
- Balducci, P., Clemencon, M., Trama, R., Blache, Y., & Hautier, C. (2017). Performance Factors in a Mountain Ultramarathon. *International Journal of Sports Medicine*, 38(11), 819-826. doi:10.1055/s-0043-112342
- Barnes, K. R., & Kilding, A. E. (2015). Running economy: measurement, norms, and determining factors. *Journal of Sports Medicine*, 1(1), 8. doi:10.1186/s40798-015-0007-y
- Bassett, D. R., Jr. (2002). Scientific contributions of A. V. Hill: exercise physiology pioneer. *J Appl Physiol* (1985), 93(5), 1567-1582. doi:10.1152/jappphysiol.01246.2001
- Bassett, D. R., Jr., & Howley, E. T. (1997). Maximal oxygen uptake: "classical" versus "contemporary" viewpoints. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 29(5), 591-603.
- Bassett, D. R., Jr., & Howley, E. T. (2000). Limiting factors for maximum oxygen uptake and determinants of endurance performance. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 32(1), 70-84.

- Baumgart, J. K., Gurtler, L., Ettema, G., & Sandbakk, O. (2018). Comparison of peak oxygen uptake and exercise efficiency between upper-body poling and arm crank ergometry in trained paraplegic and able-bodied participants. *European Journal of Applied Physiology*, *118*(9), 1857-1867. doi:10.1007/s00421-018-3912-1
- Beaver, W. L., Wasserman, K., & Whipp, B. J. (1986). A new method for detecting anaerobic threshold by gas exchange. *Journal of Applied Physiology*, *60*(6), 2020-2027.
- Billat, L. V., & Koralsztein, J. P. (1996). Significance of the velocity at VO₂max and time to exhaustion at this velocity. *Sports Medicine*, *22*(2), 90-108.
- Billat, V., Hill, D. W., Pinoteau, J., Petit, B., & Koralsztein, J. P. (1996). Effect of protocol on determination of velocity at VO₂ max and on its time to exhaustion. *Archives of Physiology and Biochemistry*, *104*(3), 313-321. doi:10.1076/apab.104.3.313.12908
- Billat, V., & Koralsztein, J. P. (1996). Significance of the velocity at VO₂max and time to exhaustion at this velocity. *Sports Medicine*, *22*(2), 90-108.
- Billat, V., Lepretre, P. M., Heugas, A. M., Laurence, M. H., Salim, D., & Koralsztein, J. P. (2003). Training and bioenergetic characteristics in elite male and female Kenyan runners. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *35*(2), 297-304; discussion 305-296. doi:10.1249/01.MSS.0000053556.59992.A9
- Bjorklund, G., Swaren, M., Born, D. P., & Stoggl, T. (2019). Biomechanical Adaptations and Performance Indicators in Short Trail Running. *Frontiers in Physiology*, *10*, 506. doi:10.3389/fphys.2019.00506
- Blondel, N., Berthoin, S., Billat, V., & Linsel, G. (2001). Relationship between run times to exhaustion at 90, 100, 120, and 140% of vVO₂max and velocity expressed relatively to critical velocity and maximal velocity. *International Journal of Sports Medicine*, *22*(1), 27-33. doi:10.1055/s-2001-11357
- Bonne, T. C., Doucende, G., Fluck, D., Jacobs, R. A., Nordborg, N. B., Robach, P., . . . Lundby, C. (2014). Phlebotomy eliminates the maximal cardiac output response to six weeks of exercise training. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, *306*(10), R752-760. doi:10.1152/ajpregu.00028.2014
- Borg, G. A. (1982). Psychophysical bases of perceived exertion. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *14*(5), 377-381.
- Born, D. P., Stoggl, T., Swaren, M., & Bjorklund, G. (2016). Running in Hilly Terrain: NIRS is More Accurate to Monitor Intensity than Heart Rate. *International Journal of Sports Physiology and Performance*. doi:10.1123/ijsp.2016-0101
- Borroni, F., Candau, R., Perrey, S., Millet, G. Y., Millet, G. P., & Rouillon, J. D. (2003). Does the mechanical work in running change during the VO₂ slow component? *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *35*(1), 50-57. doi:10.1249/01.MSS.0000043386.18515.4D
- Boushel, R., Gnaiger, E., Calbet, J. A., Gonzalez-Alonso, J., Wright-Paradis, C., Sondergaard, H., . . . Saltin, B. (2011). Muscle mitochondrial capacity exceeds maximal oxygen delivery in humans. *Mitochondrion*, *11*(2), 303-307. doi:10.1016/j.mito.2010.12.006
- Boutcher, S. H., McLaren, P. F., Cotton, Y., & Boutcher, Y. (2003). Stroke volume response to incremental submaximal exercise in aerobically trained, active, and sedentary men. *Can J Appl Physiol*, *28*(1), 12-26.

- Brazier, J., Maloney, S., Bishop, C., Read, P. J., & Turner, A. N. (2019). Lower Extremity Stiffness: Considerations for Testing, Performance Enhancement, and Injury Risk. *Journal of Strength and Conditioning*, 33(4), 1156-1166. doi:10.1519/JSC.0000000000002283
- Breiner, T. J., Ortiz, A. L. R., & Kram, R. (2018). Level, uphill and downhill running economy values are strongly inter-correlated. *European Journal of Applied Physiology*. doi:10.1007/s00421-018-4021-x
- Brown, J. D. (2008). Effect size and eta squared. *JALT Testing & Evaluation SIG Newsletter*, 12(1), 38-43.
- Buczek, F. L., & Cavanagh, P. R. (1990). Stance phase knee and ankle kinematics and kinetics during level and downhill running. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 22(5), 669-677.
- Burr, J. F., Boulter, M., & Beck, K. (2015). Arterial stiffness results from eccentrically biased downhill running exercise. *Journal of Science and Medicine in Sport*, 18(2), 230-235. doi:10.1016/j.jsams.2014.03.003
- Byrnes, W. C., Clarkson, P. M., White, J. S., Hsieh, S. S., Frykman, P. N., & Maughan, R. J. (1985). Delayed onset muscle soreness following repeated bouts of downhill running. *Journal of Applied Physiology*, 59(3), 710-715. doi:10.1249/00005768-198504000-00421
- Cai, Z. Y., Hsu, C. C., Su, C. P., Lin, C. F., Lin, Y. A., Lin, C. L., & Hsu, M. C. (2010). Comparison of lower limb muscle activation during downhill, level and uphill running. *Isokinetics and Exercise Science*, 163-168. doi:10.3233/IES20100379
- Calbet, J. A., Jensen-Urstad, M., van Hall, G., Holmberg, H. C., Rosdahl, H., & Saltin, B. (2004). Maximal muscular vascular conductances during whole body upright exercise in humans. *The Journal of Physiology*, 558(Pt 1), 319-331. doi:10.1113/jphysiol.2003.059287
- Carter, H., Jones, A. M., Barstow, T. J., Burnley, M., Williams, C. A., & Doust, J. H. (2000). Oxygen uptake kinetics in treadmill running and cycle ergometry: a comparison. *Journal of Applied Physiology*, 89(3), 899-907.
- Cavanagh, P. R., & Williams, K. R. (1982). The effect of stride length variation on oxygen uptake during distance running. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 14(1), 30-35.
- Charlot, K., Cornolo, J., Borne, R., Brugniaux, J. V., Richalet, J. P., Chapelot, D., & Pichon, A. (2014). Improvement of energy expenditure prediction from heart rate during running. *Physiol Meas*, 35(2), 253-266. doi:10.1088/0967-3334/35/2/253
- Chen, T. C., Nosaka, K., & Tu, J. H. (2007). Changes in running economy following downhill running. *Journal of Sports Sciences*, 25(1), 55-63. doi:10.1080/02640410600718228
- Christmas, B. C., Taylor, L., Siegler, J. C., & Midgley, A. W. (2017). A Reduction in Maximal Incremental Exercise Test Duration 48 h Post Downhill Run Is Associated with Muscle Damage Derived Exercise Induced Pain. *Frontiers in Physiology*, 8, 135. doi:10.3389/fphys.2017.00135
- Cohen, J. (1988). *Statistical power analysis for the behavioral sciences* (2nd ed.). Hillsdale, N.J.: L. Erlbaum Associates.
- Cook, C. J., Beaven, C. M., & Kilduff, L. P. (2013). Three weeks of eccentric training combined with overspeed exercises enhances power and running speed performance gains in trained athletes. *Journal of Strength and Conditioning*, 27(5), 1280-1286. doi:10.1519/JSC.0b013e3182679278

- Cramer, M. N., & Jay, O. (2015). Explained variance in the thermoregulatory responses to exercise: the independent roles of biophysical and fitness/fatness-related factors. *J Appl Physiol (1985)*, *119*(9), 982-989. doi:10.1152/jappphysiol.00281.2015
- Curtin, N. A., & Davies, R. E. (1973). Chemical and mechanical changes during stretching of activated frog skeletal muscle. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, *37*, 619-626. doi:10.1101/SQB.1973.037.01.074
- Daniels, J., & Scardina, N. (1984). Interval training and performance. *Sports Medicine*, *1*(4), 327-334. doi:10.2165/00007256-198401040-00006
- Davies, C. T., & Barnes, C. (1972). Negative (eccentric) work. II. Physiological responses to walking uphill and downhill on a motor-driven treadmill. *Ergonomics*, *15*(2), 121-131. doi:10.1080/00140137208924416
- Davies, C. T., Sargeant, A. J., & Smith, B. (1974). The physiological responses to running downhill. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, *32*(3), 187-194.
- Dean, E., & Ross, J. (1989). Downhill walking induces rapid shallow breathing. *Pflugers Arch*, *415*(3), 351-354.
- Dellagrana, R. A., Guglielmo, L. G., Santos, B. V., Hernandez, S. G., da Silva, S. G., & de Campos, W. (2015). Physiological, anthropometric, strength, and muscle power characteristics correlates with running performance in young runners. *Journal of Strength and Conditioning*, *29*(6), 1584-1591. doi:10.1519/JSC.0000000000000784
- Denadai, B. S., de Aguiar, R. A., de Lima, L. C., Greco, C. C., & Caputo, F. (2016). Explosive Training and Heavy Weight Training are Effective for Improving Running Economy in Endurance Athletes: A Systematic Review and Meta-Analysis. *Sports Medicine*. doi:10.1007/s40279-016-0604-z
- Denadai, B. S., de Aguiar, R. A., de Lima, L. C., Greco, C. C., & Caputo, F. (2017). Explosive Training and Heavy Weight Training are Effective for Improving Running Economy in Endurance Athletes: A Systematic Review and Meta-Analysis. *Sports Medicine*, *47*(3), 545-554. doi:10.1007/s40279-016-0604-z
- Devita, P., Janshen, L., Rider, P., Solnik, S., & Hortobagyi, T. (2008). Muscle work is biased toward energy generation over dissipation in non-level running. *Journal of Biomechanics*, *41*(16), 3354-3359. doi:10.1016/j.jbiomech.2008.09.024
- di Prampero, P. E. (1986). The energy cost of human locomotion on land and in water. *International Journal of Sports Medicine*, *7*(2), 55-72. doi:10.1055/s-2008-1025736
- di Prampero, P. E. (2003). Factors limiting maximal performance in humans. *European Journal of Applied Physiology*, *90*(3-4), 420-429. doi:10.1007/s00421-003-0926-z
- Dick, R. W., & Cavanagh, P. R. (1987). An explanation of the upward drift in oxygen uptake during prolonged sub-maximal downhill running. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *19*(3), 310-317. doi:10.1249/00005768-198706000-00019
- Dickinson, M. H., Farley, C. T., Full, R. J., Koehl, M. A., Kram, R., & Lehman, S. (2000). How animals move: an integrative view. *Science*, *288*(5463), 100-106. doi:10.1126/science.288.5463.100
- Doherty, M., Nobbs, L., & Noakes, T. D. (2003). Low frequency of the "plateau phenomenon" during maximal exercise in elite British athletes. *European Journal of Applied Physiology*, *89*(6), 619-623. doi:10.1007/s00421-003-0845-z
- Duchateau, J., & Enoka, R. M. (2016). Neural control of lengthening contractions. *J Exp Biol*, *219*(Pt 2), 197-204. doi:10.1242/jeb.123158

- Dufour, S. P., Doutreleau, S., Lonsdorfer-Wolf, E., Lampert, E., Hirth, C., Piquard, F., . . . Richard, R. (2007). Deciphering the metabolic and mechanical contributions to the exercise-induced circulatory response: insights from eccentric cycling. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, *292*(4), R1641-1648. doi:10.1152/ajpregu.00567.2006
- Dufour, S. P., Lampert, E., Doutreleau, S., Lonsdorfer-Wolf, E., Billat, V. L., Piquard, F., & Richard, R. (2004). Eccentric cycle exercise: training application of specific circulatory adjustments. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *36*(11), 1900-1906. doi:10.1249/01.MSS.0000145441.80209.66
- Dumke, C. L., Pfaffenroth, C. M., McBride, J. M., & McCauley, G. O. (2010). Relationship between muscle strength, power and stiffness and running economy in trained male runners. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, *5*(2), 249-261.
- Easthope, C. S., Hausswirth, C., Louis, J., Lepers, R., Vercruyssen, F., & Brisswalter, J. (2010). Effects of a trail running competition on muscular performance and efficiency in well-trained young and master athletes. *European Journal of Applied Physiology*, *110*(6), 1107-1116. doi:10.1007/s00421-010-1597-1
- Easthope, C. S., Nosaka, K., Caillaud, C., Vercruyssen, F., Louis, J., & Brisswalter, J. (2014). Reproducibility of performance and fatigue in trail running. *Journal of Science and Medicine in Sport*, *17*(2), 207-211. doi:10.1016/j.jsams.2013.03.009
- Egan, B., & Zierath, J. R. (2013). Exercise metabolism and the molecular regulation of skeletal muscle adaptation. *Cell Metab*, *17*(2), 162-184. doi:10.1016/j.cmet.2012.12.012
- Ehrstrom, S., Gruet, M., Giandolini, M., Chapuis, S., Morin, J. B., & Vercruyssen, F. (2018). Acute and Delayed Neuromuscular Alterations Induced by Downhill Running in Trained Trail Runners: Beneficial Effects of High-Pressure Compression Garments. *Frontiers in Physiology*, *9*, 1627. doi:10.3389/fphys.2018.01627
- Ehrstrom, S., Tartaruga, M. P., Easthope, C. S., Brisswalter, J., Morin, J. B., & Vercruyssen, F. (2018). Short Trail Running Race: Beyond the Classic Model for Endurance Running Performance. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *50*(3), 580-588. doi:10.1249/MSS.0000000000001467
- Ekblom, B., & Ekblom, O. (2006). Stroke volume and the endurance athlete. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, *16*(1), 70-71. doi:10.1111/j.1600-0838.2005.00519.x
- Ekblom, B., & Hermansen, L. (1968). Cardiac output in athletes. *Journal of Applied Physiology*, *25*(5), 619-625. doi:10.1152/jappl.1968.25.5.619
- Enoka, R. M. (1996). Eccentric contractions require unique activation strategies by the nervous system. *Journal of Applied Physiology*, *81*(6), 2339-2346.
- Eston, R. G., Mickleborough, J., & Baltzopoulos, V. (1995). Eccentric activation and muscle damage: biomechanical and physiological considerations during downhill running. *British Journal of Sports Medicine*, *29*(2), 89-94.
- Fang, Y., Siemionow, V., Sahgal, V., Xiong, F., & Yue, G. H. (2004). Distinct brain activation patterns for human maximal voluntary eccentric and concentric muscle actions. *Brain Res*, *1023*(2), 200-212. doi:10.1016/j.brainres.2004.07.035
- Fornasiero, A., Savoldelli, A., Fruet, D., Boccia, G., Pellegrini, B., & Schena, F. (2018). Physiological intensity profile, exercise load and performance predictors of a 65-km mountain ultra-marathon. *Journal of Sports Sciences*, *36*(11), 1287-1295. doi:10.1080/02640414.2017.1374707

- Friden, J., Sjoström, M., & Ekblom, B. (1983). Myofibrillar damage following intense eccentric exercise in man. *International Journal of Sports Medicine*, 4(3), 170-176. doi:10.1055/s-2008-1026030
- Gaesser, G. A., Ward, S. A., Baum, V. C., & Whipp, B. J. (1994). Effects of infused epinephrine on slow phase of O₂ uptake kinetics during heavy exercise in humans. *J Appl Physiol* (1985), 77(5), 2413-2419. doi:10.1152/jappl.1994.77.5.2413
- Galbo, H. (1983). *Hormonal and Metabolic Adaptation to Exercise*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- García-Pinillos, F., Latorre-Roman, P. A., Ramirez-Campillo, R., Parraga-Montilla, J. A., & Roche-Seruendo, L. E. (2018). How does the slope gradient affect spatiotemporal parameters during running? Influence of athletic level and vertical and leg stiffness. *Gait Posture*, 68, 72-77. doi:10.1016/j.gaitpost.2018.11.008
- Garnier, Y. M., Lepers, R., Dubau, Q., Pageaux, B., & Paizis, C. (2018). Neuromuscular and perceptual responses to moderate-intensity incline, level and decline treadmill exercise. *European Journal of Applied Physiology*, 118(10), 2039-2053. doi:10.1007/s00421-018-3934-8
- Gastin, P. B. (2001). Energy system interaction and relative contribution during maximal exercise. *Sports Medicine*, 31(10), 725-741. doi:10.2165/00007256-200131100-00003
- Giandolini, M., Horvais, N., Rossi, J., Millet, G. Y., Morin, J. B., & Samozino, P. (2016). Acute and delayed peripheral and central neuromuscular alterations induced by a short and intense downhill trail run. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 26(11), 1321-1333. doi:10.1111/sms.12583
- Giandolini, M., Vernillo, G., Samozino, P., Horvais, N., Edwards, W. B., Morin, J. B., & Millet, G. Y. (2016). Fatigue associated with prolonged graded running. *European Journal of Applied Physiology*, 116(10), 1859-1873. doi:10.1007/s00421-016-3437-4
- Gibson, T. M., Harrison, M. H., & Wellicome, R. M. (1979). An evaluation of a treadmill work test. *British Journal of Sports Medicine*, 13(1), 6-11.
- Gimenez, P., Arnal, P. J., Samozino, P., Millet, G. Y., & Morin, J. B. (2014). Simulation of uphill/downhill running on a level treadmill using additional horizontal force. *Journal of Biomechanics*, 47(10), 2517-2521. doi:10.1016/j.jbiomech.2014.04.012
- Giovanelli, N., Ortiz, A. L., Henninger, K., & Kram, R. (2016). Energetics of vertical kilometer foot races; is steeper cheaper? *J Appl Physiol* (1985), 120(3), 370-375. doi:10.1152/jappphysiol.00546.2015
- Gladwell, V. F., & Coote, J. H. (2002). Heart rate at the onset of muscle contraction and during passive muscle stretch in humans: a role for mechanoreceptors. *The Journal of Physiology*, 540(Pt 3), 1095-1102. doi:10.1113/jphysiol.2001.013486
- Gonzalez-Alonso, J., & Calbet, J. A. (2003). Reductions in systemic and skeletal muscle blood flow and oxygen delivery limit maximal aerobic capacity in humans. *Circulation*, 107(6), 824-830. doi:10.1161/01.cir.0000049746.29175.3f
- Gottschall, J. S., & Kram, R. (2005). Ground reaction forces during downhill and uphill running. *Journal of Biomechanics*, 38(3), 445-452. doi:10.1016/j.jbiomech.2004.04.023
- Hagberg, J. M., Allen, W. K., Seals, D. R., Hurley, B. F., Ehsani, A. A., & Holloszy, J. O. (1985). A hemodynamic comparison of young and older endurance athletes during exercise. *J Appl Physiol* (1985), 58(6), 2041-2046. doi:10.1152/jappl.1985.58.6.2041

- Hanon, C., & Thomas, C. (2011). Effects of optimal pacing strategies for 400-, 800-, and 1500-m races on the VO₂ response. *Journal of Sports Sciences*, 29(9), 905-912. doi:10.1080/02640414.2011.562232
- Hardin, E. C., & Hamill, J. (2002). The influence of midsole cushioning on mechanical and hematological responses during a prolonged downhill run. *Research Quarterly for Exercise and Sport*, 73(2), 125-133. doi:10.1080/02701367.2002.10609001
- Harms, C. A., Wetter, T. J., McClaran, S. R., Pegelow, D. F., Nিকেle, G. A., Nelson, W. B., . . . Dempsey, J. A. (1998). Effects of respiratory muscle work on cardiac output and its distribution during maximal exercise. *J Appl Physiol (1985)*, 85(2), 609-618. doi:10.1152/jappl.1998.85.2.609
- Haycock, G. B., Schwartz, G. J., & Wisotsky, D. H. (1978). Geometric method for measuring body surface area: a height-weight formula validated in infants, children, and adults. *J Pediatr*, 93(1), 62-66.
- Hayes, P. R., Bowen, S. J., & Davies, E. J. (2004). The relationships between local muscular endurance and kinematic changes during a run to exhaustion at vVO₂max. *Journal of Strength and Conditioning*, 18(4), 898-903.
- Hayes, P. R., French, D. N., & Thomas, K. (2011). The effect of muscular endurance on running economy. *Journal of Strength and Conditioning*, 25(9), 2464-2469. doi:10.1519/JSC.0b013e3181fb4284
- Hermansen, L., & Saltin, B. (1969). Oxygen uptake during maximal treadmill and bicycle exercise. *Journal of Applied Physiology*, 26(1), 31-37. doi:10.1152/jappl.1969.26.1.31
- Herzog, W. (2014). Mechanisms of enhanced force production in lengthening (eccentric) muscle contractions. *J Appl Physiol (1985)*, 116(11), 1407-1417. doi:10.1152/jappphysiol.00069.2013
- Hill, A. V. (1938). The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 126, 136-195.
- Hill, C. A., & Lupton, H. (1923). Muscular exercise, lactic acid, and the supply and utilization of oxygen. *The Quarterly Journal of Medicine*(16), 135-171.
- Hill, C. A., Thompson, M. W., Ruell, P. A., Thom, J. M., & White, M. J. (2001). Sarcoplasmic reticulum function and muscle contractile character following fatiguing exercise in humans. *The Journal of Physiology*, 531(Pt 3), 871-878. doi:10.1111/j.1469-7793.2001.0871h.x
- Holmgren, A., & Pernow, B. (1960). The reproducibility of cardiac output determination by the direct Fick method during muscular work. *Scand J Clin Lab Invest*, 12, 224-227.
- Hoppeler, H. (2016). *Eccentric Exercise : Physiology and Application in Sport and Rehabilitation*: Routledge.
- Hoppeler, H., & Herzog, W. (2014). Eccentric exercise: many questions unanswered. *J Appl Physiol (1985)*, 116(11), 1405-1406. doi:10.1152/jappphysiol.00239.2014
- Howald, H. (1974). [Effects of sport activities on the metabolism]. *Schweiz Med Wochenschr*, 104(44), 1535-1538.
- Howley, E. T., Bassett Jr, D. R., & Welch, H. G. (1995). Criteria for maximal oxygen uptake: review and commentary. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 27(9), 1292-1301. doi:10.1249/00005768-199509000-00009
- Huxley, A. F. (1957). Muscle structure and theories of contraction. *Prog Biophys Biophys Chem*, 7, 255-318.

- Hyldahl, R. D., & Hubal, M. J. (2014). Lengthening our perspective: morphological, cellular, and molecular responses to eccentric exercise. *Muscle Nerve*, *49*(2), 155-170. doi:10.1002/mus.24077
- Ingalls, C. P., Warren, G. L., Williams, J. H., Ward, C. W., & Armstrong, R. B. (1998). E-C coupling failure in mouse EDL muscle after in vivo eccentric contractions. *J Appl Physiol* (1985), *85*(1), 58-67. doi:10.1152/jappl.1998.85.1.58
- Isner-Horobeti, M. E., Dufour, S. P., Vautravers, P., Geny, B., Coudeyre, E., & Richard, R. (2013). Eccentric exercise training: modalities, applications and perspectives. *Sports Medicine*, *43*(6), 483-512. doi:10.1007/s40279-013-0052-y
- Itoh, H., Ohkuwa, T., Yamazaki, Y., & Miyamura, M. (1996). Human blood lactate and ammonia levels after supramaximal uphill and downhill running. *Nagoya Journal of Medical Science*, *59*(3-4), 135-142.
- Johnson, A. T., Benjamin, M. B., & Silverman, N. (2002). Oxygen consumption, heat production, and muscular efficiency during uphill and downhill walking. *Applied Ergonomics*, *33*(5), 485-491. doi:10.1016/S0003-6870(02)00031-5
- Jones, A. M., DiMenna, F., Lothian, F., Taylor, E., Garland, S. W., Hayes, P. R., & Thompson, K. G. (2008). 'Priming' exercise and O₂ uptake kinetics during treadmill running. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, *161*(2), 182-188. doi:10.1016/j.resp.2008.02.001
- Jones, D. A. (1996). High-and low-frequency fatigue revisited. *Acta Physiol Scand*, *156*(3), 265-270. doi:10.1046/j.1365-201X.1996.192000.x
- Joyner, M. J. (2017). Physiological limits to endurance exercise performance: influence of sex. *The Journal of Physiology*, *595*(9), 2949-2954. doi:10.1113/JP272268
- Joyner, M. J., & Coyle, E. F. (2008). Endurance exercise performance: the physiology of champions. *The Journal of Physiology*, *586*(1), 35-44. doi:10.1113/jphysiol.2007.143834
- Kaneko, M. (1990). Mechanics and energetics in running with special reference to efficiency. *Journal of Biomechanics*, *23 Suppl 1*, 57-63.
- Kasch, F. W., Wallace, J. P., Huhn, R. R., Krogh, L. A., & Hurl, P. M. (1976). VO₂max during horizontal and inclined treadmill running. *Journal of Applied Physiology*, *40*(6), 982-983. doi:10.1152/jappl.1976.40.6.982
- Katz, B. (1939). The relation between force and speed in muscular contraction. *The Journal of Physiology*, *96*(1), 45-64.
- Kerherve, H. A., Millet, G. Y., & Solomon, C. (2015). The Dynamics of Speed Selection and Psycho-Physiological Load during a Mountain Ultramarathon. *PLoS One*, *10*(12), e0145482. doi:10.1371/journal.pone.0145482
- Kjaer, M. (2004). Role of extracellular matrix in adaptation of tendon and skeletal muscle to mechanical loading. *Physiol Rev*, *84*(2), 649-698. doi:10.1152/physrev.00031.2003
- Klein, R. M., Potteiger, J. A., & Zebas, C. J. (1997). Metabolic and biomechanical variables of two incline conditions during distance running. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *29*(12), 1625-1630.
- Kolkhorst, F. W., Mittelstadt, S. W., & Dolgener, F. A. (1996). Perceived exertion and blood lactate concentration during graded treadmill running. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, *72*(3), 272-277.

- Koller, A., Mair, J., Schobersberger, W., Wohlfarter, T., Haid, C., Mayr, M., . . . Puschendorf, B. (1998). Effects of prolonged strenuous endurance exercise on plasma myosin heavy chain fragments and other muscular proteins. Cycling vs running. *Journal of Sports Medicine and Physical Fitness*, 38(1), 10-17.
- Koppo, K., Whipp, B. J., Jones, A. M., Aeyels, D., & Bouckaert, J. (2004). Overshoot in VO₂ following the onset of moderate-intensity cycle exercise in trained cyclists. *European Journal of Applied Physiology*, 93(3), 366-373. doi:10.1007/s00421-004-1229-8
- Kowalski, E., & Li, J. X. (2016). Lower limb joint angles and ground reaction forces in forefoot strike and rearfoot strike runners during overground downhill and uphill running. *Sports Biomechanics*, 15(4), 497-512. doi:10.1080/14763141.2016.1185458
- Krustrup, P., Hellsten, Y., & Bangsbo, J. (2004). Intense interval training enhances human skeletal muscle oxygen uptake in the initial phase of dynamic exercise at high but not at low intensities. *The Journal of Physiology*, 559(Pt 1), 335-345. doi:10.1113/jphysiol.2004.062232
- Kyrolainen, H., Pullinen, T., Candau, R., Avela, J., Huttunen, P., & Komi, P. V. (2000). Effects of marathon running on running economy and kinematics. *European Journal of Applied Physiology*, 82(4), 297-304. doi:10.1007/s004210000219
- Lacour, J. R., & Bourdin, M. (2015). Factors affecting the energy cost of level running at submaximal speed. *European Journal of Applied Physiology*, 115(4), 651-673. doi:10.1007/s00421-015-3115-y
- Lador, F., Tam, E., Azabji Kenfack, M., Causero, M., Moia, C., Morel, D. R., . . . Ferretti, G. (2008). Phase I dynamics of cardiac output, systemic O₂ delivery, and lung O₂ uptake at exercise onset in men in acute normobaric hypoxia. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, 295(2), R624-632. doi:10.1152/ajpregu.00797.2007
- Laroche, D., Jousain, C., Espagnac, C., Morisset, C., Tordi, N., Gremeaux, V., & Casillas, J. M. (2013). Is it possible to individualize intensity of eccentric cycling exercise from perceived exertion on concentric test? *Arch Phys Med Rehabil*, 94(8), 1621-1627 e1621. doi:10.1016/j.apmr.2012.12.012
- Larsen, H. B., & Sheel, A. W. (2015). The Kenyan runners. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 25 Suppl 4, 110-118. doi:10.1111/sms.12573
- Lastayo, P. C., Reich, T. E., Urquhart, M., Hoppeler, H., & Lindstedt, S. L. (1999). Chronic eccentric exercise: improvements in muscle strength can occur with little demand for oxygen. *Am J Physiol*, 276(2 Pt 2), R611-615.
- Lattier, G., Millet, G. Y., Martin, A., & Martin, V. (2004). Fatigue and recovery after high-intensity exercise part I: neuromuscular fatigue. *International Journal of Sports Medicine*, 25(6), 450-456. doi:10.1055/s-2004-820939
- Lizzer, S., Salvadego, D., Taboga, P., Rejc, E., Giovanelli, N., & di Prampero, P. E. (2015). Effects of the Etna uphill ultramarathon on energy cost and mechanics of running. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 10(2), 238-247. doi:10.1123/ijssp.2014-0057
- Lechauve, J. B., Perrault, H., Aguilaniu, B., Isner-Horobeti, M. E., Martin, V., Coudeyre, E., & Richard, R. (2014). Breathing patterns during eccentric exercise. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 202, 53-58. doi:10.1016/j.resp.2014.07.007
- Lee, M. M., Song, C. H., Lee, K. J., Jung, S. W., Shin, D. C., & Shin, S. H. (2014). Concurrent Validity and Test-retest Reliability of the OPTOGait Photoelectric Cell System for the Assessment of Spatio-

- temporal Parameters of the Gait of Young Adults. *Journal of Physical Therapy Science*, 26(1), 81-85. doi:10.1589/jpts.26.81
- Leger, L., & Boucher, R. (1980). An indirect continuous running multistage field test: the Universite de Montreal track test. *Canadian journal of applied sport sciences*, 5(2), 77-84.
- Lemire, M., Lonsdorfer-Wolf, E., Isner-Horobeti, M. E., Kouassi, B. Y. L., Geny, B., Favret, F., & Dufour, S. P. (2018). Cardiorespiratory Responses to Downhill Versus Uphill Running in Endurance Athletes. *Research Quarterly for Exercise and Sport*, 89(4), 511-517. doi:10.1080/02701367.2018.1510172
- Levine, B. D. (2008). .VO₂max: what do we know, and what do we still need to know? *The Journal of Physiology*, 586(1), 25-34. doi:10.1113/jphysiol.2007.147629
- Levine, B. D., Lane, L. D., Buckey, J. C., Friedman, D. B., & Blomqvist, C. G. (1991). Left ventricular pressure-volume and Frank-Starling relations in endurance athletes. Implications for orthostatic tolerance and exercise performance. *Circulation*, 84(3), 1016-1023. doi:10.1161/01.cir.84.3.1016
- Liefeldt, G., Noakes, T. D., & Dennis, S. C. (1992). Oxygen delivery does not limit peak running speed during incremental downhill running to exhaustion. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 64(6), 493-496.
- Lienhard, K., Laueremann, S. P., Schneider, D., Item-Glatthorn, J. F., Casartelli, N. C., & Maffiuletti, N. A. (2013). Validity and reliability of isometric, isokinetic and isoinertial modalities for the assessment of quadriceps muscle strength in patients with total knee arthroplasty. *J Electromyogr Kinesiol*, 23(6), 1283-1288. doi:10.1016/j.jelekin.2013.09.004
- Lienhard, K., Schneider, D., & Maffiuletti, N. A. (2013). Validity of the Optogait photoelectric system for the assessment of spatiotemporal gait parameters. *Medical Engineering & Physics*, 35(4), 500-504. doi:10.1016/j.medengphy.2012.06.015
- Lima, L. C. R., Bassan, N. M., Cardozo, A. C., Goncalves, M., Greco, C. C., & Denadai, B. S. (2018). Isometric pre-conditioning blunts exercise-induced muscle damage but does not attenuate changes in running economy following downhill running. *Human Movement Science*, 60, 1-9. doi:10.1016/j.humov.2018.05.002
- Lindstedt, S. L., LaStayo, P. C., & Reich, T. E. (2001). When active muscles lengthen: properties and consequences of eccentric contractions. *News Physiol Sci*, 16, 256-261.
- Lipski, M., Abbiss, C. R., & Nosaka, K. (2018). Cardio-pulmonary responses to incremental eccentric and concentric cycling tests to task failure. *European Journal of Applied Physiology*, 118(5), 947-957. doi:10.1007/s00421-018-3826-y
- Looney, D. P., Santee, W. R., Hansen, E. O., Bonventre, P. J., Chalmers, C. R., & Potter, A. W. (2019). Estimating Energy Expenditure during Level, Uphill, and Downhill Walking. *Medicine & Science in Sports & Exercise*. doi:10.1249/MSS.0000000000002002
- Lundby, C., Montero, D., & Joyner, M. (2017). Biology of VO₂ max: looking under the physiology lamp. *Acta Physiol (Oxf)*, 220(2), 218-228. doi:10.1111/apha.12827
- Lussiana, T., Fabre, N., Hebert-Losier, K., & Mourot, L. (2013). Effect of slope and footwear on running economy and kinematics. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 23(4), e246-253. doi:10.1111/sms.12057

- Maciejczyk, M., Wiecek, M., Szymura, J., & Szygula, Z. (2013). Comparison of physiological and acid-base balance response during uphill, level and downhill running performed at constant velocity. *Acta Physiol Hung*, *100*(3), 347-354. doi:10.1556/APhysiol.100.2013.3.11
- Maeo, S., Ando, Y., Kanehisa, H., & Kawakami, Y. (2017). Localization of damage in the human leg muscles induced by downhill running. *Scientific Reports*, *7*(1), 5769. doi:10.1038/s41598-017-06129-8
- Maeo, S., Yamamoto, M., Kanehisa, H., & Nosaka, K. (2017). Prevention of downhill walking-induced muscle damage by non-damaging downhill walking. *PLoS One*, *12*(3), e0173909. doi:10.1371/journal.pone.0173909
- Magal, M., Smith, R. T., Dyer, J. J., & Hoffman, J. R. (2009). Seasonal variation in physical performance-related variables in male NCAA Division III soccer players. *Journal of Strength and Conditioning*, *23*(9), 2555-2559. doi:10.1519/JSC.0b013e3181b3ddbfb
- Malm, C., Sjodin, T. L., Sjoberg, B., Lenkei, R., Renstrom, P., Lundberg, I. E., & Ekblom, B. (2004). Leukocytes, cytokines, growth factors and hormones in human skeletal muscle and blood after uphill or downhill running. *The Journal of Physiology*, *556*(Pt 3), 983-1000. doi:10.1113/jphysiol.2003.056598
- Margaria, R., Aghemo, P., & Pinera Limas, F. (1975). A simple relation between performance in running and maximal aerobic power. *Journal of Applied Physiology*, *38*(2), 351-352. doi:10.1152/jappl.1975.38.2.351
- Margaria, R., Cerretelli, P., Aghemo, P., & Sassi, G. (1963). Energy cost of running. *Journal of Applied Physiology*, *18*, 367-370. doi:10.1152/jappl.1963.18.2.367
- Martin, V., Dousset, E., Laurin, J., Gondin, J., Gautier, M., & Decherchi, P. (2009). Group III and IV muscle afferent discharge patterns after repeated lengthening and shortening actions. *Muscle Nerve*, *40*(5), 827-837. doi:10.1002/mus.21368
- Martin, V., Millet, G. Y., Martin, A., Deley, G., & Lattier, G. (2004). Assessment of low-frequency fatigue with two methods of electrical stimulation. *J Appl Physiol (1985)*, *97*(5), 1923-1929. doi:10.1152/japplphysiol.00376.2004
- Maruhashi, Y., Kitaoka, K., Yoshiki, Y., Nakamura, R., Okano, A., Nakamura, K., . . . Tomita, K. (2007). ROS scavenging activity and muscle damage prevention in eccentric exercise in rats. *Journal of Physiological Sciences*, *57*(4), 211-216. doi:10.2170/physiolsci.RP013006
- McLaughlin, J. E., Howley, E. T., Bassett, D. R., Jr., Thompson, D. L., & Fitzhugh, E. C. (2010). Test of the classic model for predicting endurance running performance. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *42*(5), 991-997. doi:10.1249/MSS.0b013e3181c0669d
- Mercier, J., Le Gallais, D., Durand, M., Goudal, C., Micallef, J. P., & Prefaut, C. (1994). Energy expenditure and cardiorespiratory responses at the transition between walking and running. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, *69*(6), 525-529.
- Meyer, T., Lucia, A., Earnest, C. P., & Kindermann, W. (2005). A conceptual framework for performance diagnosis and training prescription from submaximal gas exchange parameters--theory and application. *International Journal of Sports Medicine*, *26 Suppl 1*, S38-48. doi:10.1055/s-2004-830514
- Midgley, A. W., Bentley, D. J., Luttikholt, H., McNaughton, L. R., & Millet, G. P. (2008). Challenging a dogma of exercise physiology: does an incremental exercise test for valid VO₂ max determination really need to last between 8 and 12 minutes? *Sports Medicine*, *38*(6), 441-447. doi:10.2165/00007256-200838060-00001

- Midgley, A. W., McNaughton, L. R., Polman, R., & Marchant, D. (2007). Criteria for determination of maximal oxygen uptake: a brief critique and recommendations for future research. *Sports Medicine*, 37(12), 1019-1028. doi:10.2165/00007256-200737120-00002
- Miller, B. J., Pate, R. R., & Burgess, W. (1988). Foot impact force and intravascular hemolysis during distance running. *International Journal of Sports Medicine*, 9(1), 56-60. doi:10.1055/s-2007-1024979
- Millet, G. P. (2012). Economy is not sacrificed in ultramarathon runners. *J Appl Physiol* (1985), 113(4), 686; author reply 687. doi:10.1152/jappphysiol.00642.2012
- Millet, G. Y., Martin, V., Lattier, G., & Ballay, Y. (2003). Mechanisms contributing to knee extensor strength loss after prolonged running exercise. *J Appl Physiol* (1985), 94(1), 193-198. doi:10.1152/jappphysiol.00600.2002
- Minetti, A. E. (1995). Optimum gradient of mountain paths. *J Appl Physiol* (1985), 79(5), 1698-1703. doi:10.1152/jappl.1995.79.5.1698
- Minetti, A. E., Ardigo, L. P., & Saibene, F. (1994). Mechanical determinants of the minimum energy cost of gradient running in humans. *J Exp Biol*, 195, 211-225.
- Minetti, A. E., Moia, C., Roi, G. S., Susta, D., & Ferretti, G. (2002). Energy cost of walking and running at extreme uphill and downhill slopes. *Journal of Applied Physiology*, 93(3), 1039-1046. doi:10.1152/jappphysiol.01177.2001
- Mitchell, J. H., Sproule, B. J., & Chapman, C. B. (1958). The physiological meaning of the maximal oxygen intake test. *J Clin Invest*, 37(4), 538-547. doi:10.1172/JCI103636
- Mizrahi, J., Verbitsky, O., & Isakov, E. (2001). Fatigue-induced changes in decline running. *Clinical Biomechanics*, 16(3), 207-212.
- Moir, G., Shastri, P., & Connaboy, C. (2008). Intersession reliability of vertical jump height in women and men. *Journal of Strength and Conditioning*, 22(6), 1779-1784. doi:10.1519/JSC.0b013e318185f0df
- Montgomery, J. R., & Grabowski, A. M. (2018). The contributions of ankle, knee and hip joint work to individual leg work change during uphill and downhill walking over a range of speeds. *Royal Society Open Science*, 5(8), 180550. doi:10.1098/rsos.180550
- Mooses, M., Haile, D. W., Ojiambo, R., Sang, M., Mooses, K., Lane, A. R., & Hackney, A. C. (2018). Shorter Ground Contact Time and Better Running Economy: Evidence From Female Kenyan Runners. *Journal of Strength and Conditioning*. doi:10.1519/JSC.0000000000002669
- Morgan, D. W., & Martin, P. E. (1986). Effects of stride length alteration on racewalking economy. *Canadian journal of applied sport sciences*, 11(4), 211-217.
- Morgan, D. W., Martin, P. E., Krahenbuhl, G. S., & Baldini, F. D. (1991). Variability in running economy and mechanics among trained male runners. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 23(3), 378-383.
- Mortensen, S. P., Dawson, E. A., Yoshiga, C. C., Dalsgaard, M. K., Damsgaard, R., Secher, N. H., & Gonzalez-Alonso, J. (2005). Limitations to systemic and locomotor limb muscle oxygen delivery and uptake during maximal exercise in humans. *The Journal of Physiology*, 566(Pt 1), 273-285. doi:10.1113/jphysiol.2005.086025
- Nadel, E. R., Bergh, U., & Saltin, B. (1972). Body temperatures during negative work exercise. *Journal of Applied Physiology*, 33(5), 553-558. doi:10.1152/jappl.1972.33.5.553

- Nagle, F. J., Webb, P., & Wanta, D. M. (1990). Energy exchange in downhill and uphill walking: a calorimetric study. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 22(4), 540-544.
- Nathans, L. L., Oswald, F. L., & Nimon, K. (2012). Interpreting Multiple Linear Regression: A Guidebook of Variable Importance. *Practical Assessment, Research Evaluation*, 17(9), 1-19. doi:10.4159/harvard.9780674063297.c1
- Nicol, C., Avela, J., & Komi, P. V. (2006). The stretch-shortening cycle : a model to study naturally occurring neuromuscular fatigue. *Sports Medicine*, 36(11), 977-999.
- Nielsen, B., Nielsen, S. L., & Petersen, F. B. (1972). Thermoregulation during positive and negative work at different environmental temperatures. *Acta Physiol Scand*, 85(2), 249-257. doi:10.1111/j.1748-1716.1972.tb05258.x
- Nielsen, H. B. (2003). Arterial desaturation during exercise in man: implication for O₂ uptake and work capacity. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 13(6), 339-358.
- Nimon, K., Lewis, M., Kane, R., & Haynes, R. M. (2008). An R package to compute commonality coefficients in the multiple regression case: an introduction to the package and a practical example. *Behavior Research Methods*, 40(2), 457-466.
- Nishikawa, K. (2016). Eccentric contraction: unraveling mechanisms of force enhancement and energy conservation. *J Exp Biol*, 219(Pt 2), 189-196. doi:10.1242/jeb.124057
- Noakes, T. D. (1988). Implications of exercise testing for prediction of athletic performance: a contemporary perspective. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 20(4), 319-330.
- Noakes, T. D., Myburgh, K. H., & Schall, R. (1990). Peak treadmill running velocity during the VO₂ max test predicts running performance. *Journal of Sports Sciences*, 8(1), 35-45. doi:10.1080/02640419008732129
- Novacheck, T. F. (1998). The biomechanics of running. *Gait Posture*, 7(1), 77-95.
- Ortiz, A. L. R., Giovanelli, N., & Kram, R. (2017). The metabolic costs of walking and running up a 30-degree incline: implications for vertical kilometer foot races. *European Journal of Applied Physiology*, 117(9), 1869-1876. doi:10.1007/s00421-017-3677-y
- Paavolainen, L., Nummela, A., & Rusko, H. (2000). Muscle power factors and VO₂max as determinants of horizontal and uphill running performance. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 10(5), 286-291.
- Padulo, J., Annino, G., Migliaccio, G. M., D'Ottavio, S., & Tihanyi, J. (2012). Kinematics of running at different slopes and speeds. *Journal of Strength and Conditioning*, 26(5), 1331-1339. doi:10.1519/JSC.0b013e318231aafa
- Padulo, J., Annino, G., Smith, L., Migliaccio, G. M., Camino, R., Tihanyi, J., & D'Ottavio, S. (2012). Uphill running at iso-efficiency speed. *International Journal of Sports Medicine*, 33(10), 819-823. doi:10.1055/s-0032-1311588
- Padulo, J., Powell, D., Milia, R., & Ardigo, L. P. (2013). A paradigm of uphill running. *PLoS One*, 8(7), e69006. doi:10.1371/journal.pone.0069006
- Park, S. K., Jeon, H. M., Lam, W. K., Stefanyshyn, D., & Ryu, J. (2018). The effects of downhill slope on kinematics and kinetics of the lower extremity joints during running. *Gait Posture*, 68, 181-186. doi:10.1016/j.gaitpost.2018.11.007

- Perrey, S., Betik, A., Candau, R., Rouillon, J. D., & Hughson, R. L. (2001). Comparison of oxygen uptake kinetics during concentric and eccentric cycle exercise. *Journal of Applied Physiology*, *91*(5), 2135-2142.
- Pichon, A., Jonville, S., & Denjean, A. (2002). Evaluation of the interchangeability of VO₂MAX and oxygen uptake efficiency slope. *Can J Appl Physiol*, *27*(6), 589-601.
- Pierrynowski, M. R., Tudus, P. M., & Plyley, M. J. (1987). Effects of downhill or uphill training prior to a downhill run. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, *56*(6), 668-672.
- Pivarnik, J. M., & Sherman, N. W. (1990). Responses of aerobically fit men and women to uphill/downhill walking and slow jogging. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *22*(1), 127-130. doi:10.1249/00005768-199002000-00020
- Pokan, R., Schwabergger, G., Hofmann, P., Eber, B., Toplak, H., Gasser, R., . . . Klein, W. (1995). Effects of treadmill exercise protocol with constant and ascending grade on levelling-off O₂ uptake and VO₂ max. *International Journal of Sports Medicine*, *16*(4), 238-242. doi:10.1055/s-2007-972998
- Pokora, I., Kempa, K., Chrapusta, S. J., & Langfort, J. (2014). Effects of downhill and uphill exercises of equivalent submaximal intensities on selected blood cytokine levels and blood creatine kinase activity. *Biology of Sport*, *31*(3), 173-178. doi:10.5604/20831862.1111434
- Poole, D. C. (2019). Edward F. Adolph Distinguished Lecture. Contemporary Model of Muscle Microcirculation: Gateway to Function and Dysfunction. *J Appl Physiol* (1985). doi:10.1152/jappphysiol.00013.2019
- Poole, D. C., Gladden, L. B., Kurdak, S., & Hogan, M. C. (1994). L-(+)-lactate infusion into working dog gastrocnemius: no evidence lactate per se mediates VO₂ slow component. *J Appl Physiol* (1985), *76*(2), 787-792. doi:10.1152/jappl.1994.76.2.787
- Poole, D. C., & Jones, A. M. (2012). Oxygen uptake kinetics. *Comprehensive Physiology*, *2*(2), 933-996. doi:10.1002/cphy.c100072
- Pringle, J. S., Carter, H., Doust, J. H., & Jones, A. M. (2002). Oxygen uptake kinetics during horizontal and uphill treadmill running in humans. *European Journal of Applied Physiology*, *88*(1-2), 163-169. doi:10.1007/s00421-002-0687-0
- Pyne, D. B., Baker, M. S., Telford, R. D., & Weidemann, M. J. (1997). A treadmill protocol to investigate independently the metabolic and mechanical stress of exercise. *Australian journal of science and medicine in sport*, *29*(3), 77-82.
- Raiteri, B. J. (2018). Aponeurosis behaviour during muscular contraction: A narrative review. *Eur J Sport Sci*, *18*(8), 1128-1138. doi:10.1080/17461391.2018.1472299
- Ramsbottom, R., Williams, C., Kerwin, D. G., & Nute, M. L. (1992). Physiological and metabolic responses of men and women to a 5-km treadmill time trial. *Journal of Sports Sciences*, *10*(2), 119-129. doi:10.1080/02640419208729914
- Reis, V. M., Guidetti, L., Duarte, J. A., Ascensao, A., Silva, A. J., Sampaio, J. E., . . . Baldari, C. (2007). Slow component of VO₂ during level and uphill treadmill running: relationship to aerobic fitness in endurance runners. *Journal of Sports Medicine and Physical Fitness*, *47*(2), 135-140.
- Renoux, J. C., Petit, B., Billat, V., & Koralsztein, J. P. (2000). Calculation of times to exhaustion at 100 and 120% maximal aerobic speed. *Ergonomics*, *43*(2), 160-166. doi:10.1080/001401300184530

- Rhea, M. R., Kenn, J. G., Peterson, M. D., Massey, D., Simao, R., Marin, P. J., . . . Krein, D. (2016). Joint-angle specific strength adaptations influence improvements in power in highly trained athletes. *Human Movement, 17*(1), 43-49. doi:10.1515/humo-2016-0006
- Richardson, R. S., Leigh, J. S., Wagner, P. D., & Noyszewski, E. A. (1999). Cellular PO₂ as a determinant of maximal mitochondrial O₂ consumption in trained human skeletal muscle. *J Appl Physiol (1985), 87*(1), 325-331. doi:10.1152/jappl.1999.87.1.325
- Robergs, R. A., Wagner, D. R., & Skemp, K. M. (1997). Oxygen consumption and energy expenditure of level versus downhill running. *Journal of Sports Medicine and Physical Fitness, 37*(3), 168-174.
- Roberts, T. J., & Azizi, E. (2011). Flexible mechanisms: the diverse roles of biological springs in vertebrate movement. *J Exp Biol, 214*(Pt 3), 353-361. doi:10.1242/jeb.038588
- Romijn, J. A., Coyle, E. F., Sidossis, L. S., Gastaldelli, A., Horowitz, J. F., Endert, E., & Wolfe, R. R. (1993). Regulation of endogenous fat and carbohydrate metabolism in relation to exercise intensity and duration. *Am J Physiol, 265*(3 Pt 1), E380-391. doi:10.1152/ajpendo.1993.265.3.E380
- Rossiter, H. B., Ward, S. A., Kowalchuk, J. M., Howe, F. A., Griffiths, J. R., & Whipp, B. J. (2002). Dynamic asymmetry of phosphocreatine concentration and O₂ uptake between the on- and off-transients of moderate- and high-intensity exercise in humans. *The Journal of Physiology, 541*(Pt 3), 991-1002. doi:10.1113/jphysiol.2001.012910
- Rowe, G. C., El-Khoury, R., Patten, I. S., Rustin, P., & Arany, Z. (2012). PGC-1 α is dispensable for exercise-induced mitochondrial biogenesis in skeletal muscle. *PLoS One, 7*(7), e41817. doi:10.1371/journal.pone.0041817
- Rowell, L. B., Sheriff, D. D., Wyss, C. R., & Scher, A. M. (1986). The nature of the exercise stimulus. *Acta Physiol Scand Suppl, 556*, 7-14.
- Rowlands, A. V., Eston, R. G., & Tilzey, C. (2001). Effect of stride length manipulation on symptoms of exercise-induced muscle damage and the repeated bout effect. *Journal of Sports Sciences, 19*(5), 333-340. doi:10.1080/02640410152006108
- Ruggiero, L., Dewhurst, S., & Bampouras, T. M. (2016). Validity and Reliability of Two Field-Based Leg Stiffness Devices: Implications for Practical Use. *J Appl Biomech, 32*(4), 415-419. doi:10.1123/jab.2015-0297
- Saltin, B., & Astrand, P. O. (1967). Maximal oxygen uptake in athletes. *Journal of Applied Physiology, 23*(3), 353-358. doi:10.1152/jappl.1967.23.3.353
- Saltin, B., & Calbet, J. A. (2006). Point: in health and in a normoxic environment, VO₂ max is limited primarily by cardiac output and locomotor muscle blood flow. *J Appl Physiol (1985), 100*(2), 744-745. doi:10.1152/japplphysiol.01395.2005
- Saltin, B., & Strange, S. (1992). Maximal oxygen uptake: "old" and "new" arguments for a cardiovascular limitation. *Medicine & Science in Sports & Exercise, 24*(1), 30-37.
- Saunders, P. U., Pyne, D. B., Telford, R. D., & Hawley, J. A. (2004). Factors affecting running economy in trained distance runners. *Sports Medicine, 34*(7), 465-485. doi:10.2165/00007256-200434070-00005
- Scheer, V., Janssen, T. I., Vieluf, S., & Heitkamp, H. C. (2018). Predicting Trail Running Performance With Laboratory Exercise Tests and Field Based Results. *International Journal of Sports Physiology and Performance, 1*-13. doi:10.1123/ijsspp.2018-0390

- Scheer, V., Ramme, K., Reinsberger, C., & Heitkamp, H. C. (2018). VO₂max Testing in Trail Runners: Is There a Specific Exercise Test Protocol? *International Journal of Sports Medicine*, *39*(6), 456-461. doi:10.1055/a-0577-4851
- Scheer, V., Vieluf, S., Cramer, L., Jakobsmeier, R., & Heitkamp, H. C. (2018). Changes in Running Economy During a 65-km Ultramarathon. *Frontiers in Physiology*, *9*, 1809. doi:10.3389/fphys.2018.01809
- Schlagowski, A. I., Isner-Horobeti, M. E., Dufour, S. P., Rasseneur, L., Enache, I., Lonsdorfer-Wolf, E., . . . Favret, F. (2016). Mitochondrial function following downhill and/or uphill exercise training in rats. *Muscle Nerve*, *54*(5), 925-935. doi:10.1002/mus.25144
- Sharwood, K. A., Lambert, M. I., St Clair Gibson, A., & Noakes, T. D. (2002). Changes in oxygen consumption during and after a downhill run in masters long-distance runners. *Clin J Sport Med*, *12*(5), 308-312.
- Sheehan, R. C., & Gottschall, J. S. (2013). Preferred step frequency during downhill running may be determined by muscle activity. *J Electromyogr Kinesiol*, *23*(4), 826-830. doi:10.1016/j.jelekin.2013.03.013
- Shephard, R. J. (1984). Tests of maximum oxygen intake. A critical review. *Sports Medicine*, *1*(2), 99-124.
- Silva, W. A., de Lira, C. A. B., Vancini, R. L., & Andrade, M. S. (2018). Hip muscular strength balance is associated with running economy in recreationally-trained endurance runners. *PeerJ*, *6*, e5219. doi:10.7717/peerj.5219
- Sloniger, M. A., Cureton, K. J., Prior, B. M., & Evans, E. M. (1997a). Anaerobic capacity and muscle activation during horizontal and uphill running. *J Appl Physiol* (1985), *83*(1), 262-269. doi:10.1152/jappl.1997.83.1.262
- Sloniger, M. A., Cureton, K. J., Prior, B. M., & Evans, E. M. (1997b). Lower extremity muscle activation during horizontal and uphill running. *J Appl Physiol* (1985), *83*(6), 2073-2079. doi:10.1152/jappl.1997.83.6.2073
- Snyder, K. L., & Farley, C. T. (2011). Energetically optimal stride frequency in running: the effects of incline and decline. *J Exp Biol*, *214*(Pt 12), 2089-2095. doi:10.1242/jeb.053157
- Snyder, K. L., Kram, R., & Gottschall, J. S. (2012). The role of elastic energy storage and recovery in downhill and uphill running. *J Exp Biol*, *215*(Pt 13), 2283-2287. doi:10.1242/jeb.066332
- Sperlich, P. F., Holmberg, H. C., Reed, J. L., Zinner, C., Mester, J., & Sperlich, B. (2015). Individual versus Standardized Running Protocols in the Determination of VO₂max. *J Sports Sci Med*, *14*(2), 386-393.
- Staab, J. S., Agnew, J. W., & Siconolfi, S. F. (1992). Metabolic and performance responses to uphill and downhill running in distance runners. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *24*(1), 124-127.
- Storen, O., Helgerud, J., & Hoff, J. (2011). Running stride peak forces inversely determine running economy in elite runners. *Journal of Strength and Conditioning*, *25*(1), 117-123. doi:10.1519/JSC.0b013e3181b62c8a
- Sutton, J. R., Reeves, J. T., Wagner, P. D., Groves, B. M., Cymerman, A., Malconian, M. K., . . . Houston, C. S. (1988). Operation Everest II: oxygen transport during exercise at extreme simulated altitude. *J Appl Physiol* (1985), *64*(4), 1309-1321. doi:10.1152/jappl.1988.64.4.1309
- Swanson, S. C., & Caldwell, G. E. (2000). An integrated biomechanical analysis of high speed incline and level treadmill running. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *32*(6), 1146-1155.

- Takano, N. (1995). Phase relation and breathing pattern during locomotor/respiratory coupling in uphill and downhill running. *The Japanese Journal of Physiology*, *45*(1), 47-58.
- Taylor, H. L., Buskirk, E., & Henschel, A. (1955). Maximal oxygen intake as an objective measure of cardio-respiratory performance. *Journal of Applied Physiology*, *8*(1), 73-80. doi:10.1152/jap.1955.8.1.73
- Telhan, G., Franz, J. R., Dicharry, J., Wilder, R. P., Riley, P. O., & Kerrigan, D. C. (2010). Lower limb joint kinetics during moderately sloped running. *J Athl Train*, *45*(1), 16-21. doi:10.4085/1062-6050-45.1.16
- Tiller, N. B. (2019). Pulmonary and Respiratory Muscle Function in Response to Marathon and Ultra-Marathon Running: A Review. *Sports Medicine*, *49*(7), 1031-1041. doi:10.1007/s40279-019-01105-w
- Tous-Fajardo, J., Gonzalo-Skok, O., Arjol-Serrano, J. L., & Tesch, P. (2016). Enhancing Change-of-Direction Speed in Soccer Players by Functional Inertial Eccentric Overload and Vibration Training. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, *11*(1), 66-73. doi:10.1123/ijsp.2015-0010
- Townshend, A. D., Worringham, C. J., & Stewart, I. B. (2010). Spontaneous pacing during overground hill running. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *42*(1), 160-169. doi:10.1249/MSS.0b013e3181af21e2
- Toyomura, J., Mori, H., Tayashiki, K., Yamamoto, M., Kanehisa, H., & Maeo, S. (2018). Efficacy of downhill running training for improving muscular and aerobic performances. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, *43*(4), 403-410. doi:10.1139/apnm-2017-0538
- Tsukada, S., Masaoka, Y., Yoshikawa, A., Okamoto, K., Homma, I., & Izumizaki, M. (2017). Coupling of dyspnea perception and occurrence of tachypnea during exercise. *The Journal of Physiological Sciences*, *67*(1), 173-180. doi:10.1007/s12576-016-0452-5
- van Loon, L. J., Koopman, R., Stegen, J. H., Wagenmakers, A. J., Keizer, H. A., & Saris, W. H. (2003). Intramyocellular lipids form an important substrate source during moderate intensity exercise in endurance-trained males in a fasted state. *The Journal of Physiology*, *553*(Pt 2), 611-625. doi:10.1113/jphysiol.2003.052431
- Vella, C. A., & Robergs, R. A. (2005). A review of the stroke volume response to upright exercise in healthy subjects. *British Journal of Sports Medicine*, *39*(4), 190-195. doi:10.1136/bjism.2004.013037
- Vernillo, G., Brighenti, A., Limonta, E., Trabucchi, P., Malatesta, D., Millet, G. P., & Schena, F. (2017). Effects of Ultratrail Running on Skeletal-Muscle Oxygenation Dynamics. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, *12*(4), 496-504. doi:10.1123/ijsp.2015-0745
- Vernillo, G., Giandolini, M., Edwards, W. B., Morin, J. B., Samozino, P., Horvais, N., & Millet, G. Y. (2016). Biomechanics and Physiology of Uphill and Downhill Running. *Sports Medicine*. doi:10.1007/s40279-016-0605-y
- Vernillo, G., Giandolini, M., Edwards, W. B., Morin, J. B., Samozino, P., Horvais, N., & Millet, G. Y. (2017). Biomechanics and Physiology of Uphill and Downhill Running. *Sports Medicine*, *47*(4), 615-629. doi:10.1007/s40279-016-0605-y
- Vincent, H. K., Massengill, C., Harris, A., Chen, C., Wasser, J. G., Bruner, M., & Vincent, K. R. (2019). Cadence impact on cardiopulmonary, metabolic and biomechanical loading during downhill running. *Gait Posture*, *71*, 186-191. doi:10.1016/j.gaitpost.2019.04.022

- Wagner, P. D. (2006). Counterpoint: in health and in normoxic environment VO₂max is limited primarily by cardiac output and locomotor muscle blood flow. *J Appl Physiol* (1985), 100(2), 745-747; discussion 747-748. doi:10.1152/jappphysiol.01395a.2005
- Waldrop, T. G., Eldridge, F. L., Iwamoto, G. A., & Mitchell, J. H. (1996). Central neural control of respiration and circulation during exercise. In A. P. Soc (Ed.), *Handbook of Physiology. Exercise: Regulation and Integration of Multiple Systems* (pp. 333-380). Bethesda.
- Wall-Scheffler, C. M., Chumanov, E., Steudel-Numbers, K., & Heiderscheit, B. (2010). Electromyography activity across gait and incline: The impact of muscular activity on human morphology. *Am J Phys Anthropol*, 143(4), 601-611. doi:10.1002/ajpa.21356
- Wanta, D. M., Nagle, F. J., & Webb, P. (1993). Metabolic response to graded downhill walking. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 25(1), 159-162.
- Wasserman, D. H., & Whipp, B. J. (1983). Coupling of ventilation to pulmonary gas exchange during nonsteady-state work in men. *Journal of applied physiology: respiratory, environmental and exercise physiology*, 54(2), 587-593.
- Wasserman, K., Hansen, J. E., Sue, D. Y., Casaburi, R., & Whipp, B. J. (1999). *Principles of exercise testing and interpretation*.
- Wasserman, K., Van Kessel, A. L., & Burton, G. G. (1967). Interaction of physiological mechanisms during exercise. *Journal of Applied Physiology*, 22(1), 71-85. doi:10.1152/jappl.1967.22.1.71
- Watt, M. J., Heigenhauser, G. J., Dyck, D. J., & Spriet, L. L. (2002). Intramuscular triacylglycerol, glycogen and acetyl group metabolism during 4 h of moderate exercise in man. *The Journal of Physiology*, 541(Pt 3), 969-978.
- Westblad, P., Svedenhag, J., & Rolf, C. (1996). The validity of isokinetic knee extensor endurance measurements with reference to treadmill running capacities. *International Journal of Sports Medicine*, 17(2), 134-139. doi:10.1055/s-2007-972821
- Westerlind, K. C., Byrnes, W. C., Harris, C., & Wilcox, A. R. (1994). Alterations in oxygen consumption during and between bouts of level and downhill running. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 26(9), 1144-1152. doi:10.1249/00005768-199205001-00343
- Westerlind, K. C., Byrnes, W. C., & Mazzeo, R. S. (1992). A comparison of the oxygen drift in downhill vs. level running. *J Appl Physiol* (1985), 72(2), 796-800.
- Whipp, B. J. (1987). Dynamics of pulmonary gas exchange. *Circulation*, 76(6 Pt 2), VI18-28.
- Whipp, B. J., Davis, J. A., Torres, F., & Wasserman, K. (1981). A test to determine parameters of aerobic function during exercise. *J Appl Physiol Respir Environ Exerc Physiol*, 50(1), 217-221. doi:10.1152/jappl.1981.50.1.217
- Whipp, B. J., Higgenbotham, M. B., & Cobb, F. C. (1996). Estimating exercise stroke volume from asymptotic oxygen pulse in humans. *Journal of Applied Physiology*, 81(6), 2674-2679.
- Whipp, B. J., Ward, S. A., & Rossiter, H. B. (2005). Pulmonary O₂ uptake during exercise: Conflating muscular and cardiovascular responses. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 37(9), 1574-1585. doi:10.1249/01.mss.0000177476.63356.22
- Wiecek, M., Maciejczyk, M., Szymura, J., & Szygula, Z. (2017). Sex differences in oxidative stress after eccentric and concentric exercise. *Redox Report*, 22(6), 478-485. doi:10.1080/13510002.2017.1304195

- Williams, C., & Nute, M. L. (1983). Some physiological demands of a half-marathon race on recreational runners. *British Journal of Sports Medicine*, *17*(3), 152-161. doi:10.1136/bjism.17.3.152
- Williams, C. J., Williams, M. G., Eynon, N., Ashton, K. J., Little, J. P., Wisloff, U., & Coombes, J. S. (2017). Genes to predict VO₂max trainability: a systematic review. *BMC Genomics*, *18*(Suppl 8), 831. doi:10.1186/s12864-017-4192-6
- Willis, S. J., Gellaerts, J., Mariani, B., Basset, P., Borrani, F., & Millet, G. P. (2019). Level Versus Uphill Economy and Mechanical Responses in Elite Ultra-Trail Runners. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 1-15. doi:10.1123/ijsp.2018-0365
- Yokozawa, T., Fujii, N., & Ae, M. (2007). Muscle activities of the lower limb during level and uphill running. *Journal of Biomechanics*, *40*(15), 3467-3475. doi:10.1016/j.jbiomech.2007.05.028
- Yu, J. G., Carlsson, L., & Thornell, L. E. (2004). Evidence for myofibril remodeling as opposed to myofibril damage in human muscles with DOMS: an ultrastructural and immunoelectron microscopic study. *Histochem Cell Biol*, *121*(3), 219-227. doi:10.1007/s00418-004-0625-9
- Zhou, B., Conlee, R. K., Jensen, R., Fellingham, G. W., George, J. D., & Fisher, A. G. (2001). Stroke volume does not plateau during graded exercise in elite male distance runners. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *33*(11), 1849-1854.
- Zoll, J., Sanchez, H., N'Guessan, B., Ribera, F., Lampert, E., Bigard, X., . . . Mettauer, B. (2002). Physical activity changes the regulation of mitochondrial respiration in human skeletal muscle. *The Journal of Physiology*, *543*(Pt 1), 191-200. doi:10.1113/jphysiol.2002.019661

ANNEXES

Synthèse des protocoles publiés relatifs à course sur plan incliné

1. Protocoles aigus sous-maximaux en laboratoire sur tapis roulant

Auteurs (N, sexe, $\dot{V}O_{2max}$)	Pente (%)	$\dot{V}O_2$ (ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	FC (bpm)	$\dot{V}E$ (l·min ⁻¹)	Durée (min)	Vitesse (km·h ⁻¹)	% $\dot{V}O_{2max}$ à plat	Spatio - tempo	EMG	Biomec -&+ work +autres
Abe et al. (8 ♂, 58-73) (Abe et al., 2011)	-5 0 +5	34,6 42,5 51,5 <i>DRUR</i> 67%	-	-	5 5 5	11,9	~81	-	VL	-
Breiner et al. (19 ♂, 68,2) (Breiner et al., 2018)	-5 0 +7,5	47,0 46,8 48,0	-	68,1 64,6 64,8	5 5 5	17,5 14,3 10,0	~70	-	-	-
Buczek et Cavanagh (7 ♂, -) (Buczek & Cavanagh, 1990)	-8,3	-	-	-	16,8m PFF	16,0	-	-	-	Cheville Genou
Davies et Barnes (7 ♂, 42) (Davies & Barnes, 1972)	-35 à +12	Graph	Graph	Graph	1 1	6,4 marche	-	-	-	Temp+ [La ⁻] Qc
Davies et al. (1 ♂, -) (Davies et al., 1974)	-45 à +5	Graph	Graph	Graph	-	6,0 à 18,0	-	-	-	-
Dean et Ross (10 femmes et 3 ♂, -) (Dean & Ross, 1989)	-14 +14	Graph	Graph	Graph	1 1	5,6 5,6 marche	-	-	-	-
Devita et al. (13 ♂, -) (Devita et al., 2008)	-17,4 +17,4	-	-	-	-	12,1 12,1	-	SL	-	Cheville Genou Hanche PFF
Dick et Cavanagh (10 ♂, 65) (Dick & Cavanagh, 1989)	0 -10	43,7 28,4 à	-	63,4 46,2	40 40	13,8 13,8	66 44	SL	Quadri	-

Cavanagh, 1987)		31,2 (sc)								
Garcia-Pinillos et al. (22 ♂, -) (Garcia-Pinillos et al., 2018)	0 3 5 7 9 11	- - - - - -	- - - - - -	- - - - - -	1 1 1 1 1 1	12,0 12,0 12,0 12,0 12,0 12,0	- - - - - -	CT FT SF SL SA	- - - - - -	- - - - - -
Gimenez et al. (11 ♂, -) (Gimenez et al., 2014)	-8 +8	16,2 37,2 (net) <i>DR/UR</i> 44%	- -	- -	4 4	9	- -	SF	GL BF VL SOL TA	Cheville Genou Hanche
Giovanelli et al. (5 ♀ et 10 ♂) Course puis marche (Giovanelli et al., 2016)	+16 +28 +37 +47 +58 +70 +81	Cr Cw	- - - - - - -	- - - - - - -	5 5 5 5 5 5 5	7,7 4,6 3,6 3,0 2,5 2,2 2,0	- - - - - - -	SF SL	- - - - - - -	- - - - - - -
Gottschall et Kram (5 ♀ et 5 ♂, -) (Gottschall & Kram, 2005)	-15 -10 -5 0 5 10 15	- - - - - - -	- - - - - - -	- - - - - - -	1 1 1 1 1 1 1	10,8 10,8 10,8 10,8 10,8 10,8 10,8	- - - - - - -	CT FT SF SL DF	- - - - - - -	Force parallèle et perp
Itoh et al. (8 ♂, -) (Itoh et al., 1996)	-5 +9	- -	187 191	- -	~1 ~1	Max Max	- -	- -	- -	[La] [ammoniaque]
Johnson et al. (4 ♀ et 4 ♂, -) (Johnson et al., 2002)	-25 -15 -5 0	12,4 8,8 8,6 10,7	- - - -	- - - -	12-40	4	- - - -	- - - -	- - - -	°C

Cw marche	+5 +15 +25 ±15%	15,1 20,6 24,7 <i>DR/UR</i> 43%								
Klein et al. (2 ♀ et 4 ♂, 64) (Klein et al., 1997)	0 +5%	45,0 55	? 172	? 	10 10	12,8 12,8	↔SV ↔SV ↔72	- 	- 	-
Kolkhorst et al. (10 ♂, 50) [La ⁻]=2 et 4 mmol.l ⁻¹ +1,5 /2min (R=2 min) (Kolkhorst et al., 1996)	-5 0 +5 -5 0 +5	~39 ~40 ~40 ~34 ~35 ~35	~180 ~179 ~178 ~171 ~162 ~161	~66 ~70 ~69 ~56 ~51 ~49	2 2 2 2 2 2	9,6 12,0 13,8 8,0 6,5 5,0	Valeurs à [La ⁻] =4 mmol.l ⁻¹ Valeurs à [La ⁻] =2 mmol.l ⁻¹	- 	- 	-
Lemire et al. (8 ♂, 68) (Lemire et al., 2018)	-15 +15	20,2 61,4 <i>DR/UR</i> 36%	118 172 <i>DR/UR</i> 69%	40 134 <i>DR/UR</i> 30%	15 15	8,5 8,5	36 87	- 	- 	[La ⁻]
Lussiana et al. (14 ♂, -) Mini vs standard shoes (Lussiana et al., 2013)	-8 -5 -2 0 +2 +5 +8	Cr	135 141 145 152 157 169 177	-	5 5 5 5 5 5	9,7 9,7 9,7 9,7 9,7 9,7	-	CT FT SF	-	Cheville Genou
Maciejczyk et al. (10 ♂, 59,1) (Maciejczyk et al., 2013)	-8 0 +8	22 30 42 <i>DR/UR</i> 53%	129 138 165 <i>DR/UR</i> 78%	46 57 83 <i>DR/UR</i> 56%	15 30 15	? 	38 50 72	- 	- 	[La ⁻]

Malm et al. (19 ♂, 52,8) après 45 min DR (Malm et al., 2004)	-15 -7,5 +7,5	32,2 23,9 45,2	168 132 184	-	45	12,8 8,5 9,1	57 48 81	-	-	Biopsie Leucocytes Cytokines Hormones de croiss
Margaria et al. (2 ♂) (Margaria et al., 1963)	-20 à +15	Cr	-	-	10 à 15	9,0 à 22,0	-	-	-	-
Miller et al. (14 ♂, 66,1) Hémolyse liée à la foulée	-6 +6	-	-	-	5 5 ↔10000 foulées	12,9 12,9	-	-	-	Force d'impact PFHb↑, Hp↓, Hct, Hb
Minetti et al. (5 ♂, 57,5) (Minetti et al., 1994)	-15 -10 -5 0 +5 +10 +15 ±15%	Cr	-	-	?	8,0/8,9 /9,8/ 10,8/ 11,8 A toutes les pentes	Marche ou course à vitesses const	CT SF SL	-	-
Mizrahi et al. (14 ♂, -) (Mizrahi et al., 2001)	-7	-	-	-	30	12,7	-	-	Quadri	Cheville Genou Hanche (que flexion)
Montgomery et al. (12 ♂ et 8 ♀, -) (Montgomery & Grabowski, 2018)	-15 -10 -5 0 +5 +10 +15	-	-	-	-	3,6/4,5/ 5,4 A toutes les pentes	-	-	-	Cheville Genou Hanche

Nagle et al. (10 ♂, 61) (Nagle et al., 1990)	-10 -5 0 +5 +10	- Watt	-	-	-	5,4 5,4 5,4 5,4 5,4	-	-	-	Global work vert et marche °C
Ortiz et al. (4 ♀ et 7 ♂, -) km vertical (Ortiz et al., 2017)	+58	Cw Cr	-	-	5 5 ...	1,1 Incrém +0,4 ... 3,6	-	-	-	-
Padulo et al. (18 sujets, -) (Padulo, Powell, Milia, & Ardigo, 2013)	0 0 0 +2 +2 +2 +7 +7 +7	-	-	-	5 5 5 5 5 5 5 5	14,0 15,0 18,0 14,0 15,0 18,0 14,0 15,0 18,0	-	CT FT SF SL	Gmax RF BF VM TA MG	-
Padulo et al. (14 sujets, -) (Padulo, Annino, Migliaccio, et al., 2012)	-8 -5 -2 0 +2 +5 +8	-	-	-	5 5 5 5 5 5	10,0 10,0 10,0 10,0 10,0 10,0 10,0	-	-	-	Cheville Genou (que flexion)
Padulo et al. (65 sujets, -) (Padulo, Annino, Smith, et al., 2012)	0 +2 +7	-	-	-	5 5 5	15,8 14,3 11,5	70 70 70	CT FT SF SL	-	-
Park et al. (15 ♂, -) (Park et al., 2018)	0 +10 +15	-	-	-	?	11,5 11,5 11,5	-	CT FT SF SL	-	GRF Cheville Genou Hanche

Pivarnik et al. (12 ♀, 53,4 ; et 12 ♂, 61,4) Hom vs fem RPE VO ₂ , FC : lecture graph (Pivarnik & Sherman, 1990)	-10	8	85	-	5	4,8	-	-	-	-
	-5	8	85		5	4,8				
	0	12	90		5	4,8				
	+5	15	100		5	4,8				
	+10	22	117		5	4,8				
	-10	24	130		5	9,6				
	-5	26	140		5	9,6				
	0	34	150		5	9,6				
	+5	41	163		5	9,6				
	+10	50	177			9,6				
±10%	<i>DR/UR</i>	<i>DR/UR</i>								
9,6kmh	48%	73%								
Pokan et al. (10 ♂, -) (Pokan et al., 1995)	+5	22,2	120	42	3	6	-	-	-	[La ⁻]
	+5	29,1	143	54	3	8				
	+5	35,4	160	70	3	10				
	+5	39,9	172	79	3	12				
	+5	43,4	185	97	3	14				
	+5	48,6	191	109	3	16				
	+5	18,0	105	32	3	5				
	+10	24,8	119	42	3	5				
	+15	33,7	139	59	3	5				
	+20	43,8	161	79	3	5				
	+25	50,8	175	102		5				
	+30	60,7	184	135		5				
	+35	68,1	189	151		5				
	+40	75,9	191	166						
Pokora et al. (20 ♂, ~52) (Pokora et al., 2014)	-10	~31,4	156	-	60	15,8	60	-	-	CK, IL- 6, IL-1β, TNFα
	+10	~31,4	151		60	6,4	60			
Pringle et al. (2 ♀ et 7 ♂, ~53) moderate80%SV intense50%Δ (Pringle et al., 2002)	0	31,5	133	-	6	9,8	80%SV	SF	-	[La ⁻]
	+10	32,6	129		6	5,8	80%SV			
	0	49,7	174		6	15	50%Δ (SV/max)			
	+10	50,3	175		6	10,3	50%Δ (SV/max)			

Reis et al. (14 ♂, ~69,3) SC (Reis et al., 2007)	0	38,7	-	-	6	10,5-12,0	<SV	-	-	[La ⁻]
	0	43,4			6		<SV			
	0	47,7			6	Incrém	<SV			
	0	53,7			6	+1,3-1,7	<SV			
	0	58,8			6		>SV			
	0	65,3			6	8,0-9,0	>SV			
	+10,5	43,7			6	Incrém	<SV			
	+10,5	48,9			6	+1,0-1,2	<SV			
	+10,5	52,7			6		<SV			
	+10,5	58,0			6	r=	>SV			
	+10,5	62,2			6	perso	>SV			
+10,5	64,7			6		>SV				
Sharwood et al. (17 ♂, 51,2) (Sharwood et al., 2002)	0	~42	~145	-	10	11,4	70% vVO2max	SF SL	-	-
	-10	~30	~131		20					
	0	~44	~156		10					
					Enchaîné =40'					
Snyder et al. (6 ♀ et 9 ♂, -) (Snyder et al., 2012)	-15	-	-	-	-	10,8	-	-	-	Centre de gravité
	-10					10,8				Energie élastiq
	-5					10,8				E potent
	0					10,8				F de réaction au sol
	+5					10,8				
	+10					10,8				
	+15					10,8				
Snyder et Farley (9 ♂, -) (Snyder & Farley, 2011)	-5	-	-	-	7	10,1	-	SF	-	Cr RE
	0				7	10,1				E élastiq
	+5				7	10,1				
Staab et al. (11 ♂, 68,1)	(0,0,0,0,0)	56,6	183	-	30	16,8	Moy	-	-	[La ⁻]
	(0,+5,0,-5,0)	54,4	185		(6x5')		81,9%			RPE
3 groupes diff (Staab et al., 1992)	(0,-5,0)				30	16,3				
	(0,-5)	56,2	185		(6x5')					
					30	16,4				

	,0,+5, 0)				(6x5')					
Swanson et Caldwell (12 ♂, -) (Swanson & Caldwell, 2000)	0 +30	-	-	-	?	16,2 16,2	-	SF	Gmax RF MH BF VL TA MG SOL	Cheville (que flexion)
Telhan et al. (19 ♂, -) (Telhan et al., 2010)	-7 0 +7	-	-	-	-	11,0 11,0 11,0	-	SF SL	-	Cheville Genou Hanche
Wall-Scheffler et al. (17 ♀ et 17 ♂, -) (Wall-Scheffler, Chumanov, Steudel-Numbers, & Heiderscheit, 2010)	0 +10 +15 +20	-	-	-	-	4,3 5,4 6,5 9,7 13 random	-	-	GMed Gmax HA RF MH BF VL MG	-
Wanta et al. (10 ♂, 64,1) Net $\dot{V}O_2$ (Wanta et al., 1993)	-18 -15 -12 -9 -6 -3 0 -18 -15 -12 -9 -6 -3 0	~8,0 ~6,5 ~7 ~6,5 ~7,5 ~8,5 ~10,5 ~9,6 ~8,7 ~8 ~8,7 ~9 ~10,8 ~13,3	~103 ~98 ~95 ~94 ~96 ~97 ~102 ~107 ~104 ~102 ~101 ~98 ~104 ~110	-	14x6' random	5,4 5,4 5,4 5,4 5,4 5,4 5,4 6,3 6,3 6,3 6,3 6,3 6,3 6,3	Marche	SF	-	-
Westerlind et al. (3 ♀, 43,6 et 3 ♂, 56,9) (Westerlind et al., 1994)	0 -10 -10	~27,5 ~28,5 ~26,5	~146 ~158 ~155	-	45 45 45	~8,4 ~10,8 ~10,8	50 50 50	SF SL	-	CK [La] °C rectale et musc

		(val fin)								RPE
Wieçek et al. (10 ♀, 44,7 et 10 ♂, 59,2) (Wiecek et al., 2017)	-8,2 0 +8,2 random	-	-	-	45 (DR 30-45) 45 45 (UR 30-45)	6,9♂ 5,3♀ run	39,7♂ 37,9♀ 53,9♂ 50,3♀ 76,0♂ 72,4♀	-	-	ox-LDL 3-NTR UA [La] WBC NEUT LYMPH MONO
Willis et al. (5 ♀, - et 6 ♂, -) (Willis et al., 2019)	0 +12	48,9 60,0	143 159	-	5 5 r=6'	13,0♀ 15,0♂ 9,0♀ 10,0♂	-	CT FT SF raideur	-	RPE
Yokozawa et al. (6 ♂, -) (Yokozawa, Fujii, & Ae, 2007)	0 +9,1 1 PFF dans sol en bois de 12-m	-	-	-	-	11,9 15,1 18,0 Cellules 5m avant et 10m après	-	-	ILP GMax HA RF BF VM TA MG SOL	-

Annexe 1 : synthèse des études portant sur les réponses cardiorespiratoires et/ou biomécaniques à intensité sous-maximales en course en montée et/ou descente sur tapis roulant

2. Protocoles incrémentaux maximaux en laboratoire sur tapis roulant

Auteurs (N, sexe, $\dot{V}O_{2max}$)	Pente (%)	Incrément (km·h ⁻¹)	$\dot{V}O_{2max}$	FC max (bpm)	$\dot{V}E_{max}$ (l·min ⁻¹)	[La] post	Vitesse max (km·h ⁻¹)	Durée (s)	RPE	Spatio-tempo	Autres
Balducci et al. (10 ♂) (Balducci et al., 2016)	0 12,5 25	+1/2min +0,5/2min +0,3/2min	63,3 64,0 63,7	182 182 182	152,2 159,0 159,0	13,1 12,3 12,7	18,8 10,5 6,85	920 960 908	8,6 8,25 8,6	SF SL	

Gibson et al. (12 ♂ et 2 ♀) (Gibson et al., 1979)	>0 incr é	Protocole de Bruce	38 à 73	163 à 220	-	-	8,0 à 18% (N=6)	900 max	-	-	EMG (N=5)
Kasch et al. (12 ♂) (Kasch et al., 1976)	0 +8,3	+2%/2min	60,2 60,3	189 190	143 145	-	~85% de Vmax sur ~14 min	624 624	-	-	-
Liefeldt et al. (9 ♂) (Liefeldt et al., 1992)	-5 0	+0,5/30s +0,5/30s 1 ^{er} à 12	57,8 67,8	-	104 125	4,1 7,4	24,6 23,0	Entrée 600 et 900	-	SF SL	-
Paavolainen et al. (23 ♂) (Paavolainen et al., 2000)	0 +12	+1/30s +1/30s 1 ^{ers} paliers + longs	61,4 65,1	-	130 137	11,0 11,8	21,9 14,5	1290 1206	-	-	-
Pringle et al. (2 ♀ et 7 ♂) (Pringle et al., 2002)	0 +10	+0,1/6s +0,1/6s LR:1 ^{er} à 6 UR:1 ^{er} à 4	52,6 54,1 p<0,05	- -	- -	- -	18,7 14	822 660	-	-	-
Scheer et al. (13 ♂) 3 tests (Scheer, Ramme, et al., 2018)	Step Ramp Trail	+2/3min 1 ^{er} 8km/h +1/1min 1 ^{er} 10km/h +0,5/1min &+1%/min 1 ^{er} 10km/h	60,1 59,7 62,5	182 182 181	161 156 161	8,8 8,4 9,6	19,4 19,9 14,5	1378 605 557	18,7 18,7 18	-	-
Sloniger et al. (12 ♀) (Sloniger)	0 +10	7,9 à 17,1 5,3 à 9,8	47,2	-	-	-	-	-	-	-	IRM pré et post

et al., 1997a)		6x6' LR 6x6' UR	49, 6 p< 0,0 5									Cr 6' 115% $\dot{V}O_{2max}$ x
-------------------	--	--------------------	----------------------------	--	--	--	--	--	--	--	--	---

Annexe 2 : synthèse des études portant sur les réponses cardiorespiratoires maximales en course en montée et/ou descente sur tapis roulant

3. Protocoles in situ

Auteurs (N, sexe, $\dot{V}O_{2max}$)	Pente (%)	UR $\dot{V}O_2$	DR $\dot{V}O_2$	UR FC (bpm)	DR FC	Dist. (km)	Vitesse ($km \cdot h^{-1}$)	Vitesse verticale ($m \cdot s^{-1}$)	Spatio- tempo	Tests	Bioméc -&+ work
Ahamed et al. (10 ♀, -) à 1000m d'altitude (Ahamed et al., 2019)	-3,5 à - 12,3 0 -0,35 à +0,35 +3,5 à +12,3	-	-	-	-	14, 5	~8,6 ~8,3 ~8	-	CT SF	-	Hanche
Björklund et al. (13 ♂ et 4 ♀, 68,1 et 55,1) (Björklund et al., 2019)	+486 m cumulé	-	-	-	-	3 3	-	F : 0,31 H : 0,42	CT SF	$\dot{V}O_{2max}$ (+1%/min) RE 14 et 16 à 0%	Force du pied
Born et al. (~idem Björklund) (Born et al., 2016)	-13,8 à 10,2	57 55	47 43	176 178	171 171	3,5 3,5	-	-	-	$\dot{V}O_{2max}$ (+1%/min) NIRS VL Saturation	-
Townsend et al. (8 ♂,	LR 54	61	48	186	176	3x 3,2	13,8 10,6	3 tours	SF SL	$\dot{V}O_{2max}$	-

69,8) (Townsend et al., 2010)	UR DR 1,5 à 11,7					don t 0,8 UR 0,8 DR	15,7	Moy des UR et des DR			
----------------------------------	---------------------------	--	--	--	--	------------------------------------	------	----------------------------------	--	--	--

Annexe 3 : synthèse des études portant sur les réponses cardiorespiratoires et/ou biomécaniques de courses en montée et ou descente in situ

A cette revue de protocoles expérimentaux publiés s'ajouteraient les protocoles suivants :

- Courses de trail précédées et/ou suivies de tests sur le terrain ou en laboratoire ;
- Course en descente pour évaluer exclusivement les DOMS ou la fatigue ;
- Les protocoles d'entraînement sur tapis roulant incliné ;
- Les protocoles de cas isolés avec des patients atteints de bronchopneumopathie chronique obstructive ;
- Marche ou course avec des charges additionnelles (e.g., étude militaire) ;
- Etudes conduites chez l'animal.

ETUDE DES REPONSES CARDIORESPIRATOIRES ET DES FACTEURS DE LA PERFORMANCE EN COURSE EN MONTEE VS DESCENTE

Résumé

Il est bien établi chez les physiologistes, que si l'exercice de course en montée sollicite préférentiellement des contractions musculaires concentriques, l'exercice de course en descente requiert des actions musculaires frénatrices, majoritairement excentriques. L'exercice de course en descente à intensité sous-maximale génère un stimulus mécanique plus important pour un niveau de sollicitation métabolique moindre (i.e., $\dot{V}O_2$). Basée sur 3 études expérimentales, cette thèse de doctorat explore la physiologie spécifique de la course en déclivité, ainsi que ses prédicteurs physiologiques.

Notre première étude montre une amplitude des réponses cardiorespiratoires amoindrie, une ventilation plus superficielle et une composante lente négative de consommation d'oxygène et de fréquence cardiaque en course en descente versus montée à vitesse constante et identique (8,5 km·h⁻¹, pente de 15%).

Lors de tests incrémentaux maximaux en course en descente vs montée vs plat, notre 2^{ème}, partie A étude démontre que des coureurs bien entraînés, familiarisés avec la course en descente, peuvent atteindre FC_{max} , mais pas $\dot{V}O_{2max}$ en descente.

Lorsque les courses en descente et montée sont réalisées à même intensité métabolique (70% $\dot{V}O_{2max}$), notre 2^{ème} (B) étude démontre que la course en descente (19 km·h⁻¹, pente de -15%) induit des réponses cardiorespiratoires supérieures (FC et \dot{V}_E), une composante lente de $\dot{V}O_2$ significative et engendre une fatigue supérieure à la course en montée (6 km·h⁻¹, pente de +15%).

Enfin, une étude de terrain (étude 3) montre que les performances de 5 km de course en montée et en descente partagent quelques prédicteurs physiologiques communs ($\dot{V}O_{2max}$, force musculaire des membres inférieurs), bien que dans des proportions différentes. De plus, ces deux contre-la-montre sont également déterminés par des prédicteurs physiologiques spécifiques (i.e., raideur musculo-tendineuse en descente et indice de masse corporelle en montée).

Nos résultats améliorent notre compréhension de la physiologie spécifique à la course en descente vs montée et ouvrent la voie des applications à l'entraînement des traileurs avec le but ultime d'optimiser leur performance.

Mots clés : consommation d'O₂, tapis de course incliné, ventilation pulmonaire, fréquence cardiaque, excentrique

Abstract

It is admitted that uphill running mostly elicits concentric muscle actions whereas downhill running requires braking muscle actions inducing preferentially eccentric muscle action. Consequently, high running speed can be achieved in downhill (i.e., a high level of mechanical stress), despite low metabolic demands (i.e., low metabolic power). Using 3 experimental studies, this doctoral thesis explores the specific physiology of downhill vs uphill running as well as its physiological determinants.

Our first study shows lower magnitude of the cardiorespiratory responses, a more superficial ventilation pattern and inverse $\dot{V}O_2$ and HR slow components in submaximal constant and same downhill vs uphill running velocity (8,5 km·h⁻¹, 15% slope).

During maximal incremental downhill vs uphill and level running, our study 2 part A demonstrates that well-trained endurance athletes, accustomed to downhill running, can reach maximal heart rate but not $\dot{V}O_{2max}$ in downhill running.

When downhill and uphill running are performed at similar metabolic demand (70% $\dot{V}O_{2max}$), our study 2 part B demonstrates that downhill running (19 km·h⁻¹, -15% slope) elicits greater cardiorespiratory responses (HR and \dot{V}_E), a significant $\dot{V}O_2$ slow component and exacerbates muscle fatigue compared to uphill running (6 km·h⁻¹, +15% slope).

Finally, a field study (study 3) shows that 5-km downhill vs uphill running performances share some physiological predictors ($\dot{V}O_{2max}$, lower limb muscle strength) although in different proportions. In addition, this study also demonstrates that both time-trial performances are also determined by specific physiological predictors (i.e., musculotendinous stiffness for downhill and body mass index for uphill running).

All in all, our results further our understanding of the specific physiology of downhill vs uphill running and open the way to training applications in trail runners with the ultimate goal to optimize trail running performance.

Keywords: oxygen uptake, inclined treadmill, pulmonary ventilation, heart rate, downhill running, eccentric