



**UNIVERSITÉ DE NANTES**

UFR DES SCIENCES ET TECHNIQUES DES ACTIVITÉS PHYSIQUES ET SPORTIVES

ÉCOLE DOCTORALE «ÉDUCATION, LANGAGES, INTERACTIONS, COGNITION, CLINIQUE » (ED 603)

SPÉCIALITÉ « SCIENCES ET TECHNIQUES DES ACTIVITÉS PHYSIQUES ET SPORTIVES »

SECTION CNU 74

## **FATIGUE ET DOMMAGES MUSCULAIRES :**

### **Influence des facteurs nerveux et conséquences sur la performance**

### **Habilitation à Diriger des Recherches**

Présentée et soutenue publiquement par

**Marc Jubeau**

Maître de Conférences

Laboratoire « Motricité, Interactions, Performance » - Equipe d'Accueil 4334

**Le 21 juin 2018**

#### **Jury :**

Serge COLSON (Professeur, Université de Nice Sophia Antipolis)	Rapporteur
Arnaud GUÉVEL (Professeur, Université de Nantes)	Examineur
Christophe HAUTIER (Maître de conférences, Université de Lyon)	Rapporteur
François HUG (Professeur, Université de Nantes)	Examineur
Romuald LEPERS (Professeur, Université de Bourgogne)	Rapporteur
Nicola MAFFIULETTI (Chercheur, Schulthess clinic)	Examineur
Guillaume MILLET (Professeur, University of Calgary)	Examineur



# Table des matières

<b>I - Curriculum vitae</b> .....	<b>4</b>
<b>1 - SITUATION ACTUELLE</b> .....	<b>5</b>
<b>2 - FORMATION</b> .....	<b>6</b>
<b>3 - EXPERIENCE PROFESSIONNELLE</b> .....	<b>7</b>
<b>4 - PRODUCTIONS SCIENTIFIQUES</b> .....	<b>8</b>
1 – Publications scientifiques.....	8
2 – Présentations scientifiques.....	14
3 – Logiciel.....	18
4 – Prix.....	18
<b>5 - ENCADREMENT DOCTORAL ET SCIENTIFIQUE</b> .....	<b>19</b>
1 – Co-encadrement de thèse de doctorat en STAPS .....	19
2 – Co-Encadrement d’étudiant en post-doctorat.....	19
3 – Encadrement d’étudiants en master 2 STAPS .....	20
<b>6 - RAYONNEMENT SCIENTIFIQUE</b> .....	<b>22</b>
1 – Collaborations internationales et nationales .....	22
2 – Expertise d’articles scientifiques.....	22
3 – Expertise de projets scientifiques.....	22
4 – Participation à des jurys de thèse .....	23
5 – Comités de sélection et de recrutement.....	23
6 – Autres .....	23
<b>7 - RESPONSABILITÉS SCIENTIFIQUES</b> .....	<b>25</b>
1 – Obtention de contrats de recherche .....	25
2 – Autres fonctions en lien avec la recherche .....	26
<b>8 - ACTIVITÉS PÉDAGOGIQUES ET ADMINISTRATIVES</b> .....	<b>27</b>
1 – Activités d’enseignement.....	27
2 – Activités administratives .....	27
<b>II - Synthèse des travaux de recherche</b> .....	<b>29</b>
<b>1 - PRÉSENTATION DE L’ENVIRONNEMENT</b> .....	<b>30</b>
<b>2 - INTRODUCTION</b> .....	<b>32</b>
<b>3 - LA FATIGUE : RÔLE DES FACTEURS CENTRAUX ET IMPACT SUR LA PERFORMANCE</b> .....	<b>38</b>
<b>4 - LES DOMMAGES MUSCULAIRES : SPÉCIFICITÉ ET/OU QUANTITÉ ?</b> .....	<b>50</b>
<b>5 - BILAN</b> .....	<b>60</b>

<b>III - Perspectives de recherche .....</b>	<b>61</b>
<b>1 - INTRODUCTION .....</b>	<b>62</b>
<b>2 - FATIGUE ET PERFORMANCE EN SPORTS DE RAQUETTE .....</b>	<b>64</b>
<b>3 - COEXISTENCE DE LA FATIGUE ET DES DOMMAGES MUSCULAIRES : PEUT-ON LES     DISTINGUER RAPIDEMENT ET QUELLES CONSEQUENCES SUR LA PERFORMANCE ? .....</b>	<b>70</b>
<b>4 - L'EXCENTRIQUE : LA SPECIFICITE NERVEUSE COMME MECANISME EXPLICATIF DE LA     VARIABILITE DES DOMMAGES MUSCULAIRES ET DE L'EFFET PROTECTEUR? .....</b>	<b>76</b>
<b>IV - CONCLUSION .....</b>	<b>80</b>
<b>V - Bibliographie .....</b>	<b>83</b>

# **I - CURRICULUM VITAE**

---

***1 - SITUATION ACTUELLE***

**Marc JUBEAU**

*Date de naissance: 24 novembre 1979 à Angers, France*

*Pacsé, 2 enfants.*

**Maître de conférences (depuis septembre 2011)**

**Coordonnées professionnelles :**

Laboratoire "Motricité, Interactions, Performance" - EA 4334

UFR STAPS

Université de Nantes

25 bis Boulevard Guy Mollet - BP 72206

44 322 Nantes cedex 3

France

Tel : +33 2 51 83 70 44

Mobile : +33 6 07 04 52 86

## **2 - FORMATION**

### **Doctorat en physiologie neuromusculaire (2003-2006)**

Université de Bourgogne, Dijon, France.

Thèse : Réponses aiguës et chroniques associées à l'électrostimulation neuromusculaire chez l'homme (mention très honorable)

Directeurs de thèse : Jacques VAN HOECKE (Dijon) et Nicola MAFFIULETTI (Zurich)

### **DEA "Sport et Performance" (2003)**

Université de Bourgogne, Dijon, France (mention bien)

### **Maîtrise "Entraînement sportif et Management" (2002)**

Université de Bourgogne, Dijon, France. (mention bien)

Formation suivie du Diplôme Universitaire de préparation physique (Gilles Cometti)

### **Brevet d'état 1<sup>er</sup> degré en basketball (2001)**

### **Licence "Entraînement sportif" (2001)**

Université de Nantes, France

### **DEUG STAPS (2000)**

Université de Nantes, France (mention assez bien)

### **Baccalauréat Scientifique, option sciences de la vie (1998)**

Université Catholique de l'Ouest, Angers, France

### **Baccalauréat Littéraire, option mathématiques (1997)**

Lycée Sacré-Cœur, Angers, France.

### **3 - EXPERIENCE PROFESSIONNELLE**

#### **Post-doctorat (2010-2011)**

*Université de la méditerranée, France*

*Centre de Résonance Magnétique Biologique et Médicale (CRMBM)*

*UMR CNRS 6612*

Axes de travail : Métabolisme musculaire – Activation musculaire – Stimulation électrique – IRM

Collaboration avec D. Bendahan (DR CNRS) et J. Gondin (CR CNRS)

#### **Post-doctorat (2010)**

*Université de Saint-Etienne et Grenoble, France*

Axes de travail : Hypoxie – Fatigue neuromusculaire – Stimulation magnétique transcrânienne – IRM

Collaboration avec G. Millet (Professeur) et S. Verges (CR INSERM)

#### **Poste d'ATER plein temps (2008-2009)**

*UFR STAPS – Université de Bourgogne, Dijon, France*

Axes de travail : Electrostimulation – Fatigue neuromusculaire – Dommages musculaires

#### **Post-doctorat : Visiting Research Fellow (2007-2008)**

*School of Exercise, Biomedical and Health Sciences*

*Edith Cowan University, Joondalup, Australie*

Axes de travail : Dommages musculaires – Fatigue neuromusculaire  
Electrostimulation – Crampes musculaires

Collaboration avec K. Nosaka (Professeur)

#### **Stage doctoral (2004-2005)**

*Istituto Auxologico di Piancavallo*

*Piancavallo, Verbania, Italie*

Axes de travail : Obésité – Fatigue neuromusculaire – Electrostimulation  
Hormone de croissance

Collaboration avec A. Sartorio (Professeur)

#### **Postes d'ATER et de vacataire (2003-2007)**

*UFR STAPS – Université de Bourgogne, Dijon, France*

Axes de travail : Fatigue neuromusculaire – Electrostimulation – Entraînement

## 4 - PRODUCTIONS SCIENTIFIQUES

### 1 – Publications scientifiques

**Nombre total de publications indexées ISI** : 54 dont 36 en 1<sup>er</sup>, 2<sup>ème</sup> ou dernier auteur (liste ci-dessous)

**Impact factor moyen** : 2.87 (IF 2017)

**Impact factor le plus élevé** : 9.89 (Maffiuletti *et al.* 2008, *Annals of Neurology*)

**H index** : 18 (*source SCOPUS – 08-2017*)

**Nombre total de citations** : 860 (*source SCOPUS – 08-2017*)

**Top 5 des papiers les plus cités** (*source SCOPUS*) :

**1** Maffiuletti NA, **Jubeau M**, Munzinger U, Bizzini M, Agosti F, De Col A, Lafortuna CL, Sartorio A. Differences in quadriceps muscle strength and fatigue between lean and obese subjects. *Eur J Appl Physiol.* 2007 Sep;101(1):51-9. **(cité 88 fois)**

**2** **Jubeau M**, Sartorio A, Marinone PG, Agosti F, Van Hoecke J, Nosaka K, Maffiuletti NA. Comparison between voluntary and stimulated contractions of the quadriceps femoris for growth hormone response and muscle damage. *J Appl Physiol (1985).* 2008 Jan;104(1):75-81. **(cité 58 fois)**

**3** Maffiuletti NA, Zory R, Miotti D, Pellegrino MA, **Jubeau M**, Bottinelli R. Neuromuscular adaptations to electrostimulation resistance training. *Am J Phys Med Rehabil.* 2006 Feb;85(2):167-75. **(cité 53 fois)**

**4** Boerio D, **Jubeau M**, Zory R, Maffiuletti NA. Central and peripheral fatigue after electrostimulation-induced resistance exercise. *Med Sci Sports Exerc.* 2005 Jun;37(6):973-8. **(cité 50 fois)**

**5** **Jubeau M**, Gondin J, Martin A, Sartorio A, Maffiuletti NA. Random motor unit activation by electrostimulation. *Int J Sports Med.* 2007 Nov;28(11):901-4. **(cité 48 fois)**

Liste des publications dans des revues internationales indexées ISI

1. Doguet V, Nosaka K, Guével A, Thickbroom G, Ishimura K, **Jubeau M**. Muscle length effect on corticospinal excitability during maximal concentric, isometric and eccentric contractions of the knee extensors. *Exp Physiol*. 2017 Nov 1;102(11):1513-1523.
2. Le Mansec Y, Dorel S, Hug F, **Jubeau M**. Lower limb muscle activity during table tennis strokes. *Sports Biomech*. 2017 Sep 12:1-11.
3. Le Mansec Y, Dorel S, Nordez A, **Jubeau M**. Reaction time can be measured during voluntary contractions with electrode array. *Clin Physiol Funct Imaging*. 2018 Mar;38(2):338-340.
4. Cattagni T, Merlet AN, Cornu C, **Jubeau M**. H-reflex and M-wave recordings: effect of pressure application to the stimulation electrode on the assessment of evoked potentials and subject's discomfort. *Clin Physiol Funct Imaging*. (in press).
5. Doguet V, Rivière V, Guével A, Guilhem G, Chauvet L, **Jubeau M**. Specific joint angle dependency of voluntary activation during eccentric knee extensions. *Muscle Nerve*. 2017 Oct;56(4):750-758.
6. **Jubeau M**, Gondin J. Methodological considerations for investigating the influence of neuromuscular electrical stimulation on pH heterogeneity. *Magn Reson Med*. 2017 Feb;77(2):465.
7. **Jubeau M**, Rupp T, Temesi J, Perrey S, Wuyam B, Millet GY, Verges S. Neuromuscular Fatigue during Prolonged Exercise in Hypoxia. *Med Sci Sports Exerc*. 2017 Mar;49(3):430-439.
8. Cattagni T, Billet C, Cornu C, **Jubeau M**. Prolonged Achilles Tendon Vibration Does Not Alter the Neuromuscular Performance of Plantar Flexor Muscles. *J Sport Rehabil*. 2016 Aug 24:1-11.
9. Doguet V, Nosaka K, Plautard M, Gross R, Guilhem G, Guével A, **Jubeau M**. Neuromuscular Changes and Damage after Isoload versus Isokinetic Eccentric Exercise. *Med Sci Sports Exerc*. 2016 Dec;48(12):2526-2535.
10. Fouré A, Duhamel G, Vilmen C, Bendahan D, **Jubeau M**, Gondin J. Fast measurement of the quadriceps femoris muscle transverse relaxation time at high magnetic field using segmented echo-planar imaging. *J Magn Reson Imaging*. 2017 Feb;45(2):356-368.
11. Doguet V, **Jubeau M**, Dorel S, Couturier A, Lacourpaille L, Guével A, Guilhem G. Time-Course of Neuromuscular Changes during and after Maximal Eccentric Contractions. *Front Physiol*. 2016 Apr 18;7:137.

12. Deschamps T, Magnard J, **Jubeau M**, Hug F, Tucker K. Altered force-generating capacity is well-perceived regardless of the pain presence. *J Exp Psychol Hum Percept Perform.* 2016 Sep;42(9):1363-71.
13. Le Mansec Y, Seve C, **Jubeau M**. Neuromuscular fatigue and time motion analysis during a table tennis competition. *J Sports Med Phys Fitness.* 2017 Apr;57(4):353-361.
14. Guilhem G, Doguet V, Hauraix H, Lacourpaille L, **Jubeau M**, Nordez A, Dorel S. Muscle force loss and soreness subsequent to maximal eccentric contractions depend on the amount of fascicle strain in vivo. *Acta Physiol (Oxf).* 2016 Jun;217(2):152-63.
15. Le Mansec Y, Dorel S, Nordez A, **Jubeau M**. Sensitivity and Reliability of a Specific Test of Stroke Performance in Table Tennis. *Int J Sports Physiol Perform.* 2016 Jul;11(7):678-84.
16. Ateş F, Hug F, Bouillard K, **Jubeau M**, Frappart T, Couade M, Bercoff J, Nordez A. Muscle shear elastic modulus is linearly related to muscle torque over the entire range of isometric contraction intensity. *J Electromyogr Kinesiol.* 2015 Aug;25(4):703-8.
17. Fouré A, Nosaka K, Wegrzyk J, Duhamel G, Le Troter A, Boudinet H, Mattei JP, Vilmen C, **Jubeau M**, Bendahan D, Gondin J. Time course of central and peripheral alterations after isometric neuromuscular electrical stimulation-induced muscle damage. *PLoS One.* 2014 Sep 12;9(9):e107298.
18. **Jubeau M**, Le Fur Y, Duhamel G, Wegrzyk J, Confort-Gouny S, Vilmen C, Cozzone PJ, Mattei JP, Bendahan D, Gondin J. Localized metabolic and t2 changes induced by voluntary and evoked contractions. *Med Sci Sports Exerc.* 2015 May;47(5):921-30.
19. Rupp T, **Jubeau M**, Lamalle L, Warnking JM, Millet GY, Wuyam B, Esteve F, Levy P, Krainik A, Verges S. Cerebral volumetric changes induced by prolonged hypoxic exposure and whole-body exercise. *J Cereb Blood Flow Metab.* 2014 Nov;34(11):1802-9.
20. Doguet V, **Jubeau M**. Reliability of H-reflex in vastus lateralis and vastus medialis muscles during passive and active isometric conditions. *Eur J Appl Physiol.* 2014 Dec;114(12):2509-19.
21. **Jubeau M**, Rupp T, Perrey S, Temesi J, Wuyam B, Levy P, Verges S, Millet GY. Changes in voluntary activation assessed by transcranial magnetic stimulation during prolonged cycling exercise. *PLoS One.* 2014 Feb 21;9(2):e89157.
22. Bouillard K, **Jubeau M**, Nordez A, Hug F. Effect of vastus lateralis fatigue on load sharing between quadriceps femoris muscles during isometric knee extensions. *J Neurophysiol.* 2014 Feb;111(4):768-76.

23. Rupp T, Leti T, **Jubeau M**, Millet GY, Bricout VA, Levy P, Wuyam B, Perrey S, Verges S. Tissue deoxygenation kinetics induced by prolonged hypoxic exposure in healthy humans at rest. *J Biomed Opt.* 2013 Sep;18(9):095002.
24. Rupp T, **Jubeau M**, Millet GY, Wuyam B, Levy P, Verges S, Perrey S. Muscle, prefrontal, and motor cortex oxygenation profiles during prolonged fatiguing exercise. *Adv Exp Med Biol.* 2013;789:149-55.
25. Gineste C, De Winter JM, Kohl C, Witt CC, Giannesini B, Brohm K, Le Fur Y, Gretz N, Vilmen C, Pecchi E, **Jubeau M**, Cozzone PJ, Stienen GJ, Granzier H, Labeit S, Ottenheijm CA, Bendahan D, Gondin J. In vivo and in vitro investigations of heterozygous nebulin knock-out mice disclose a mild skeletal muscle phenotype. *Neuromuscul Disord.* 2013 Apr;23(4):357-69.
26. Rupp T, **Jubeau M**, Millet GY, Perrey S, Esteve F, Wuyam B, Levy P, Verges S. The effect of hypoxemia and exercise on acute mountain sickness symptoms. *J Appl Physiol (1985).* 2013 Jan 15;114(2):180-5.
27. Rupp T, **Jubeau M**, Wuyam B, Perrey S, Levy P, Millet GY, Verges S. Time-dependent effect of acute hypoxia on corticospinal excitability in healthy humans. *J Neurophysiol.* 2012 Sep;108(5):1270-7.
28. Girard O, Koehle MS, MacInnis MJ, Guenette JA, Koehle MS, Verges S, Rupp T, **Jubeau M**, Perrey S, Millet GY, Chapman RF, Levine BD, Conkin J, Wessel JH 3rd, Nespoulet H, Wuyam B, Tamišier R, Verges S, Levy P, Casey DP, Taylor BJ, Snyder EM, Johnson BD, Laymon AS, Stickford JL, Weavil JC, Loepky JA, Pun M, Schommer K, Bartsch P, Vagula MC, Nelatury CF. Comments on Point:Counterpoint: Hypobaric hypoxia induces/does not induce different responses from normobaric hypoxia. *J Appl Physiol (1985).* 2012 May;112(10):1788-94.
29. Millet GY, Muthalib M, **Jubeau M**, Laursen PB, Nosaka K. Severe hypoxia affects exercise performance independently of afferent feedback and peripheral fatigue. *J Appl Physiol (1985).* 2012 Apr;112(8):1335-44.
30. Verges S, Rupp T, **Jubeau M**, Wuyam B, Esteve F, Levy P, Perrey S, Millet GY. Cerebral perturbations during exercise in hypoxia. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol.* 2012 Apr 15;302(8):R903-16.
31. Nosaka K, Aldayel A, **Jubeau M**, Chen TC. Muscle damage induced by electrical stimulation. *Eur J Appl Physiol.* 2011 Oct;111(10):2427-37.

32. Maffiuletti NA, Morelli A, Martin A, Duclay J, Billot M, **Jubeau M**, Agosti F, Sartorio A. Effect of gender and obesity on electrical current thresholds. *Muscle Nerve*. 2011 Aug;44(2):202-7.
33. **Jubeau M**, Muthalib M, Millet GY, Maffiuletti NA, Nosaka K. Comparison in muscle damage between maximal voluntary and electrically evoked isometric contractions of the elbow flexors. *Eur J Appl Physiol*. 2012 Feb;112(2):429-38.
34. Aldayel A, Muthalib M, **Jubeau M**, McGuigan M, Nosaka K. Muscle oxygenation of vastus lateralis and medialis muscles during alternating and pulsed current electrical stimulation. *Eur J Appl Physiol*. 2011 May;111(5):779-87.
35. Muthalib M, **Jubeau M**, Millet GY, Maffiuletti NA, Ferrari M, Nosaka K. Biceps brachii muscle oxygenation in electrical muscle stimulation. *Clin Physiol Funct Imaging*. 2010 Sep;30(5):360-8.
36. Aldayel A, **Jubeau M**, McGuigan M, Nosaka K. Comparison between alternating and pulsed current electrical muscle stimulation for muscle and systemic acute responses. *J Appl Physiol (1985)*. 2010 Sep;109(3):735-44.
37. Zory RF, **Jubeau M**, Maffiuletti NA. Contractile impairment after quadriceps strength training via electrical stimulation. *J Strength Cond Res*. 2010 Feb;24(2):458-64.
38. Aldayel A, **Jubeau M**, McGuigan MR, Nosaka K. Less indication of muscle damage in the second than initial electrical muscle stimulation bout consisting of isometric contractions of the knee extensors. *Eur J Appl Physiol*. 2010 Mar;108(4):709-17.
39. **Jubeau M**, Gondin J, Martin A, Van Hoecke J, Maffiuletti NA. Differences in twitch potentiation between voluntary and stimulated quadriceps contractions of equal intensity. *Scand J Med Sci Sports*. 2010 Feb;20(1):e56-62.
40. Muthalib M, **Jubeau M**, Millet GY, Maffiuletti NA, Nosaka K. Comparison between electrically evoked and voluntary isometric contractions for biceps brachii muscle oxidative metabolism using near-infrared spectroscopy. *Eur J Appl Physiol*. 2009 Sep;107(2):235-41.
41. Maffiuletti NA, Bramanti J, **Jubeau M**, Bizzini M, Deley G, Cometti G. Feasibility and efficacy of progressive electrostimulation strength training for competitive tennis players. *J Strength Cond Res*. 2009 Mar;23(2):677-82.
42. Maffiuletti NA, **Jubeau M**, Agosti F, De Col A, Sartorio A. Quadriceps muscle function characteristics in severely obese and nonobese adolescents. *Eur J Appl Physiol*. 2008 Jul;103(4):481-4.

43. Maffiuletti NA, Herrero AJ, **Jubeau M**, Impellizzeri FM, Bizzini M. Differences in electrical stimulation thresholds between men and women. *Ann Neurol.* 2008 Apr;63(4):507-12.
44. Sartorio A, **Jubeau M**, Agosti F, De Col A, Marazzi N, Lafortuna CL, Maffiuletti NA. GH responses to two consecutive bouts of neuromuscular electrical stimulation in healthy adults. *Eur J Endocrinol.* 2008 Mar;158(3):311-6.
45. **Jubeau M**, Sartorio A, Marinone PG, Agosti F, Van Hoecke J, Nosaka K, Maffiuletti NA. Comparison between voluntary and stimulated contractions of the quadriceps femoris for growth hormone response and muscle damage. *J Appl Physiol (1985).* 2008 Jan;104(1):75-81.
46. **Jubeau M**, Zory R, Gondin J, Martin A, Maffiuletti NA. Effect of electrostimulation training-detraining on neuromuscular fatigue mechanisms. *Neurosci Lett.* 2007 Aug 31;424(1):41-6.
47. **Jubeau M**, Gondin J, Martin A, Sartorio A, Maffiuletti NA. Random motor unit activation by electrostimulation. *Int J Sports Med.* 2007 Nov;28(11):901-4.
48. Maffiuletti NA, **Jubeau M**, Munzinger U, Bizzini M, Agosti F, De Col A, Lafortuna CL, Sartorio A. Differences in quadriceps muscle strength and fatigue between lean and obese subjects. *Eur J Appl Physiol.* 2007 Sep;101(1):51-9.
49. **Jubeau M**, Zory R, Gondin J, Martin A, Maffiuletti NA. Late neural adaptations to electrostimulation resistance training of the plantar flexor muscles. *Eur J Appl Physiol.* 2006 Sep;98(2):202-11.
50. Gondin J, Guette M, **Jubeau M**, Ballay Y, Martin A. Central and peripheral contributions to fatigue after electrostimulation training. *Med Sci Sports Exerc.* 2006 Jun;38(6):1147-56.
51. Sartorio A, **Jubeau M**, Agosti F, Marazzi N, Rigamonti A, Müller EE, Maffiuletti NA. A follow-up of GH-dependent biomarkers during a 6-month period of the sporting season of male and female athletes. *J Endocrinol Invest.* 2006 Mar;29(3):237-43.
52. Maffiuletti NA, Zory R, Miotti D, Pellegrino MA, **Jubeau M**, Bottinelli R. Neuromuscular adaptations to electrostimulation resistance training. *Am J Phys Med Rehabil.* 2006 Feb;85(2):167-75.
53. Zory R, Boërio D, **Jubeau M**, Maffiuletti NA. Central and peripheral fatigue of the knee extensor muscles induced by electromyostimulation. *Int J Sports Med.* 2005 Dec;26(10):847-53.
54. Boerio D, **Jubeau M**, Zory R, Maffiuletti NA. Central and peripheral fatigue after electrostimulation-induced resistance exercise. *Med Sci Sports Exerc.* 2005 Jun;37(6):973-8.

## 2 – Présentations scientifiques

### Conférences internationales avec actes et comités de lecture

1. **Jubeau M**, Pageaux B, Doron J, Perez J, Le Mansec Y. (2017) Effets de la fatigue mentale et musculaire sur la performance en sports de raquette. *17<sup>ème</sup> Congrès de l'Association des Chercheurs en Activités Physiques et Sportives*, Dijon.
2. Cattagni T, Harnie J, **Jubeau M**, Couturier C, Berrut G, Cornu C. (2017) Faiblesse musculaire des personnes âgées à antécédent de chute : Implications des facteurs nerveux et musculaires. *17<sup>ème</sup> Congrès de l'Association des Chercheurs en Activités Physiques et Sportives*, Dijon.
3. Cattagni T, **Jubeau M**, Harnie J, Couturier C, Berrut G, Cornu C. (2017) Effet de l'âge sur la stratégie d'activation du triceps sural lors du maintien de l'équilibre : étude pilote. *17<sup>ème</sup> Congrès de l'Association des Chercheurs en Activités Physiques et Sportives*, Dijon.
4. Cattagni T, Harnie J, **Jubeau M**, Couturier C, Berrut G, Cornu C. (2017) Postural muscles weakness in older adults with fall history : a neural or a mechanical deficit ? *21<sup>th</sup> IAGG World Congress of Gerontology*, San Francisco.
5. Cattagni T, Harnie J, **Jubeau M**, Couturier C, Cornu C, Berrut G. (2017) Postural muscles weakness in older adults with fall history : a neural or a muscular deficit ? *13<sup>th</sup> International Congress of the European Geriatric Medicine Society*, Nice.
6. Le Mansec Y, Dorel S, Nordez A, **Jubeau M**. (2017) Is reaction time altered by mental or physical exertion ? *22<sup>nd</sup> annual congress of the European College of Sport Science*, Dortmund.
7. Guilhem G, Doguet V, Lacourpaille L, Hauraix H, **Jubeau M**, Guével A, Hug F, Nordez A, Dorel S. (2015) Relationship between muscle fascicles behavior during maximal eccentric exercise and subsequent muscle damage, *XXV Congress of the International Society of Biomechanics*, Glasgow.
8. Doguet V, Nosaka K, Plautard M, Gross R, Guilhem G, Guével A, **Jubeau M**. (2015) Effet de la modalité de contraction sur les altérations nerveuses et musculaires après un exercice excentrique maximal, *16<sup>ème</sup> Congrès de l'Association des Chercheurs en Activités Physiques et Sportives*, Nantes.
9. Le Mansec Y, Dorel S, Hug F, **Jubeau M**. (2015) Analyse des sollicitations musculaires des membres inférieurs en tennis de table. *16<sup>ème</sup> Congrès de l'Association des Chercheurs en Activités Physiques et Sportives*, Nantes.

10. Doguet V, **Jubeau M.** (2014) Methodological considerations for the quadriceps H-reflex in both passive and active conditions. *XX Congress of the International Society of Electrophysiology and Kinesiology*, Rome.
11. Ates F, Hug F, Bouillard K, **Jubeau M**, Bercoff J, Nordez A. (2014) High contraction levels of force estimated using supersonic shear imaging. *XX Congress of the International Society of Electrophysiology and Kinesiology*, Rome.
12. Fouré A, Duhamel G, Wegrzyk J, Vilmen C, **Jubeau M**, Nosaka K, Mattei JP, Bendahan D Gondin J. (2014) Localization of muscle damage after neuromuscular electrostimulation detected by multimodal magnetic resonance imaging *18<sup>th</sup> annual Congress of the European College of Sports Science*, Barcelone.
13. **Jubeau M**, Rupp T, Perrey S, Temesi J, Wuyam B, Verges S, Millet GY (2012) Changes in cortical activation and excitability during prolonged cycling exercise *17<sup>th</sup> annual Congress of the European College of Sports Science*, Bruges.
14. Gondin J, **Jubeau M**, Le Fur Y, Vilmen C, Cozzone PJ, Duhamel G, Bendahan D. (2012) Comparative analysis of metabolic and functional changes resulting from voluntary and electrically-evoked contractions of the knee extensors. *17<sup>th</sup> annual Congress of the European College of Sports Science*, Bruges.
15. Rupp T, **Jubeau M**, Wuyam B, Millet GY, Perrey S, Verges S (2012) Tissue oxygenation profiles during prolonged exercise in hypoxia *17<sup>th</sup> annual Congress of the European College of Sports Science*, Bruges.
16. Verges S, Rupp T, **Jubeau M**, Wuyam B, Millet GY, Perrey S. (2012) Tissue oxygenation profiles during prolonged exercise in hypoxia. *19<sup>th</sup> Annual congress of the European Respiratory Society*, Vienna.
17. Verges S, **Jubeau M**, Rupp T, Perrey S, Wuyam B, Levy P, Millet GY. (2012) Central alterations during prolonged exercise in normoxia and hypoxia. *19<sup>th</sup> Annual congress of the European Respiratory Society*, Vienna.
18. Duhamel G, **Jubeau M**, Sdika M, Le Fur Y, Confort-Gouny S, Vilmen C, Vignaud A, Cozzone PJ, Gondin J, Bendahan D. (2012) Transverse Relaxation Time (T2) Measurements of the Human Thigh Muscles at High Magnetic Field using Segmented Echo-Planar imaging. *20<sup>th</sup> annual meeting and exhibition of the International Society for Magnetic Resonance in Medicine*, Melbourne.

19. Rupp T, **Jubeau M**, Millet GY, Wuyam B, Levy P, Verges S, Perrey S. (2012) Muscle, prefrontal and motor cortex oxygenation profiles during prolonged fatiguing exercise. *40<sup>th</sup> meeting of the international society on oxygen transport to tissue*, Bruges.
20. **Jubeau M**, Gondin J, Le Fur Y, Vilmen C, Cozzone PJ, Bendahan D. (2011) A <sup>31</sup>P chemical shift imaging comparative analysis of metabolic changes occurring throughout voluntary and electrically evoked contractions of the knee extensors muscles. *28<sup>th</sup> Annual Scientific Meeting of the European Society for magnetic resonance in medicine and biology*, Leipzig.
21. **Jubeau M**, Muthalib M, Millet G, Maffiuletti NA, Nosaka K. (2010) Comparison of muscle damage between maximal voluntary and stimulated isometric contractions of the elbow flexors. *15<sup>th</sup> Annual Congress of the European College of Sport Science*, Antalya.
22. Muthalib M, **Jubeau M**, Millet G, Maffiuletti NA, Nosaka K. (2009) Muscle metabolic demand in electrically evoked maximal isometric contractions of the elbow flexors investigated by near infrared spectroscopy. *14<sup>th</sup> Annual Congress of the European College of Sport Science*, Oslo.
23. Pegoraro R, **Jubeau M**, Watson G, Nosaka K, Laursen P. (2009) Reliability of electrical train stimulation to induce muscle cramps in the calf muscles. *14<sup>th</sup> Annual Congress of the European College of Sport Science*, Oslo.
24. Muthalib M, **Jubeau M**, Millet GY, Maffiuletti NA, Ferrari M, Nosaka K. (2009) Muscle metabolic demand in electrically evoked maximal isometric contractions of the elbow flexors investigated by near-infrared spectroscopy. *14<sup>th</sup> Annual Congress of the European College of Sport Science*, Oslo.
25. Aldayel A, McGuigan M, **Jubeau M**, Nosaka K. (2009) Comparison in muscle damage between first and second electrical muscle stimulation bouts of the knee extensors. *14<sup>th</sup> Annual Congress of the European College of Sport Science*, Oslo.
26. **Jubeau M**, Muthalib M, Millet G, Maffiuletti NA, Nosaka K. (2008) Comparison between electrically evoked and voluntary isometric contractions of the elbow flexor muscles for central and peripheral fatigue. *13<sup>th</sup> Annual Congress of the European College of Sport Science*, Lisbonne.
27. Muthalib M, **Jubeau M**, Millet G, Maffiuletti NA, Nosaka K. (2008) Comparison between voluntary and electrically evoked isometric contractions for muscle oxygenation and blood volume of the biceps brachii muscle. *13<sup>th</sup> Annual Congress of the European College of Sport Science*, Estoril.

28. Maffiuletti NA, **Jubeau M**, Bizzini M, Munzinger U, Sartorio A. (2006) Quadriceps Femoris Muscle Fatigue in Obese Adolescents and Adults. *53<sup>rd</sup> Annual Meeting of the American College of Sports Medicine*, Denver.
29. Maffiuletti NA, Herrero A, **Jubeau M**, Bizzini M, Dvorak J. (2006) Gender differences in sensory and motor thresholds during electrical stimulation of the quadriceps femoris muscle. *11<sup>th</sup> Annual Congress of the European College of Sport Science*, Lausanne.
30. **Jubeau M**, Gondin J, Martin A, Maffiuletti NA. (2005) Twitch interpolation during equal-intensity voluntary and electrically-evoked isometric contractions of the quadriceps muscle. *XXX<sup>ème</sup> Congrès de la Société de Biomécanique*, Bruxelles.
31. Zory R, **Jubeau M**, Boerio D, Maffiuletti NA. (2005) Neuromuscular fatigue after electrical stimulation of the quadriceps muscle. *10<sup>th</sup> Annual Congress of the European College of Sport Science*, Belgrade.
32. **Jubeau M**, Zory R, Maffiuletti NA. (2004) Adaptations in H-reflex and coactivation induced by electromyostimulation training and detraining. *9<sup>th</sup> Annual Congress of the European College of Sport Science*, Clermont-Ferrand.
33. Maffiuletti NA, Bramanti J, **Jubeau M**, Cometti G. (2004) Effects of electromyostimulation training on anaerobic power of tennis players. *9<sup>th</sup> Annual Congress of the European College of Sport Science*, Clermont-Ferrand.

Communications invitées et autres colloques

1. **Jubeau M**, Cattagni T, Cornu C. Les personnes âgées ayant récemment chuté souffrent-elles d'une faiblesse musculaire spécifique ? (2017) *Journées Scientifiques de l'Université de Nantes : Longévité de la personne âgée : vers une optimisation de sa mobilité et de son autonomie*, Nantes.
2. **Jubeau M**. (2016) Les courbatures : peut-on et faut-il les limiter ? *6<sup>ème</sup> colloque Sport et Recherche en Pays de La Loire (SRPDL)*, Le Mans (France).
3. **Jubeau M**. Caractérisation des marqueurs sériques des dommages musculaires. (2016) *Journées Scientifiques de l'Université de Nantes : Colloque ANOPACY*, Nantes.
4. Merlet A, Cattagni T, Cornu C, **Jubeau M**. (2015) Reproductibilité intra- et intersession des mesures neuromusculaires des fléchisseurs plantaires selon l'angle du genou. *13<sup>e</sup> journées de la Société Française de Myologie*, Lyon.

5. **Jubeau M**, Charlier C. (2015) Caractérisation des marqueurs sériques des dommages musculaires induits par l'exercice à l'aide d'une méthodologie innovante : les puces à protéines. *Journées Scientifiques de l'Université de Nantes : Colloque ANOPACY*, Nantes.
6. **Jubeau M**. (2013) Caractérisation des efforts en basketball : conséquences sur l'entraînement. *5<sup>ème</sup> colloque de Préparation Physique (PREPAR)*, Montpellier.
7. **Jubeau M**. (2006) Intérêt de l'électrostimulation dans l'entraînement du sportif. *Congrès Scientifique de la Haute Ecole Provinciale du Hainaut Occidental*, Tournai.
8. **Jubeau M**, Gondin J, Martin A, Maffiuletti NA. (2005) Analyse de la secousse surimposée lors de contractions volontaires et électro-induites du muscle quadriceps fémoral. *Forum des Jeunes Chercheurs*, Dijon.

### 3 – Logiciel

1. NeuroEval®: Logiciel d'évaluation de la fonction neuromusculaire.  
Concepteurs: Valentin Doguet (80%), Arnaud Guével (10%), Marc Jubeau (10%).

### 4 – Prix

1. Prix Génie Biologique et Médical (Le Mans, 2015) : appel à projets de l'association Génie Biologique Médicale de la ville du Mans (Sarthe, 72).  
Récompense : 4000 euros.

## **5 - ENCADREMENT DOCTORAL ET SCIENTIFIQUE**

### **1 – Co-encadrement de thèse de doctorat en STAPS**

#### **Doguet Valentin**

Thèse débutée en **octobre 2013**

Date de soutenance: **28 octobre 2016 (durée 36 mois)**

Situation du doctorant : **allocation ministérielle - moniteur UFR STAPS**

Taux d'encadrement : **50%** (co-direction avec Arnaud Guével)

Publications associées à l'étudiant : **6**

Situation actuelle : **Ingénieur de recherche – Université de Nantes**

Autres : **Collaboration internationale avec le Pr. Kazunori Nosaka : Stage doctoral (7 mois - Edith Cowan University, Perth, Australia)**

#### **Le Mansec Yann**

Thèse débutée en **octobre 2014**

Date de soutenance: **13 octobre 2017 (durée 24 mois, césure en 2015-2016)**

Situation du doctorant : **Fonctionnaire – Professeur d'EPS (2 années à temps partiel)**

Taux d'encadrement : **30%** (co-direction avec Antoine Nordez et Sylvain Dorel)

Publications associées à l'étudiant : **5**

#### **Lu Wei (étudiant de nationalité chinoise)**

Thèse débutée en **octobre 2015**

Date de soutenance prévue : **octobre 2018**

Situation du doctorant : **allocation ministérielle**

Taux d'encadrement : **20%** (co-direction avec Abderrahmane Rahmani et Sébastien Boyas)

Publications associées à l'étudiant : **1**

### **2 – Co-Encadrement d'étudiant en post-doctorat**

#### **Dordor Aurélien**

Durée du contrat : **14 mois (janv 2014 – mars 2015)**

Projet de recherche : **Caractérisation des marqueurs sériques des dommages musculaires (projet régional ANOPACy)**

Taux d'encadrement : **50%** (co-direction avec Arnaud Guével)

Publication associée à l'étudiant : **1 dépôt de brevet en projet**

Situation actuelle : **Reconversion - mécanicien cycles**

### 3 – Encadrement d'étudiants en master 2 STAPS

<b>Etudiant</b>	<b>Formation</b>	<b>%</b>	<b>Année de soutenance (place dans la promotion)</b>	<b>Devenir de l'étudiant</b>
Valentin Doguet	Master 2 EPI Nantes	100%	2013 (Major)	Doctorat à l'Université de Nantes (1 article sur son M2)
Romain Soubre	Master 2 EPI Nantes	100%	2013 (4 <sup>ème</sup> )	Entraîneur de badminton 1 <sup>er</sup> prix Master du réseau Recherche et Sport en Pays de la Loire
Benjamin Blanchard	Master 2 EPI Nantes	50%	2013 (5 <sup>ème</sup> )	Entraîneur de football
Yann Le Mansec	Master 2 EPI Nantes	100%	2014 (2 <sup>ème</sup> )	Doctorat à l'Université de Nantes 1 <sup>er</sup> prix Master du réseau Recherche et Sport en Pays de la Loire (1 article sur son M2)
Robin Souron	Master 2 EPI Nantes	100%	2014 (Major)	Doctorat à l'Université de Saint-Etienne (1 article sur son M2)
Angèle Merlet	Master 2 EPI Nantes	50%	2015 (Major)	Doctorat à l'Université de Saint-Etienne (2 articles publiés sur son M2)
Jonathan Harnie	Master 2 EPI Nantes	50%	2016 (5 <sup>ème</sup> )	Doctorat à l'Université de Sherbrooke (Canada) (1 article en préparation sur son M2)
Jérôme Pérez	Master 2 EPI Nantes	100%	2016 (7 <sup>ème</sup> )	Kinésithérapeute (1 article soumis et 1 en préparation sur son M2)
Valentin Rivière	Master 2 EPI Nantes	100%	2016 (6 <sup>ème</sup> )	Formation kinésithérapeute 1 <sup>er</sup> prix Master du réseau Recherche et Sport en Pays de la Loire (1 article en préparation sur son M2)

D'autres encadrements d'étudiants (n = 4) de master 2 EPI à l'UFR STAPS de Nantes sur des stages à visée professionnelle ont également été réalisés.

### 4 – Membre de comité de suivi de thèse

- Université de Toulouse : Simon Barrué-Bellou
- Université de Nantes : Yannick Daviaux, Hugo Hauraix, Mathieu Plautard, Deep Seth, Niels-Peter Brochner

## 6 - RAYONNEMENT SCIENTIFIQUE

### 1 – Collaborations internationales et nationales

- Edith Cowan University (Australie) – Pr. Kazunori Nosaka, 10 articles.
- University of Calgary (Canada) et Saint-Etienne (France) – Pr. Guillaume Millet, 11 articles.
- Schultess Klinik (Suisse) – Dr. Nicola Maffioletti, 11 articles.
- Université de Grenoble (France) – Dr. Samuel Vergès, 10 articles.
- Université de Savoie (France) – Dr. Thomas Rupp, 10 articles.
- Université de Montpellier (France) – Pr. Stéphane Perrey, 8 articles.
- Université d’Aix-Marseille (France) – Dr. Julien Gondin, Dr. David Bendahan  
4 articles
- Laboratoire Sport Expertise Performance de l’INSEP – Dr. Gaël Guilhem, Dr. Julie Doron, 4 articles
- Istituto Auxologico di Piancavallo (Italie) – Pr. Alessandro Sartorio, 4 articles

### 2 – Expertise d’articles scientifiques

Environ 10 articles par an pour des revues internationales indexées (ISI) :

- *Medicine & Science in Sports & Exercise*
- *Muscle & Nerve*
- *European Journal of Applied Physiology*
- *Plos One*
- *Frontiers in Physiology*
- *Journal of Applied Physiology*
- *Journal of Electromyography and Kinesiology*
- *International Journal of Obesity*
- *Journal of Science and Medicine in Sport*
- *Journal of Sports Sciences*

### 3 – Expertise de projets scientifiques

- Projet scientifique national Ministère des sports (2015)

#### **4 – Participation à des jurys de thèse**

*Examineur :*

- Ashleigh Kennedy (Université de Nantes en co-tutelle avec l'université d'Ottawa, 2013)
- John Temesi (Université de Saint-Etienne, 2013)
- Mathieu Plautard (Université de Nantes, 2016)

*Rapporteur :*

- Christopher Latella (Deakin University, Australie, 2017)

#### **5 – Comités de sélection et de recrutement**

*Comité de sélection (Maître de conférences)*

- Université de Brest (2014)
- Université de Nice (2013)
- Université de Toulon (2013)
- Université de Chambéry (2013)

*Commission de recrutement (Professeur agrégé)*

- Université de Nantes (2013)

*Commission de recrutement (ATER)*

- Université de Nantes (depuis 2013)

#### **6 – Autres**

*Organisation de congrès*

- Membre du comité scientifique du Congrès international de l'Association des chercheurs en activités physiques et sportives (ACAPS)
- Membre du comité d'organisation du Congrès international de l'ACAPS (Nantes, 2015) : responsable de la logistique (restauration, déplacements, activités sociales, réservation des sites de conférences et activités, ...) du congrès. (450 congressistes sur 3 jours)

*Vulgarisation scientifique*

- Action de vulgarisation des activités scientifiques du laboratoire à des publics ciblés : Fête de la Science (2013-2014), Présentation aux patients et aux donateurs de l'Association Française contre les Myopathies (AFM, 2013-2014-2015)

## **7 - RESPONSABILITÉS SCIENTIFIQUES**

### **1 – Obtention de contrats de recherche**

#### **▪ Projets en tant qu'investigateur principal, second investigateur ou collaborateur**

**Ministère de la jeunesse, des sports et de la vie associative** (contrat n°15r16 : appel à projet 2015)

Titre du projet : « Effets de la fatigue sur les paramètres psychologiques et physiologiques de la performance – Optimisation des ressources psychologiques visant l'aide à la performance de haut-niveau en badminton »

Financement : 36 200 euros (18 mois)

Fonction : Investigateur principal. Projet co-porté avec Julie Doron (laboratoire Sport Expertise Performance de l'INSEP).

**Région Pays de la Loire** (Projet ANOPACy, 2013-2016)

Titre du projet : « Analyse et optimisation des performances en Aviron et Cyclisme : l'impact de nouvelles technologies de recherche et d'aide à l'entraînement. Approches mécanique, biologique, neurophysiologique et cognitive »

Financement : 489 000 euros (36 mois)

Porteur du projets : Arnaud Guével et Jacques Saury

Fonction : Responsable et coordonnateur scientifique du thème 4 relatif aux dommages musculaires (soit 57 000 euros en salaire/investissement et fonctionnement).

**Région Pays de la Loire** (Projet LMA, 2013-2017)

Titre du projet : « Longévité, Mobilité, Autonomie »

Financement : 485 000 euros (48 mois)

Porteurs du projet : Christophe Cornu et Gilles Bérut

Fonction : Collaborateur

**Fonds Européens de Développement Régional** (FEDER n°37400, 2011-2015)

Titre du projet : « Evaluation des propriétés mécaniques du muscle pour le suivi non invasif de pathologies neuromusculaires et l'estimation de la force »

Financement : 185 146 euros (48 mois)

Porteurs du projet : Antoine Nordez et François Hug

Fonction : Collaborateur

## **2 – Autres fonctions en lien avec la recherche**

### *Au niveau du Laboratoire*

- Responsable de la mission Internationalisation du laboratoire « Motricité, Interactions, Performance » EA 4334 (2012-2017)
- Responsable de la mission « Ethique » du laboratoire « Motricité, Interactions, Performance » EA 4334 (2017 à aujourd'hui)
- Membre du conseil de laboratoire « Motricité, Interactions, Performance » EA 4334 (2015-2017)

### *Au niveau de l'UFR*

- Membre de la commission des relations internationales de l'UFR STAPS, en charge de la Recherche (2012 à aujourd'hui)

## **8 - ACTIVITÉS PÉDAGOGIQUES ET ADMINISTRATIVES**

### **1 – Activités d’enseignement**

Depuis ma prise de fonction en 2011, mon activité d’enseignement représente environ 220 H (eqTD) par an. Il convient d’ajouter que, lors de mes postes d’ATER et de vacataires à l’université de Bourgogne, environ 600 h (eqTD) avaient été dispensées.

Les matières principalement enseignées sont la physiologie, la méthodologie de la recherche et le basketball.

### **2 – Activités administratives**

#### **Responsabilités pédagogiques**

- Responsable pédagogique de la licence 1<sup>ère</sup> année à l’UFR STAPS de Nantes (2013-2017)

Promotion de 600 étudiants dont 100 étudiants inscrits en parcours STAPS-kinésithérapie.

- Responsable pédagogique de la licence entraînement sportif (2012-2013 et depuis 2017)

Promotion 2012-2013 : 65 étudiants ; Promotion 2017-2018 : 120 étudiants

- Responsable de la spécialité basketball de la licence entraînement sportif (2012 à aujourd’hui).
- Responsable disciplinaire des enseignements de physiologie de la licence STAPS (2012 -2017)
- Co-responsable de la création de la maquette de licence entraînement sportif (2017-2022)

#### **Membre nommé ou élu**

*Université (établissement)*

- Membre nommé du conseil universitaire des relations internationales de l’université de Nantes (2016 à aujourd’hui)

*UFR*

- Président élu du conseil pédagogique de l'UFR STAPS de Nantes (2012-2016)
- Membre nommé du conseil de perfectionnement de l'UFR STAPS de Nantes (2015 à aujourd'hui)
- Membre du conseil stratégique de l'UFR STAPS de Nantes (2015-2016)

## **II - SYNTHÈSE DES TRAVAUX DE RECHERCHE**

---

## ***1 - PRÉSENTATION DE L'ENVIRONNEMENT***

**Depuis l'obtention de mon doctorat en 2006**, mes activités de recherche ont été réalisées en France (Université de Dijon, Université de Saint-Etienne, Université d'Aix-Marseille, Université de Nantes), et en Australie (Edith Cowan University, Perth). En effet, suite à mon doctorat, réalisé sous la direction du Dr. Nicola Maffiuletti et du Pr. Jacques Van Hoecke et portant sur les réponses aiguës et chroniques associées à l'électrostimulation neuromusculaire (ES), j'ai effectué un premier stage post-doctoral de 6 mois en Australie dans le laboratoire du Pr. Kazunori Nosaka. Lors de ce séjour, nous nous sommes particulièrement intéressés aux dommages musculaires induits par des contractions électro-induites en comparaison à ceux induits par des contractions volontaires.

Puis, après une année d'emploi d'ATER à l'Université de Bourgogne, j'ai poursuivi mes activités de recherche, dans le cadre d'un contrat post-doctoral au sein de l'Université de Saint Etienne et de Grenoble, sous la direction du Pr. Guillaume Millet et du Dr. Samuel Vergès. L'objectif de ce post-doctorat était d'évaluer les réponses neuromusculaires et métaboliques, en particulier celles associées à la commande nerveuse (e.g. l'oxygénation et la perfusion cérébrales, l'activation cérébrale, l'excitabilité corticale), suite à un effort prolongé en vélo (4h) réalisé dans des conditions normoxiques et hypoxiques.

Ensuite, j'ai eu l'opportunité de rejoindre le laboratoire du Pr. Patrick Cozzone de l'Université Aix-Marseille afin de travailler avec le Dr. Julien Gondin et le Dr. David Bendahan sur un projet de recherche visant à comparer, à l'aide d'imagerie par résonance magnétique, les réponses métaboliques entre des contractions volontaires et électro-induites.

Suite à ce contrat doctoral, j'ai été recruté, en qualité de Maître de Conférences, à l'Université de Nantes, au sein du laboratoire « Motricité Interactions Performance », où j'exerce depuis maintenant 6 ans mes activités de recherche dans un contexte favorable et stimulant.

Dans la suite de ce document, je vais synthétiser l'ensemble des travaux effectués depuis 10 ans dans l'ensemble des laboratoires dans lesquels j'ai eu la chance d'exercer mes activités de recherche. Les références associées à mes travaux seront ainsi présentées en caractère gras. Cette synthèse n'a pas l'objectif d'être exhaustive mais de présenter les principaux travaux guidant mes activités de recherche, se focalisant principalement sur la compréhension des réponses neuromusculaires associées à (i) différentes modalités de contractions, (ii) des exercices fatigants et/ou traumatisants et (iii) des conditions environnementales particulières.



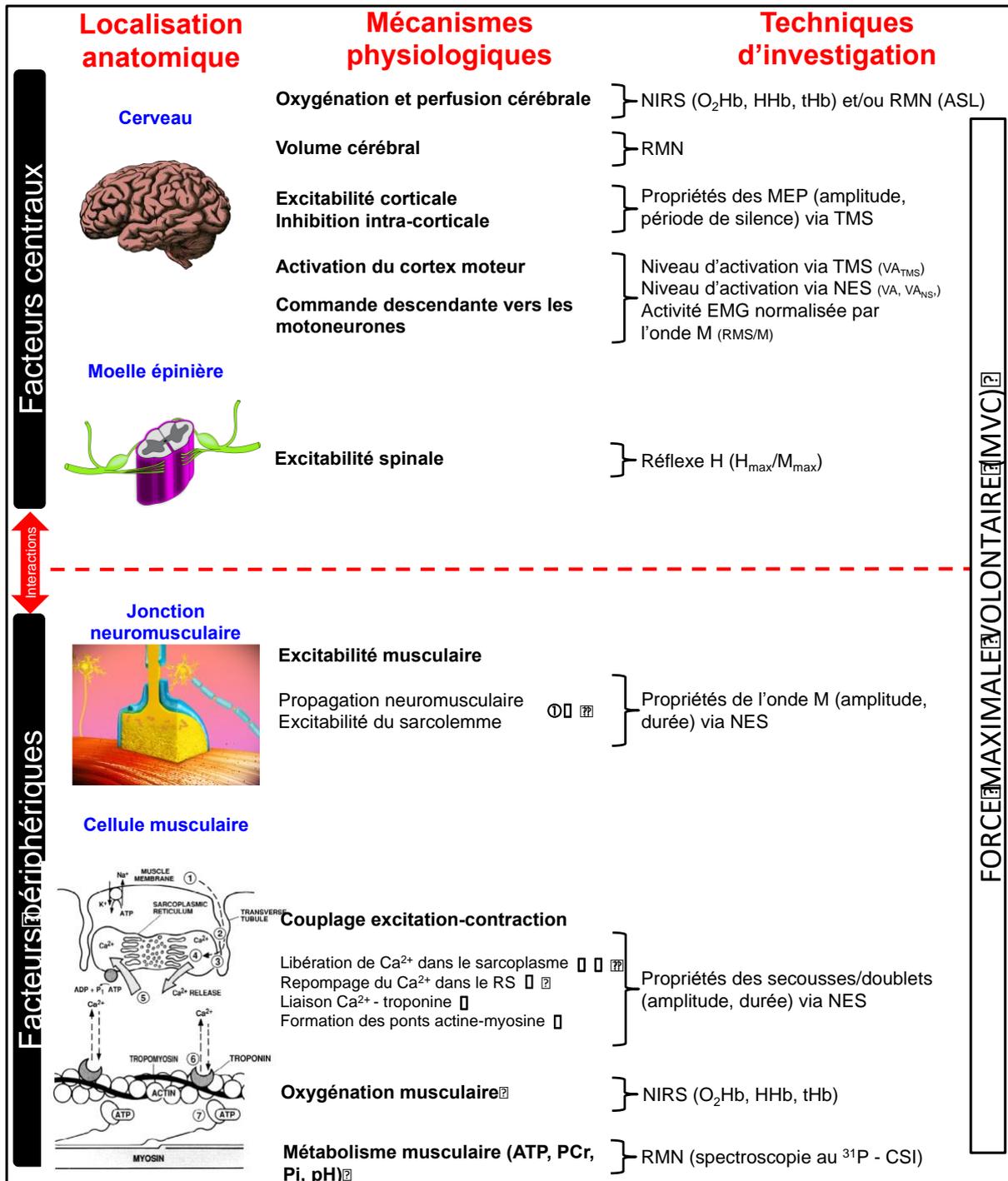
## 2 - INTRODUCTION

En regardant les plus belles compétitions sportives, que ce soit le tournoi olympique de basketball, les championnats du monde ou d'Europe de basketball ou bien encore l'euroleague ou le championnat NBA de basketball, force est de constater que la performance, aussi belle soit-elle, ne peut se résumer qu'aux seules qualités techniques, ou tactiques, ou physiques, ou mentales ou autres des athlètes.... mais qu'elle dépend d'une interpénétration complexe entre ces différentes qualités. De plus, l'évolution des performances des athlètes reflète en partie l'amélioration des procédures d'entraînement. En effet, pour ne prendre que l'exemple d'un sport intelligent, le susnommé basketball, la moyenne de points marqués lors des phases finales du tournoi olympique a augmenté de 22,5 points à 80,9 points entre les Jeux Olympiques de Berlin (1936) et ceux de Rio (2016). Il est fort probable que les principales raisons de cette évolution spectaculaire du nombre de points marqués par rencontre soient liées à l'amélioration qualitative et quantitative des procédures d'entraînement sur les aspects technico-tactiques, physiques et mentaux. Cette augmentation des charges d'entraînement n'est pas sans conséquence sur la fatigue et les dommages musculaires pouvant résulter des séances d'entraînement et/ou de la compétition, devenant ainsi des facteurs limitant de la performance. Ainsi, comprendre les mécanismes régulant la fatigue et/ou les dommages musculaires et les conséquences de ces derniers sur le système neuromusculaire revêt un caractère prioritaire dans le but d'optimiser la performance.

La répétition d'efforts au cours d'une séance a des conséquences immédiates sur le système neuromusculaire. La fatigue neuromusculaire est l'une des premières conséquences survenant à la suite de contractions musculaires répétées. Elle se définit comme une diminution importante de la performance qui inclut une augmentation de la sensation d'effort pour développer une force et une incapacité éventuelle à produire cette force (Enoka & Stuart, 1992). Les protocoles cherchant à évaluer la fatigue neuromusculaire sont généralement composés de contractions maximales volontaires (CMV) réalisés avant et après un exercice fatigant (Williams & Ratel, 2009). La fatigue neuromusculaire reste cependant un phénomène complexe à évaluer, car elle dépend de la tâche à réaliser, et est influencée par des facteurs tels que le niveau de motivation des sujets (Bigland-Ritchie *et al.*, 1986). La fatigue ne peut être attribuée à un processus physiologique particulier mais à l'altération simultanée de plusieurs mécanismes impliqués dans la production de force allant de la commande nerveuse jusqu'à l'interaction des protéines contractiles (Enoka & Stuart, 1992). Classiquement, on distingue la fatigue centrale

(ou nerveuse) de la fatigue périphérique (ou musculaire), bien que de nombreuses interactions existent entre ces deux niveaux rendant ainsi cette distinction peu physiologique (Barry & Enoka, 2007) (Fig. 1). La fatigue centrale se définit comme une altération de la genèse des potentiels d'action jusqu'à leur transmission au niveau de la jonction neuromusculaire tandis que la fatigue périphérique correspond à l'altération des mécanismes situés au-delà de la jonction neuromusculaire. Alors que la fatigue et ses origines ont été largement étudiées à la suite d'exercices prolongés en condition normoxique (Millet & Lepers, 2004), la fatigue induite par des efforts prolongés en hypoxie, i.e. où la présence d'oxygène est réduite, reste à mieux comprendre afin d'expliquer les altérations et limitations de la performance dans ces conditions. Au regard de la sensibilité du cerveau à l'oxygène, il est probable que le manque d'oxygène (en condition hypoxique) puisse impacter les mécanismes centraux tels que l'activation volontaire et/ou l'excitabilité corticale lors d'un exercice prolongé, comme cela a été montré lors d'exercices de courte durée en hypoxie (Szubski *et al.*, 2006; Goodall *et al.*, 2010, 2012). Une série de nos travaux (voir partie 2 – chapitre 3) s'est donc intéressée à évaluer les réponses neuromusculaires associées à l'exercice prolongé en normoxie et hypoxie, en accordant une attention particulière aux facteurs centraux associés à la fatigue.

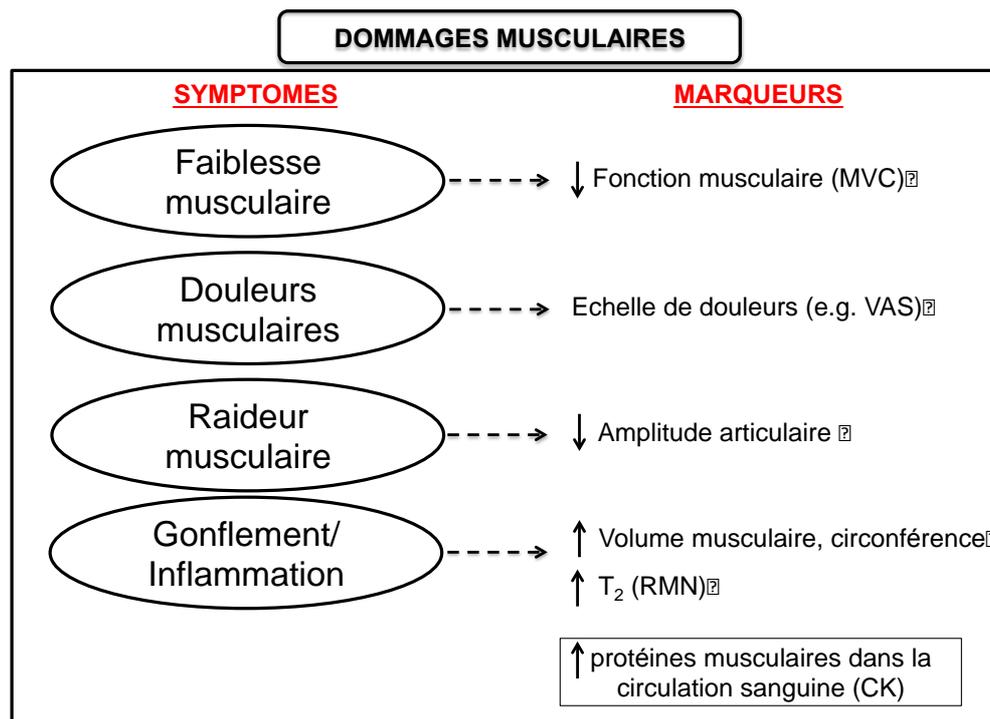
Plus récemment, des auteurs ont montré que la fatigue mentale, i.e. un état psychobiologique caractérisé par une sensation d'épuisement et de manque d'énergie (Boksem & Tops, 2008), pouvait également altérer la performance dans des sports d'endurance et/ou des sports collectifs. La fatigue mentale est généralement estimée subjectivement par l'intermédiaire de tests psychologiques permettant d'évaluer l'état mental du sujet. A l'instar des sports collectifs, nécessitant de réagir, de traiter l'information et de prendre des décisions dans des délais très courts, les sports de raquette, tels que le badminton ou le tennis de table, sont des supports particulièrement pertinents pour évaluer l'impact de la fatigue mentale sur la performance. En effet, dans ces sports, où la vitesse des balles/volants est déterminante, les qualités de vitesse et de précision sont prépondérantes. Par conséquent, étant donné que le joueur dispose d'un temps très faible pour frapper la balle, le temps de réaction apparaît comme un élément déterminant pour être performant à très haut niveau. Il est ainsi fort probable que la fatigue mentale puisse s'installer au cours de la compétition chez le joueur de tennis de table, et ainsi impacter sa performance. À ce jour, aucune étude n'avait vérifié l'hypothèse que la fatigue neuromusculaire et/ou mentale puisse impacter la performance en tennis de table. Une partie de nos travaux (voir partie 2 – chapitre 3) s'est donc penchée sur les effets de la fatigue (musculaire ou mentale) sur la performance dans cette discipline sportive.



**FORCE MAXIMALE VOLONTAIRE (MVC)**

Fig. 1 Localisation des mécanismes physiologiques investigués lors de nos travaux et potentiellement impliqués dans la fatigue neuromusculaire, associés à leurs techniques d'investigation. TMS : stimulation magnétique transcrânienne ; NIRS : spectroscopie dans le proche infra-rouge ; O<sub>2</sub>Hb : oxy-hémoglobine ; HHb : désoxyhémoglobine ; tHb : hémoglobine totale ; RMN : résonance magnétique nucléaire ; ASL : arterial spin labelling ; MEP : potentiel évoqué moteur ; NES : stimulation électrique du nerf moteur ; EMG : électromyographie ; RS : réticulum sarcoplasmique ; ATP : adénosine triphosphate ; PCr : phosphocréatine ; Ca<sup>2+</sup> : ions calcium ; Pi : phosphate inorganique ; <sup>31</sup>p : phosphore 31 ; CSI : chemical shift imaging. (Adaptée de Place, 2006). Le schéma du couplage excitation-contraction est tiré de Fitts & Metzger (1988).

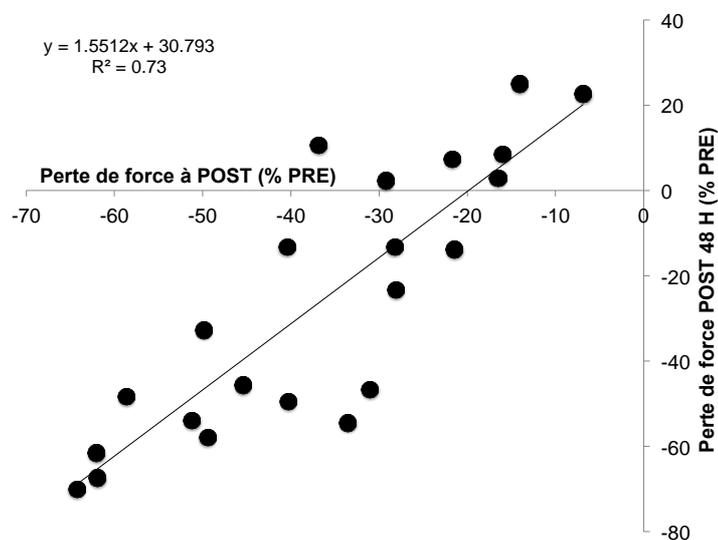
Alors que la fatigue est caractérisée par une réversibilité relativement rapide, les dommages musculaires se définissent comme une altération de l'ultrastructure musculaire, et affectent le système neuromusculaire plusieurs jours (parfois plus de 15 jours) (Tiidus, 2008). Les dommages musculaires sont généralement évalués par des marqueurs indirects tels qu'une diminution de la capacité de production de force, une réduction de l'amplitude articulaire, des douleurs musculaires ou une augmentation de certaines protéines musculaires (e.g. créatine kinase), jusqu'à plusieurs jours après l'exercice (Fig. 2).



**Fig. 2** Symptômes associés aux dommages musculaires et les marqueurs indirects couramment utilisés lors de nos expérimentations pour évaluer ces symptômes. MVC : contraction maximale volontaire ; VAS : échelle visuelle analogique ; T<sub>2</sub> : temps de relaxation ; RMN : résonance magnétique nucléaire ; CK : créatine kinase.

Le régime de contraction excentrique implique que la force produite par le groupe musculaire activé est inférieure à la force de résistance externe résultant ainsi d'un allongement musculaire. Ce régime de contraction génère des dommages musculaires importants, supérieurs à ceux observés dans le régime concentrique et/ou isométrique (Armstrong, 1984 ; Clarkson *et al.*, 1992 ; Nosaka *et al.*, 2002 ; Lavender & Nosaka, 2006). Il convient cependant de souligner ici que de grandes variabilités existent entre les individus sur les dommages induits par le régime de contraction excentrique. En effet, comme le montre la Fig. 3, les individus présentent des pertes de force, qui sont considérées comme le meilleur marqueur indirect des dommages musculaires (Warren *et al.*, 1999), très variables immédiatement après l'exercice et également

2 jours post-exercice. Cependant, les mécanismes explicatifs de ces dommages et de leurs variabilités causés par le régime de contraction excentrique restent encore relativement méconnus. Alors qu'il a été proposé suite à des expérimentations sur le modèle animal (i.e. fibre isolée) que les dommages musculaires étaient majoritairement expliqués par des facteurs mécaniques, notamment l'amplitude de l'étirement ainsi que la tension produite sur le muscle étiré (Lieber & Fridén, 2002 ; Morgan & Proske, 2004), ces facteurs explicatifs n'avaient pas encore, à notre connaissance, été démontrés chez l'homme. De plus, le régime excentrique présente des différences notables au niveau nerveux par rapport aux régimes de contractions isométriques et concentriques, avec notamment une activité



**Fig. 3 - Relation entre la perte de force mesurée immédiatement après un exercice excentrique fatiguant et la perte de force mesurée 48 h après le même exercice excentrique fatiguant (POST 48 H). On constate que les individus présentent une grande variabilité de réponse. Les individus avec les pertes de force les plus élevées immédiatement post-exercice présentent les pertes de force les plus importantes 48 h après (Données non publiées issues de différentes expérimentations sur les muscles quadriceps).**

électromyographique (EMG), un niveau d'activation et un réflexe H plus faibles lors de contractions excentriques en comparaison aux autres modes de contractions, indiquant une spécificité nerveuse de ce régime de contraction (Duchateau & Enoka, 2016). Il nous semblait donc déterminant d'examiner la spécificité des paramètres nerveux et mécaniques observée lors de contractions excentriques et de la mettre en lien avec les dommages musculaires induits, afin de comprendre si la spécificité nerveuse et mécanique de la contraction excentrique pourrait en partie expliquer les dommages musculaires supérieurs associés à ce régime de contraction (voir partie 2 – chapitre 4).

Alors que l'excentrique apparaît comme une modalité de contraction pouvant favoriser les dommages musculaires, des travaux, notamment ceux menés par notre équipe de recherche, ont rapporté que les dommages musculaires pouvaient également être très sévères à la suite de

contractions isométriques électro-induites (**Jubeau *et al.*, 2008** ; Mackey *et al.*, 2008). De manière intéressante, il a également été observé que des contractions isométriques électro-induites (ES) généraient une fatigue neuromusculaire et métabolique supérieure à celle observée à la suite de contractions volontaires de même intensité, suggérant une spécificité de l'ES, notamment en terme de recrutement des unités motrices (Vanderthommen *et al.*, 2003 ; Gregory & Bickel, 2005 ; McNeil *et al.*, 2006 ; Theurel *et al.*, 2007 ; Maffioletti, 2010). Cependant, ces études utilisaient des méthodologies qui ne permettaient pas de discriminer précisément la demande métabolique de chacun des muscles et/ou de comparer les conditions à leur intensité maximale. Une part de notre activité de recherche s'est également consacrée à investiguer les réponses neuromusculaires et métaboliques associées à l'ES (voir partie 2 – chapitre 4).

Ma synthèse de recherche sera présentée en deux grandes parties. La première présentera mes travaux effectués sur la fatigue et ses conséquences sur la performance. La seconde portera une attention particulière à mes recherches sur les dommages musculaires induits par des contractions excentriques ou électro-induites, en focalisant sur les réponses physiologiques spécifiques de ces deux modalités de contraction.

### **3 - LA FATIGUE : RÔLE DES FACTEURS CENTRAUX ET IMPACT SUR LA PERFORMANCE**

#### **Le cerveau, facteur limitant de la performance**

Depuis les travaux de Mosso en 1891 (Mosso, 1891), démontrant le rôle du cerveau dans la fatigue induite par l'exercice, de nombreux travaux ont émergé visant à caractériser l'impact des facteurs centraux dans la fatigue (Amann & Dempsey, 2016 ; Taylor *et al.*, 2016 ; Carroll *et al.*, 2017). Une partie de mes travaux de recherche se sont inscrits dans cet objectif de comprendre comment les facteurs centraux peuvent être des processus explicatifs de la fatigue induite par l'exercice prolongé ou intermittent.

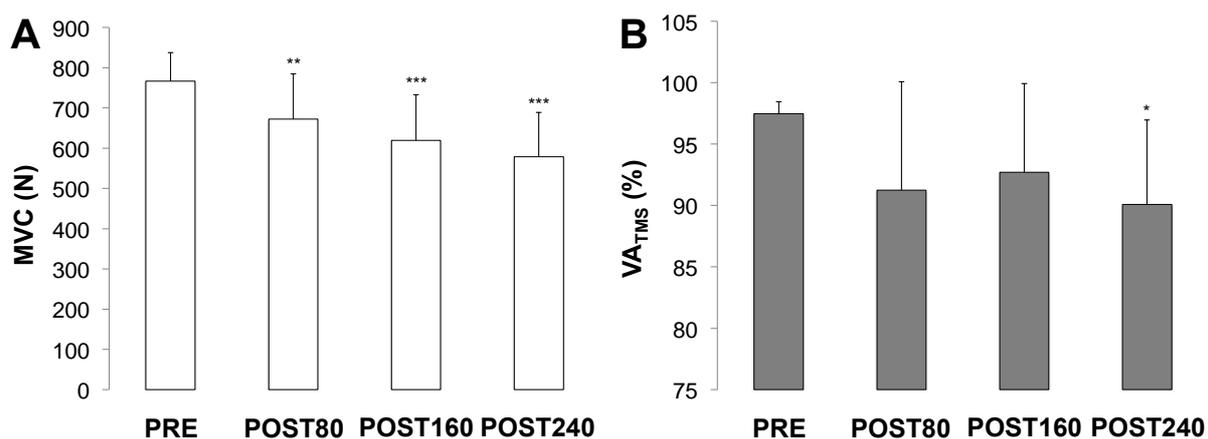
#### ***Lors de l'exercice prolongé***

De nombreux auteurs ont déjà montré que l'altération de la performance lors des efforts prolongés en cyclisme ou en course à pied pouvait être imputable à une diminution de la commande descendante dirigée vers les muscles effecteurs (Lepers *et al.*, 2000 ; Millet & Lepers, 2004 ; Place *et al.*, 2004 ; Racinais *et al.*, 2007). En effet, ces études ont par exemple rapporté des diminutions significatives du niveau d'activation à l'aide de la technique de « Twitch interpolation » et/ou de l'activité électromyographique (EMG) normalisée (Fig. 1) à la suite de 5 h de vélo et/ou de course à pied (Lepers *et al.*, 2000 ; Place *et al.*, 2004). Cependant, ces études s'étaient limitées à des mesures globales de la commande descendante, telles que le niveau d'activation ou bien encore l'EMG normalisée. La technique de stimulation magnétique transcrânienne (TMS), dont le principe repose sur l'utilisation d'un champ magnétique afin d'exciter les tissus nerveux corticaux, a aussi été utilisée pour inférer sur des mécanismes corticaux permettant de discriminer plus finement les sites possibles d'altérations nerveuses à la suite d'un exercice (Taylor & Gandevia, 2001). Ainsi, afin d'évaluer plus précisément les mécanismes centraux associés à l'exercice prolongé, nous avons utilisé la TMS pour déterminer si l'exercice prolongé impactait l'excitabilité corticale, l'activation corticale ainsi que les processus d'inhibitions intra-corticales (Fig. 1).

Pour cela, dix sportifs sains ont participé à notre étude (Jubeau *et al.*, 2014), consistant à pédaler pendant 4 h (3 sessions de 1 h 20 min entrecoupées de 25 min de tests neuromusculaires) sur un ergocycle à une puissance correspondant à 45 % de leur puissance maximale aérobie

préalablement évaluée. Avant, et immédiatement après chaque session, des tests neuromusculaires étaient effectués. Ces tests consistaient en l'évaluation de la capacité de production de force maximale, ainsi que des paramètres centraux et périphériques associés. Les facteurs centraux étaient évalués par l'activation volontaire, mesurée par (i) l'intermédiaire de la technique de « twitch interpolation » au niveau du nerf moteur via la stimulation électrique ( $VA_{FNES}$ ), ou (ii) par l'intermédiaire de la TMS au niveau du cortex moteur ( $VA_{TMS}$ ). L'excitabilité corticale, évaluée par l'amplitude normalisée des potentiels évoqués moteurs (MEP), ainsi que l'inhibition intra-corticale, estimée à l'aide de la période de silence, étaient aussi investiguées. Enfin, les facteurs périphériques étaient évalués par l'intermédiaire des propriétés électriques et contractiles, i.e. onde M et amplitude des doublets évoqués par stimulation électrique du nerf moteur au repos, respectivement (Fig. 1).

Comme le montre la Fig. 4, la capacité de production de force des muscles extenseurs du genou a significativement diminué à la fin des 4 h de pédalage (- 25%). Cette perte de force s'expliquait notamment par une diminution du niveau d'activation évoqué par stimulation électrique ( $VA_{FNES}$ ) en accord avec la littérature existante (Place *et al.*, 2004). De manière intéressante,  $VA_{TMS}$  était aussi significativement réduit à la suite des 4 h de vélo. Alors qu'aucune modification de la période de silence n'était observée à la suite de l'exercice, une augmentation significative de l'amplitude normalisée des MEP était notée sur les muscles rectus femoris et vastus lateralis. Les propriétés électriques et contractiles étaient également significativement diminuées à la suite de l'exercice prolongé.



**Fig. 4** Contractions maximales volontaires (MVC) des muscles extenseurs du genou (panel A) et niveau d'activation volontaire corticale évalué par stimulation magnétique transcrânienne ( $VA_{TMS}$ , panel B) mesurés avant (PRE), et immédiatement après 80 min (POST80), 160 min (POST160) et 240 min (POST240) de pédalage. \*, \*\*, \*\*\* significativement différent de Pre pour  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$  et  $P < 0.001$ , respectivement (adaptée selon Jubeau *et al.*, 2014).

Cette étude nous a donc permis de mettre en évidence que les facteurs centraux, en particulier l'activation corticale et l'excitabilité corticale, sont impactés par un exercice prolongé, même

si les facteurs musculaires contribuent largement à la fatigue induite. Malgré une augmentation significative de l'excitabilité corticale, cette dernière ne permet pas de contrecarrer les effets délétères de l'exercice sur la capacité d'activation du cerveau.

Alors que les facteurs centraux limitent la performance lors d'exercices prolongés réalisés dans ces conditions environnementales normales, il est probable que ces derniers demeurent plus sensibles à des conditions environnementales particulières, telles que l'altitude. L'altitude, caractérisée par la limitation des apports en oxygène, i.e. hypoxie, pourrait en effet exacerber les altérations des facteurs centraux, i.e. activation volontaire, excitabilité corticale, oxygénation cérébrale, au repos ou lors de l'exercice, en raison de la forte sensibilité du cerveau, et notamment des neurones, à l'oxygène (Neubauer *et al.*, 1990 ; Dillon & Waldrop, 1992 ; Neubauer & Sunderram, 2004).

Dans un premier temps, nous avons voulu vérifier l'effet d'une exposition prolongée à l'hypoxie sur les paramètres d'activation corticale, d'excitabilité corticale et d'inhibition intra-corticale au repos (Rupp *et al.*, 2012), dans la mesure où les résultats provenant de la littérature étaient particulièrement contrastés (Szubski *et al.*, 2006 ; Miscio *et al.*, 2009 ; Goodall *et al.*, 2010). Dans cette étude, les participants étaient confrontés à deux durées d'exposition (1 h et 3 h) en hypoxie ( $F_{iO_2}$  : 12%, altitude simulée : ~ 4000 m) et normoxie. L'hypoxie était induite par inhalation d'un mélange gazeux appauvri en oxygène. L'activation corticale, l'excitabilité corticale et l'inhibition intra-corticale via TMS ont été évaluées après chaque durée d'exposition. Il ressort de cette étude que l'excitabilité corticale et l'inhibition intra-corticale étaient altérées par 3 h d'exposition à l'hypoxie (Fig. 5 et Fig. 6), alors qu'1 h d'exposition n'induisait aucune modification de ces paramètres. L'activation corticale, n'était quant à elle pas modifiée, quelle que soit la durée d'exposition.

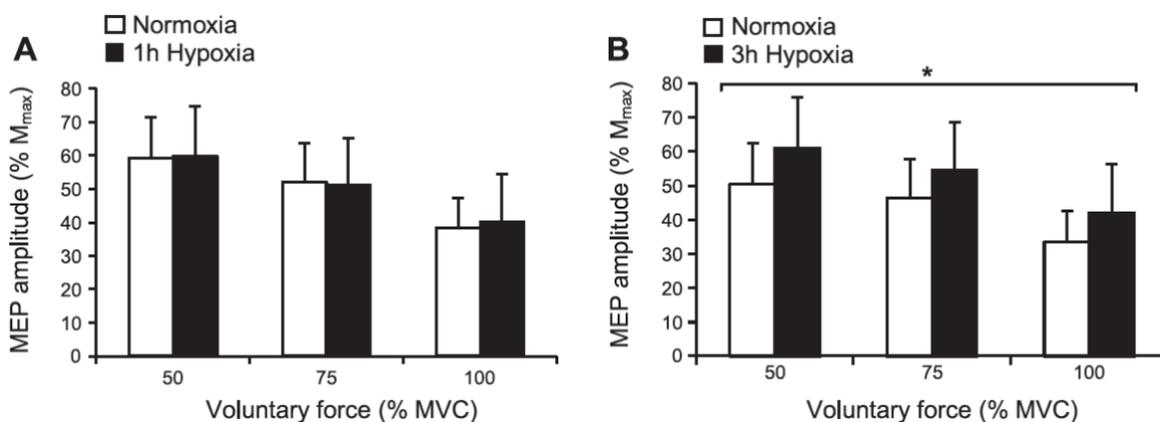
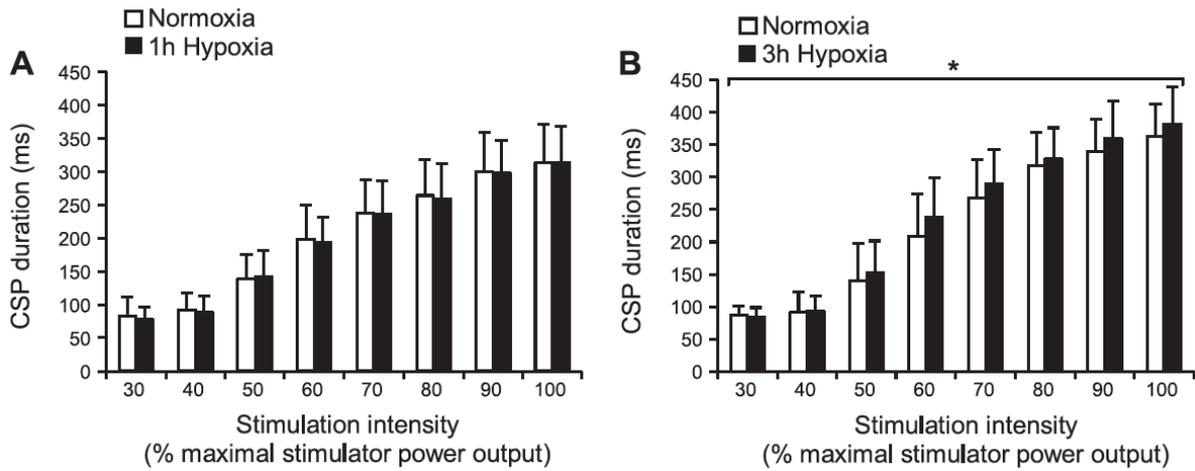


Fig. 5 Amplitude des potentiels évoqués moteurs (MEP) normalisée par l'onde M maximale ( $M_{max}$ ) évoqués lors de contractions volontaires sous maximales et maximales après 1 h (panel A) et 3 h (panel B) d'exposition hypoxique et normoxique. \* significativement différent entre les deux conditions pour  $P < 0.05$  (tirée de de Rupp *et al.*, 2012).



**Fig. 6** Durée de la période de silence corticale (CSP) en fonction de l'intensité de stimulation (en % de la puissance du stimulateur) après 1 h (panel A) et 3 h (panel B) d'exposition hypoxique et normoxique. \* significativement différent entre les 2 conditions pour  $P < 0.05$  (tirée de de Rupp *et al.*, 2012).

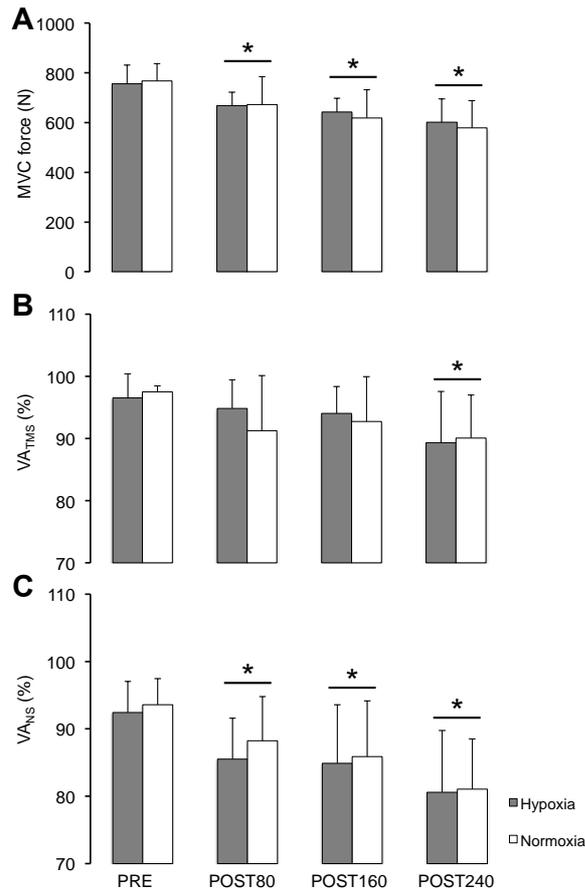
Ces modifications des paramètres centraux avec l'exposition hypoxique peuvent être mises en lien avec les modifications de l'oxygénation cérébrale et musculaire, mesurées par spectroscopie dans le proche infra-rouge (NIRS), à la suite d'une exposition prolongée à l'hypoxie (4 h), confirmant qu'au repos les facteurs centraux sont très sensibles au stimulus hypoxique (Rupp *et al.*, 2013).

Les facteurs centraux étant sensibles à l'hypoxie au repos, il nous importait ensuite d'évaluer si cette sensibilité du cerveau à l'hypoxie était majorée lors de l'exercice et pouvait ainsi expliquer la baisse de performance lors de l'exercice en hypoxie. De nombreux travaux, notamment une de nos premières études, avaient déjà montré que les processus centraux étaient modifiés lors de l'exercice en hypoxie (Millet *et al.*, 2012), ce que nous avons aussi documenté dans une revue de littérature détaillée à ce sujet (Verges *et al.*, 2012). Parmi ces travaux, ceux de Goodall *et al.* (2010, 2012) revêtent un caractère particulièrement pertinent. En effet, ces auteurs ont évalué la fatigue périphérique et supraspinale dans deux conditions (hypoxie  $\text{FiO}_2$  : 13% et normoxie) lors d'un exercice isolé (extension de genou) et global (vélo à 80% de PMA). Ils ont montré que la fatigue supraspinale était majorée lors de l'exercice réalisé en condition hypoxique par rapport à la condition normoxique, démontrée par une réduction significative du niveau d'activation corticale. Cette réduction était significativement corrélée à une diminution de l'oxygénation cérébrale. Ces auteurs ont ainsi conclu que l'altération de l'activation corticale lors de l'exercice en hypoxie était expliquée en partie par la diminution de l'oxygène disponible pour le cerveau. Cependant, dans les études précédentes, les exercices étaient généralement de courte durée, réalisés à de très hautes intensités, et ce, jusqu'à épuisement (Amann *et al.*, 2007 ; Goodall *et al.*, 2010, 2012), ce qui semble fort éloigné des efforts réalisés en altitude (e.g. ski

de randonnée, course en montagne). Etant donné que l'altération des processus centraux est très influencée par la durée d'exercice (Martin *et al.*, 2010), nous avons émis l'hypothèse que les facteurs centraux seraient plus altérés suite à un effort prolongé en hypoxie par rapport au même effort en normoxie. L'originalité de notre travail résidait dans la comparaison des deux conditions (hypoxie et normoxie) à des puissances relatives. Ce choix semble plus pertinent au regard de la différence de puissance atteinte en fin d'exercice maximal aérobie dans les deux conditions (Jubeau *et al.*, 2017).

Ainsi, le même protocole que celui présenté précédemment en normoxie a été utilisé ici, i.e. 4 h de pédalage entrecoupés de tests neuromusculaires. Les participants effectuaient l'exercice dans deux conditions différentes de manière aléatoire : en normoxie et en hypoxie ( $F_{iO_2}$  : 12%). L'exercice consistait à pédaler à 45 % de la puissance maximale aérobie mesurée dans les mêmes conditions (hypoxie ou normoxie). La puissance maximale était donc significativement inférieure en condition hypoxique ( $254 \pm 34$  W) par rapport à la condition normoxique ( $339 \pm 51$  W). Lors de l'exercice de vélo, l'oxygénation cérébrale était mesurée en continu via NIRS. Les résultats de cette étude ont montré que la fatigue, évaluée par la perte de force lors de contractions maximales volontaires des muscles extenseurs du genou, était similaire à la suite de l'exercice de pédalage de 4 h entre les deux conditions (-21% et -25% en hypoxie et normoxie, respectivement (Fig. 7). De la même manière, aucune différence entre les deux conditions n'était observée sur les modifications d'activation volontaire mesurée par TMS ou stimulation électrique, de MEP, de période de silence et d'onde M. Par contre, l'oxygénation cérébrale était significativement diminuée en hypoxie alors qu'aucun changement n'était observé en normoxie.

Ces travaux nous ont permis de montrer que lorsque l'exercice est réalisé à une intensité faible et à même puissance relative, la fatigue supraspinale n'était pas exacerbée en condition hypoxique. Malgré une puissance lors de l'exercice en hypoxie inférieure, la fatigue supraspinale était similaire dans les deux conditions, ce qui suggère qu'elle pourrait être fortement liée à la baisse d'oxygénation cérébrale observée en hypoxie, montrant ainsi la forte sensibilité du cerveau au manque d'oxygène lors de l'exercice. Cette sensibilité du cerveau au stimulus hypoxique a notamment été conforté par nos travaux, à l'aide d'imagerie par résonance magnétique, rapportant une augmentation significative du volume cérébral à la suite d'une exposition à l'hypoxie ; cette augmentation étant majorée par la réalisation d'un exercice (Rupp *et al.*, 2014).



**Fig. 7** Contractions maximales volontaires (MVC) des muscles extenseurs du genou (panel A) et niveaux d'activation volontaire évalués par stimulation magnétique transcrânienne (VA<sub>TMS</sub>, panel B) et par stimulation électrique (VA<sub>NS</sub>, panel C) mesurés avant (PRE), et immédiatement après 80 min (POST80), 160 min (POST160) et 240 min (POST240) de pédalage en hypoxie (hypoxia) et normoxie (normoxia). \* significativement différent de Pre pour P < 0.05 (adaptée selon Jubeau *et al.*, 2017)

*Nos travaux ont ainsi révélé la forte contribution des facteurs centraux dans la fatigue induite par l'exercice prolongé, qu'il soit réalisé en condition normoxique ou hypoxique. En effet, l'activation volontaire corticale (diminution) ainsi que l'excitabilité corticale (augmentation) sont toutes les deux impactées par l'hypoxie et/ou l'effort prolongé, provoquant des diminutions de la capacité de production de force qui induisent une diminution de performance. La diminution de l'oxygénation cérébrale (au repos ou à l'effort), associée au manque d'oxygène en hypoxie, pourrait en partie expliquer l'altération des processus centraux.*

### ***Lors de l'exercice intermittent***

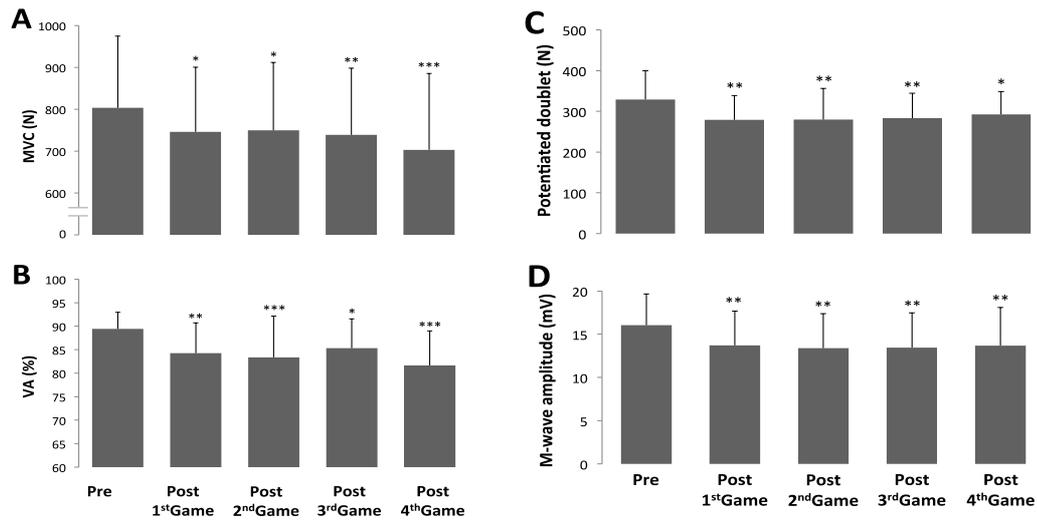
Lors d'activités intermittentes, contrairement aux efforts continus, des temps de récupération alternent avec des temps d'effort plus ou moins longs. Les sports de raquette, comme les sports collectifs, respectent cette règle d'alternance entre des périodes d'efforts effectuées à des intensités variables (e.g. sprints, sauts) et des périodes d'activité de faible, voire très faible intensité. Peu d'études ont évalué la fatigue associée aux efforts lors des sports de raquette (Girard & Millet, 2008). Girard *et al.* (2008, 2010) ont observé une perte de force significative des muscles extenseurs du genou après 3 h de tennis et après 1 h de squash. Cependant, aucune étude, à notre connaissance, n'avait démontré la présence d'une fatigue neuromusculaire suite à une compétition de tennis de table. Toutefois, en tennis de table, les dimensions du terrain sont relativement faibles et induisent de très faibles déplacements et très peu de sauts (Lees, 2003). De fait, il n'était donc pas évident que les muscles des membres inférieurs soient fortement sollicités. Pour cela, il nous apparaissait également essentiel de quantifier les efforts fournis par les membres inférieurs.

Ces travaux présentaient un double objectif : (i) caractériser la fatigue neuromusculaire (facteurs centraux et périphériques) induite par une compétition simulée de tennis de table et (ii) quantifier les efforts fournis par les membres inférieurs. Pour cela, deux séries d'expérimentations ont été réalisées auprès de pongistes experts, i.e. évoluant au niveau national. Dans la première, des tests neuromusculaires (i.e. force maximale volontaire, niveau d'activation volontaire et propriétés contractiles des muscles extenseurs de la jambe) ont été réalisés avant le premier match et immédiatement après chacun des quatre matchs simulés (5 sets) de tennis de table afin de caractériser la fatigue neuromusculaire (**Le Mansec *et al.*, 2017**). Une analyse temporelle (durée moyenne d'un point, temps de récupération entre deux points, répartition des points selon leur durée, temps de jeu effectif) ainsi qu'une analyse des efforts (actions de faible, moyenne et forte intensité) ont également été mises en place (**Le Mansec *et al.*, 2017**). Dans la deuxième série d'expérimentations, nous avons comparé l'activité musculaire des membres inférieurs au cours de frappes caractéristiques en tennis de table. Ainsi, l'activité musculaire via EMG de 8 muscles des membres inférieurs (gluteus maximus, biceps femoris, vastus medialis, vastus lateralis, rectus femoris, gastrocnemius medialis, gastrocnemius lateralis, soleus) a été analysée lors de 5 frappes typiques du tennis de table (topspin revers, lift coup droit, topspin coup droit, smash, flip) (**Le Mansec *et al.*, 2017**).

Nos résultats ont montré une diminution significative de la capacité de production de force maximale à l'issue de la compétition simulée ( $-13 \pm 9\%$ ) (Fig. 8A). Cette perte de force était

expliquée par une réduction significative du niveau d'activation volontaire (de  $89 \pm 4\%$  avant la compétition à  $82 \pm 7\%$  après la compétition) (Fig. 8B) et des propriétés électriques et contractiles des secousses évoquées électriquement ( $\sim -15\%$  pour le doublet potentialisé et l'amplitude de l'onde M) (Fig. 8C et Fig. 8D). Les efforts fournis par le joueur se catégorisaient ainsi :  $84 \pm 5\%$  des efforts correspondaient à des actions de faible et moyenne intensité alors que les actions de haute intensité représentaient  $16 \pm 5\%$ . Ces derniers résultats étaient corroborés à ceux observés dans la seconde série d'expérimentation. En effet, seules les frappes offensives telles que le smash, le top spin et le lift coup droit présentaient des niveaux d'activités relativement élevés ( $> 60\%$  de leur activité EMG maximale). Il convient aussi de souligner que les principaux groupes musculaires des membres inférieurs (i.e. extenseurs de la hanche, extenseurs du genou et fléchisseurs plantaires) sont fortement sollicités lors des frappes en tennis de table, expliquant ainsi la fatigue que nous avons pu observer sur les muscles quadriceps lors de notre première expérimentation.

Cette série de travaux a ainsi permis d'objectiver la fatigue induite par une compétition simulée de tennis de table et les efforts fournis par le joueur de tennis de table, composés majoritairement d'efforts de faible et moyenne intensités. Il est intéressant d'observer que les facteurs centraux limitent également la performance dans les activités intermittentes comme le tennis de table. Il restait à comprendre comment cette fatigue impactait la performance en tennis de table.



**Fig. 8** Contractions maximales volontaires des muscles extenseurs du genou (MVC, panel A), niveau d'activation (VA, panel B), amplitude du doublet potentialisé (Potentié doublet, panel C) et amplitude de l'onde M (M-wave amplitude, panel D) mesurés avant (Pre), et immédiatement après le premier (Post 1<sup>st</sup>Game), le second (Post 2<sup>nd</sup>Game), le troisième (Post 3<sup>rd</sup>Game) et le quatrième match (Post 4<sup>th</sup>Game) de tennis de table. \*, \*\*, \*\*\* significativement différent de Pre pour  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$  et  $P < 0.001$ , respectivement (tirée de Le Mansec *et al.*, 2017).

### La fatigue mentale et musculaire impacte la vitesse et la précision des balles

Nombreuses études se sont intéressées aux effets de la fatigue sur la performance sportive (e.g. Martin *et al.*, 2010 ; Millet, 2011 ; Robineau *et al.*, 2012 ; Rota *et al.*, 2014 ; Freitas *et al.*, 2016). Dans les sports de raquette, la performance d'un joueur s'évalue notamment par la qualité des balles et/ou volants. Cette dernière est généralement caractérisée par deux paramètres : la vitesse et la précision. Alors que certaines études ont évalué l'effet de la fatigue sur la vitesse ou la précision des balles ou volants (Davey *et al.*, 2002 ; Bottoms *et al.*, 2012), peu d'études n'avaient à ce jour étudié les deux paramètres simultanément, afin de comprendre comment les athlètes étaient en mesure de gérer le conflit vitesse-précision en situation de fatigue. À notre connaissance, seuls Vergauwen *et al.* (1998) et Rota *et al.* (2014) sont parvenus à évaluer en tennis ces deux paramètres simultanément en situation de fatigue. Ainsi, ces auteurs ont notamment rapporté une diminution de la vitesse aux services, associée à une diminution de la précision en condition de fatigue. Néanmoins, à ce jour, l'impact de la fatigue neuromusculaire sur la vitesse et la précision des balles au tennis de table reste méconnu.

De la même manière, la fatigue mentale, caractérisée par une augmentation de la sensation d'effort, a été rarement étudiée dans le contexte sportif, notamment des sports de raquette, alors que la multitude d'informations à traiter par le joueur dans des délais très courts pourrait générer de la fatigue mentale, conduisant à une baisse de performance. Seuls Smith *et al.* (2016) ont

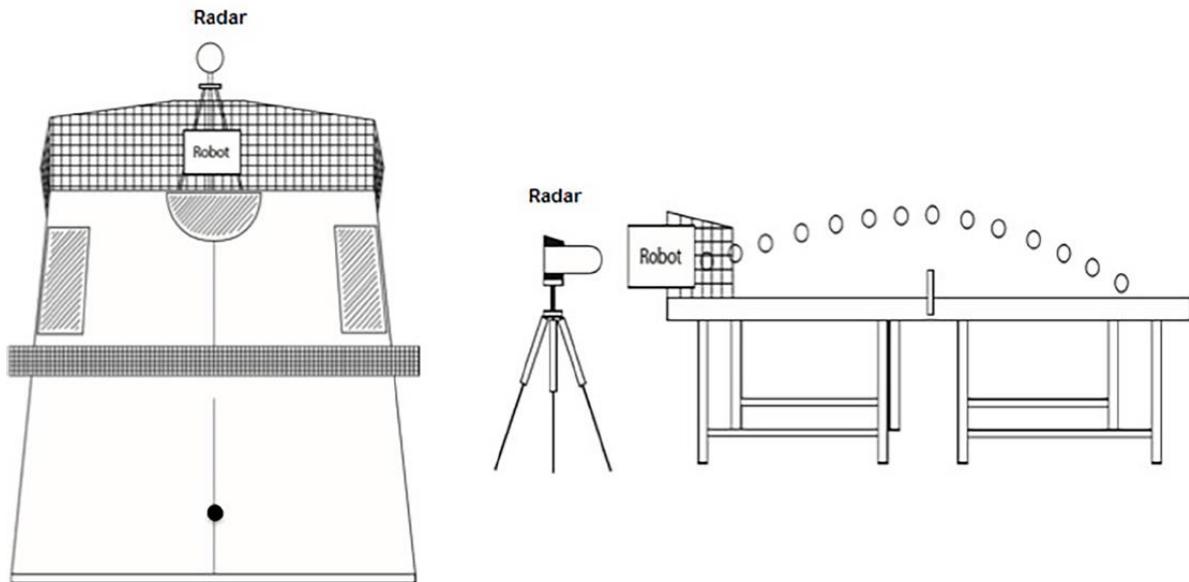
rapporté que la fatigue mentale impactait la capacité des joueurs de football à prendre de bonnes décisions en situation de jeu et dépréciait aussi leur performance sur un test spécifique de passes au football (Smith *et al.*, 2016), suggérant ainsi que la fatigue mentale, à l'image de la fatigue musculaire, engendre des effets négatifs sur la performance sportive. Étant donné que le joueur dispose d'un temps très faible pour prendre les informations, décider et frapper la balle au tennis de table, il est ainsi fort probable que la fatigue mentale puisse s'installer au cours de la compétition chez le joueur de tennis de table et ainsi impacter sa performance.

L'originalité de nos travaux résidait donc dans l'évaluation des effets de la fatigue mentale et musculaire sur la performance des joueurs de tennis de table, en particulier sur la vitesse et la précision des balles.

Nous avons pour cela préalablement proposé et validé un test permettant d'évaluer la vitesse et la précision des balles sur des joueurs débutants à experts en tennis de table (**Le Mansec *et al.*, 2016**). Brièvement, ce test consistait en la réalisation de 45 frappes au cours desquelles les joueurs devaient viser 3 cibles alternativement (Fig. 9). La précision et la vitesse des balles étaient analysées par l'intermédiaire de l'expérimentateur et d'un radar, respectivement. Les résultats ont montré que ce test spécifique était sensible et reproductible (CV compris entre 2 % et 9 % pour les paramètres mesurés), permettant ainsi d'évaluer la qualité de la balle en tennis de table.

Ensuite, nous avons mené une étude dont le but était d'investiguer les effets de la fatigue mentale et physique sur la performance en tennis de table (**Le Mansec *et al.*, en révision**). Pour cela, quatre conditions de tests ont été réalisées : une condition fatigue mentale (MF) à l'aide du test AX-CPT, une condition fatigue musculaire des muscles fléchisseurs des bras, une condition fatigue musculaire des muscles extenseurs de la jambe (les deux fatigues musculaires étaient induites à l'aide de contractions excentriques) et une condition contrôle (visionnage d'un film). Avant et immédiatement après chaque condition, le test de tennis de table, précédemment décrit, a été réalisé ainsi que des tests permettant d'évaluer la fatigue mentale (BRUMS, NASA) et la fatigue musculaire (force maximale). Nos résultats montrent que le sentiment de fatigue a augmenté après les trois protocoles de fatigue tandis que la capacité de production de force a diminué uniquement suite aux conditions de fatigue musculaire. La précision de la balle était altérée dans les conditions de fatigue mentale et fatigue musculaire des fléchisseurs des bras ( $-4 \pm 7\%$  et  $-7 \pm 8\%$ , respectivement ; Fig. 10B). Alors que la vitesse de la balle a augmenté à la suite de la fatigue musculaire des fléchisseurs des bras ( $+3 \pm 4\%$ ), elle a diminué dans la condition fatigue mentale ( $-2 \pm 4\%$  ; Fig. 10A). L'indice de performance, qui est un indicateur englobant la précision et la vitesse de balle, était également significativement altéré dans les

deux conditions, suggérant que la qualité des balles était moins bonne en condition de fatigue. La fatigue musculaire induite sur les muscles extenseurs de la jambe n'a eu que peu d'effet sur la vitesse ou la précision des balles.



**Fig. 9** Représentation schématique du test spécifique de tennis de table visant à évaluer la qualité (vitesse et précision) des balles. Les zones hachurées représentent les trois cibles à atteindre alternativement pour le joueur. Le point noir correspond au point d'impact de la balle envoyée par le robot que le joueur devait frapper. Un radar était positionné en face du joueur pour mesurer la vitesse des balles.

*Ces travaux ont ainsi permis de montrer que la fatigue mentale et la fatigue musculaire ont des effets délétères sur la performance en tennis de table, ce qui doit notamment être pris en considération dans les programmes d'entraînement des sportifs. En effet, l'ensemble des aptitudes physiques et mentales sont à entraîner afin d'optimiser la performance des pongistes.*

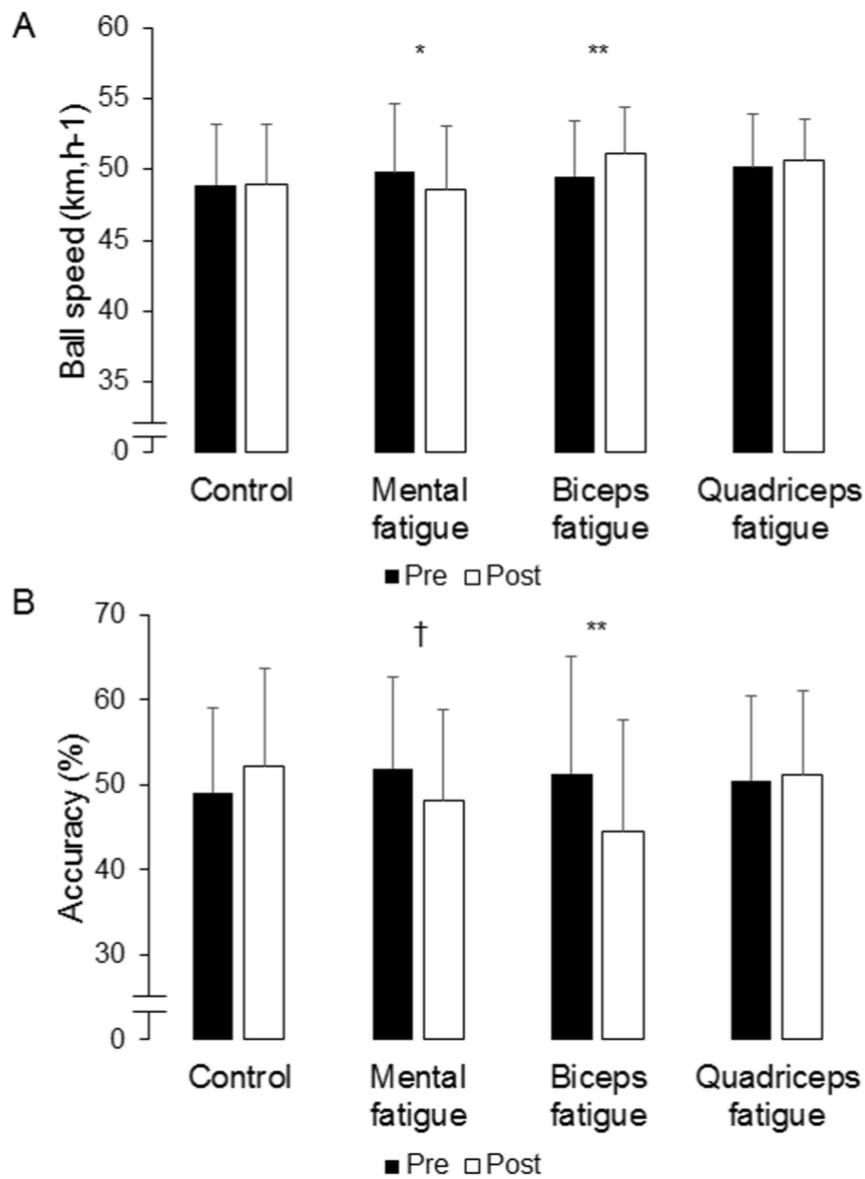


Fig. 10 Paramètres du test de tennis de table (vitesse de balle ou ball speed, panel A ; précision ou accuracy, panel B) mesurés avant et immédiatement après la condition contrôle (Control), la condition fatigue mentale (Mental fatigue), la condition fatigue musculaire des muscles fléchisseurs des coudes (Biceps fatigue), la condition fatigue musculaire des muscles extenseurs du genou (Quadriceps fatigue). \*, \*\* significativement différent de Pre pour  $P < 0.05$ , et  $P < 0.01$ , respectivement. †, tendance à une différence par rapport à Pre pour  $0.05 < P < 0.01$  (tirée de Le Mansec *et al.*, en révision).

#### 4 - LES DOMMAGES MUSCULAIRES : SPÉCIFICITÉ ET/OU QUANTITÉ ?

Un exercice inhabituel ou mené jusqu'à épuisement peut provoquer une fatigue neuromusculaire (partie 2 – chapitre 3), et dans les heures ou les jours suivants, des sensations douloureuses au niveau des muscles sollicités, i.e. douleurs musculaires. Ces dernières représentent un marqueur indirect de possibles dommages musculaires définis comme des altérations de l'ultrastructure musculaire. L'intensité de ces dommages dépend du régime de contraction utilisé, de l'intensité et de la durée de l'exercice (Nosaka, 2011). Il est cependant communément admis qu'un exercice à base de contractions excentriques induit des dommages musculaires élevés (Armstrong, 1984 ; Clarkson *et al.*, 1992) et supérieurs à ceux induits par des contractions isométriques et/ou concentriques. Cependant, des travaux ont également rapporté des dommages musculaires très sévères, et similaires à ceux observés suite à des contractions excentriques, après une série de contractions électro-induites (Crameri *et al.*, 2007 ; **Jubeau *et al.*, 2008** ; Mackey *et al.*, 2008).

Ainsi, mes travaux de recherche se sont principalement intéressés à ces deux modalités de contractions : l'excentrique et l'isométrique évoquée par électrostimulation (ES). Ils ont cherché à comprendre et à objectiver (i) les dommages musculaires induits par ces modalités de contractions et (ii) les réponses neuromusculaires et/ou métaboliques associées à ces modalités de contractions.

##### **La quantité de force produite n'explique pas forcément les dommages musculaires.**

L'électrostimulation est une méthode pouvant induire une fatigue précoce mais également des dommages musculaires sévères (Maffiuletti, 2010 ; **Nosaka *et al.*, 2011**). En effet, mes travaux de doctorat avaient notamment permis d'estimer les dommages et douleurs musculaires à la suite d'une séance de contractions isométriques par ES et de les comparer avec une séance de contractions volontaires d'intensité similaire. Ainsi, il avait été observé que la séance d'ES induisait des douleurs et des pertes de la capacité de production de force significativement supérieures à celles observées en volontaire (**Jubeau *et al.*, 2008**). Ces résultats suggéraient que la force produite pendant la séance, i.e. l'intégrale de la force ou aire sous la courbe de force, ne pouvait à elle seule expliquer les dommages induits. Nous avons proposé que la contrainte mécanique imposée à chaque fibre musculaire était supérieure en ES par rapport au volontaire en raison d'un volume musculaire activé inférieur et d'une sur-sollicitation des fibres musculaires continuellement activées (pas de rotation des unités motrices activées en ES).

Ainsi, cela induisait des variations localisées de contraintes et de déformations pouvant induire des dommages musculaires plus élevés en ES.

Ce résultat a été confirmé par la suite de nos travaux, notamment lors de mon contrat post-doctoral avec le professeur Nosaka. En effet, nous avons comparé des contractions isométriques ES à des contractions maximales volontaires isométriques, afin de se rapprocher des conditions réelles d'utilisation de ces modalités de contractions dans le milieu de l'entraînement sportif. Les participants réalisaient deux sessions (une condition sur chaque bras), l'une dans laquelle 50 contractions maximales volontaires des fléchisseurs du coude étaient réalisées (force moyenne sur l'ensemble des contractions :  $\sim 75\%$  MVC), et l'autre où les participants recevaient 50 contractions par ES à intensité maximale tolérée (force moyenne sur l'ensemble des contractions :  $\sim 35\%$  MVC), induisant ainsi une intégrale de force largement différente entre les deux modalités de contractions ( $5698 \pm 2031$  Nm.s pour le volontaire et  $2596 \pm 1012$  Nm.s pour l'ES, respectivement). Pour autant, nos résultats ont montré que les dommages musculaires, évalués par l'intermédiaire de la force maximale volontaire, des douleurs musculaires et des concentrations en créatine kinase, demeuraient significativement supérieurs à la suite de la séance ES par rapport à la séance volontaire (Fig. 11), démontrant de nouveau que l'ES, de part la spécificité du recrutement des unités motrices, peut générer de sévères dommages musculaires. Il convient cependant de souligner ici que les dommages musculaires sont atténués si la même session d'ES est réalisée quelques jours après la séance d'ES initiale, i.e. révélant un effet protecteur (Aldayel *et al.*, 2010b), comme cela avait été déjà démontré à la suite de contractions volontaires excentriques (McHugh *et al.*, 1999). Ces résultats suggèrent que le système neuromusculaire s'adapte également à la suite de contractions électro-induites. Une autre série de travaux a également permis de vérifier que les dommages musculaires induits par ES étaient liés à la spécificité (du recrutement) en ES, et non pas à ses caractéristiques (e.g. type de courant) (Aldayel *et al.*, 2010a, 2011). Ainsi, ces travaux ont comparé les réponses neuromusculaires, métaboliques et hormonales associées à deux types de courant, alternatif et par impulsions, ces derniers étant ceux les plus utilisés dans les programmes de rééducation et d'entraînement. Les participants réalisaient deux sessions d'ES à la même intensité (i.e. intégrale de force identique entre les deux sessions), l'une utilisant un courant alternatif, l'autre un courant par impulsions. Les réponses hormonales (i.e. hormone de croissance, testostérone, cortisol, IGF-1), métaboliques (i.e. oxygénation musculaire), et neuromusculaires (i.e. fatigue et dommages musculaires), étaient ainsi évaluées avant, immédiatement après et les jours suivant la séance. Des effets significatifs des deux sessions ont été observés sur la fatigue musculaire, sur les dommages musculaires ainsi que sur les réponses hormonales et

métaboliques. Cependant, aucune différence, excepté sur l'oxygénation musculaire (Aldayel *et al.*, 2011), n'est apparue entre les deux types de courant, suggérant que la force produite identique entre les deux types de courant et donc le stress mécanique identique qu'ils provoquent, serait le principal facteur explicatif des dommages similaires observés.

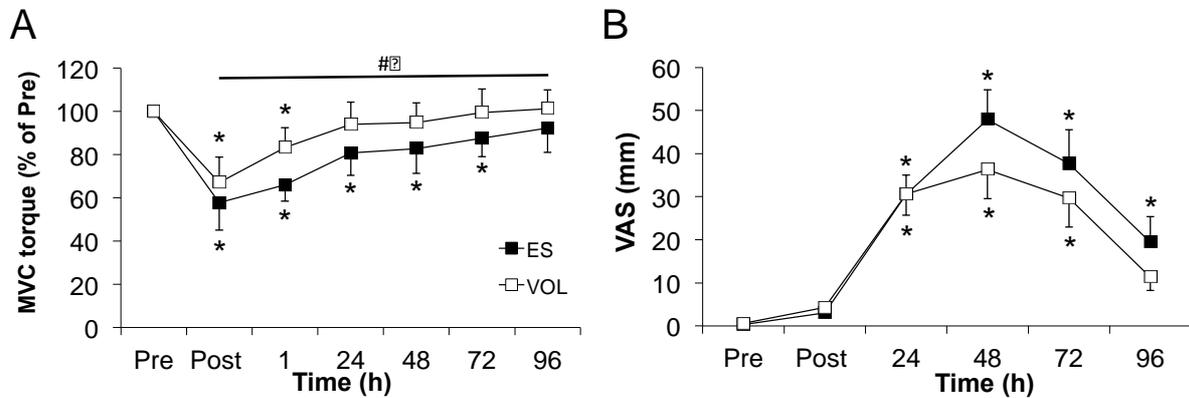


Fig. 11 Moment de force normalisé mesuré lors de contractions maximales volontaires isométriques des fléchisseurs du coude à 160° (MVC, panel A) et douleurs musculaires mesurées à l'aide d'une échelle visuelle analogique (VAS) avant (Pre), immédiatement après (Post) et à 1 h (pour le moment de force), 24 h, 48 h, 72 h et 96 h après 50 contractions maximales isométriques volontaires (VOL) ou par électrostimulation (ES) à intensité maximale tolérée à 160° de flexion du coude (tirée de Jubeau *et al.*, 2011). \* significativement différent de Pre pour  $P < 0.05$ . #, significativement différent de Vol pour  $P < 0.05$ .

De manière intéressante, nous avons rapporté des résultats similaires en excentrique (Doguet *et al.*, 2016b). En effet, en comparant deux modalités de contractions excentriques (isocinétique ou à charge constante) à la même quantité de travail sur les dommages musculaires, nous avons observé que les dommages n'étaient aucunement influencés par la modalité (isocinétique ou à charge constante) (Fig. 12) alors que ces dernières induisent des contraintes mécaniques différentes sur le système musculo-squelettique (Guilhem et coll. 2010). Il a été conclu que les dommages dépendaient d'une part de la quantité de travail réalisée pendant la séance et d'autre part de la spécificité mécanique et nerveuse de la contraction excentrique.

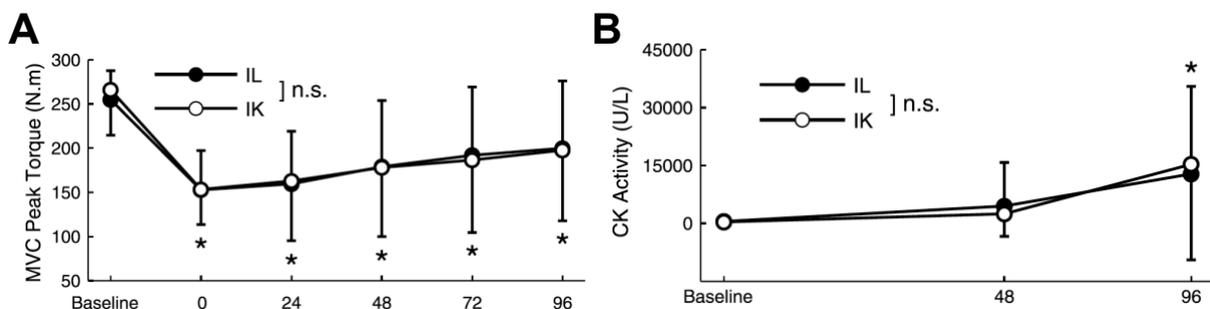


Fig. 12 Contractions maximales volontaires (MVC) des muscles extenseurs des genoux (panel A) et concentration en créatine kinase mesurées avant, immédiatement après et 24, 48, 72 et 96 h après une série de contractions excentriques isocinétiques (IK) ou isoload (IL). \*, significativement différent de Baseline pour  $P < 0.05$  (tirée de Doguet *et al.*, 2016b).

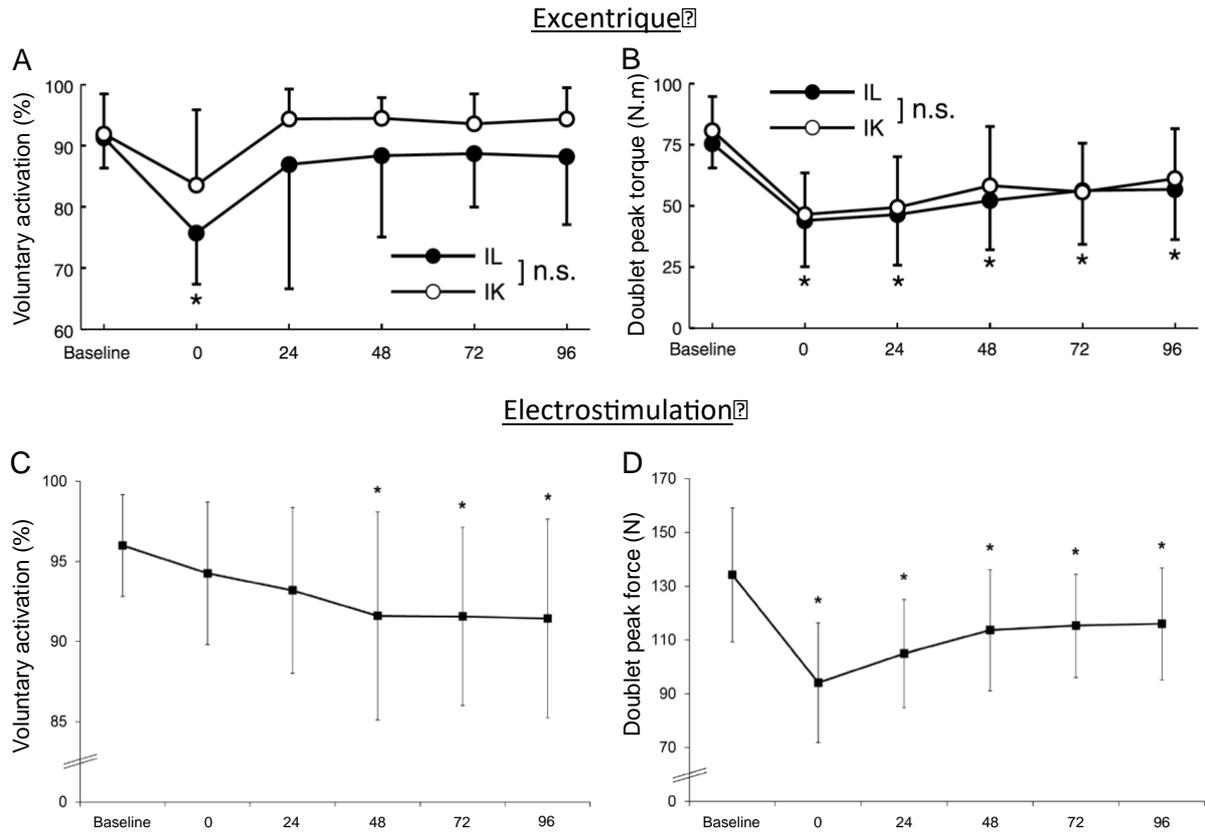
Pris dans leur ensemble, ces résultats indiquent que les dommages musculaires, évalués par la perte de la fonction musculaire, induits par ES ou en excentrique, sont en partie liés à la force produite lors de la séance, mais ils sont aussi et surtout liés aux spécificités nerveuses (i.e. recrutement des unités motrices) et/ou mécaniques de la contraction. La perte de la fonction musculaire, i.e. capacité de production de force, peut s'expliquer par des paramètres centraux et/ou périphériques. A ce jour, peu d'études s'étaient intéressées aux facteurs explicatifs de la perte de capacité de production de force induite par les dommages musculaires. Il nous semblait donc essentiel d'apporter des éléments de réponse.

**Les facteurs périphériques sont principalement altérés.**

Alors que les dommages musculaires sont définis par des altérations de l'ultrastructure musculaire et impliqueraient donc, a priori, majoritairement des altérations des facteurs périphériques, certains auteurs ont montré que les facteurs centraux pourraient également expliquer en partie les pertes de force observées les jours suivant la séance, en raison notamment des afférences douloureuses (de type III et IV) liées aux processus inflammatoires pouvant impacter l'activation volontaire (Martin *et al.*, 2004 ; Prasartwuth *et al.*, 2005 ; Racinais *et al.*, 2008). Nous avons donc cherché à investiguer les facteurs centraux et périphériques associés à la perte de force induite par les dommages musculaires en excentrique et en ES (Foure *et al.*, 2014 ; Doguet *et al.*, 2016a, 2016b) pour vérifier si les facteurs centraux pouvaient être impliqués dans la perte de force associée aux dommages musculaires. Pour cela, des tests neuromusculaires (MVC, niveau d'activation, réflexe H, propriétés électriques / contractiles) ont été réalisés avant, immédiatement après, et 24 h, 48 h, 72 h et 96 h après une séance de contractions excentriques et par ES sur les muscles extenseurs du genou. Nous avons dans une étude précédente démontré la bonne reproductibilité de nos mesures réflexes sur le muscle quadriceps, muscle peu utilisé dans l'investigation du réflexe H (Doguet & Jubeau, 2014).

Nos résultats montrent que la perte de force observée dans les deux conditions à l'issue des sessions était expliquée par des facteurs centraux (réduction du niveau d'activation, Fig. 13A, et diminution de l'activité réflexe) et périphériques (diminution de l'amplitude du doublet, Fig. 13B) immédiatement après la séance en excentrique alors que l'ES induisait uniquement une altération des facteurs périphériques après la séance (Fig. 13C et D). À l'inverse, les jours suivant la séance, la réduction de force était liée uniquement à des facteurs périphériques en excentrique alors qu'en ES, une réduction du niveau d'activation était observée à partir de deux jours post-séance. Il convient ici de souligner que des résultats identiques en excentrique ont été observés sur les muscles fléchisseurs plantaires (Doguet *et al.*, 2016a).

Ces résultats suggèrent que les facteurs centraux (notamment pour l'ES) et périphériques contribuent à la perte de force associée aux dommages musculaires en ES et en excentrique. L'implication des facteurs centraux dans la perte de force objectivée dans nos travaux peut notamment s'expliquer par la spécificité nerveuse de ces deux modalités de contractions.



**Fig. 13** Niveau d'activation (voluntary activation, panel A et C) et amplitude des doublets (doublet peak torque ou force, panel B et D) mesurés avant (Baseline), immédiatement après (0) et 24 h, 48 h, 72 h et 96 h après une séance d'excentrique isocinétique (IK) ou à charge constante (IL) (en haut, panel A et B) et par ES (en bas, panel C et D) (tirées de Foure *et al.*, 2014; Doguet *et al.*, 2016b). \* significativement différent de Baseline pour  $P < 0.05$

### Spécificité nerveuse et influence sur les dommages musculaires

En effet, il a été proposé que le recrutement des unités motrices lors de l'ES était différent de celui régissant les contractions volontaires (« principe de la taille ») (Henneman *et al.*, 1965 ; Gregory & Bickel, 2005). Mes travaux de doctorat s'étaient attachés à vérifier ces principes de recrutement par l'intermédiaire d'une méthode indirecte, démontrant une activation aléatoire et non sélective des unités motrices en ES (Jubeau *et al.*, 2007a), confirmée ensuite par nos travaux sur la potentialisation (Jubeau *et al.*, 2010). Ce recrutement spécifique en ES explique en partie le stress métabolique supérieur, évalué par l'oxygénation musculaire et/ou les concentrations en métabolites phosphorylés (adénosine triphosphate, phosphate inorganique et phospho-créatine), observé en ES par rapport aux contractions volontaires (Muthalib *et al.*, 2009, 2010 ; Jubeau *et al.*, 2015). Il est intéressant d'observer que les réponses métaboliques

sont notamment supérieures sur les muscles stimulés (**Muthalib et al., 2009 ; Jubeau et al., 2015**) et sont fortement corrélées à l'intensité de stimulation en ES (**Jubeau et al., 2015**).

De manière intéressante, l'excentrique est également associé à un comportement nerveux spécifique. En effet, il est maintenant classiquement admis qu'une contraction excentrique s'accompagne d'un contrôle moteur spécifique (Enoka, 1996 ; Aagaard *et al.*, 2000 ; Duchateau & Enoka, 2016) distinct de celui des contractions concentriques et isométriques. Cela a été démontré par une activité EMG moindre lors de contractions excentriques et par un niveau d'activation inférieur par rapport à des contractions isométriques et/ou concentriques (Babault *et al.*, 2001 ; Beltman *et al.*, 2004). Des modulations spécifiques au niveau spinal et/ou supraspinal, ont également été rapportées lors de contractions excentriques par d'autres auteurs (Gruber *et al.*, 2009 ; Duclay *et al.*, 2011 ; Duchateau & Enoka, 2016).

Cette spécificité nerveuse pourrait jouer un rôle dans la sévérité des dommages musculaires et notamment expliquer en partie la variabilité inter-individuelle des dommages musculaires induits par des contractions excentriques. Jusqu'alors, les facteurs nerveux avaient été uniquement investigués avant et après, mais jamais pendant, l'exercice et lors de contractions isométriques (Prasartwuth *et al.*, 2006 ; Hubal *et al.*, 2007 ; **Doguet et al., 2016b**), démontrant que les dommages et leur variabilité étaient majoritairement expliqués par des facteurs périphériques.

L'objectif de nos travaux était donc d'investiguer si la sévérité des dommages musculaires dépendait des facteurs centraux et/ou périphériques intervenant pendant et à la suite de contractions excentriques (**Doguet et al., 2016a**). Les participants ont réalisé des contractions excentriques maximales des fléchisseurs plantaires. Des tests neuromusculaires (MVC, niveau d'activation et propriétés contractiles) étaient réalisés avant, pendant, immédiatement après et 48 h après l'exercice excentrique. Nos résultats ont montré que, malgré une diminution significative de l'activation volontaire ainsi que des propriétés contractiles pendant l'exercice (Fig. 14), ces deux paramètres n'étaient pas significativement corrélés à la sévérité des dommages musculaires. Par contre, les diminutions de ces deux paramètres observées immédiatement après la séance lors de contractions isométriques étaient significativement corrélées à la perte de force mesurée 48 h après l'exercice. Ce résultat, i.e. aucune relation entre les facteurs nerveux mesurés pendant l'exercice et les dommages musculaires, pourrait également en partie s'expliquer par une limite méthodologique présente au sein de notre étude. En effet, le niveau d'activation a été mesuré à un seul angle articulaire (angle de 0° de la cheville), positionnant le groupe musculaire dans une position médiane, i.e. longueur musculaire moyenne. Or, nous avons également montré que les dommages musculaires étaient

en partie liés à la tension produite sur le muscle étiré à de grandes longueurs musculaires, i.e. à la contrainte mécanique (Guilhem *et al.*, 2016). En d'autres termes, les individus ayant le plus haut niveau de contrainte mécanique pendant l'exercice présentaient les dommages musculaires les plus sévères. Ce résultat était particulièrement original chez l'homme et venait confirmer les études réalisées chez l'animal (Morgan, 1990; Lieber & Fridén, 2002). Dans cette étude, nous avons également mis en lumière le rôle du tendon qui pourrait avoir une fonction de régulateur des dommages musculaires. En effet, l'élasticité du tendon d'Achille permettrait de diminuer l'amplitude de l'étirement des faisceaux musculaires (Guilhem *et al.*, 2016).

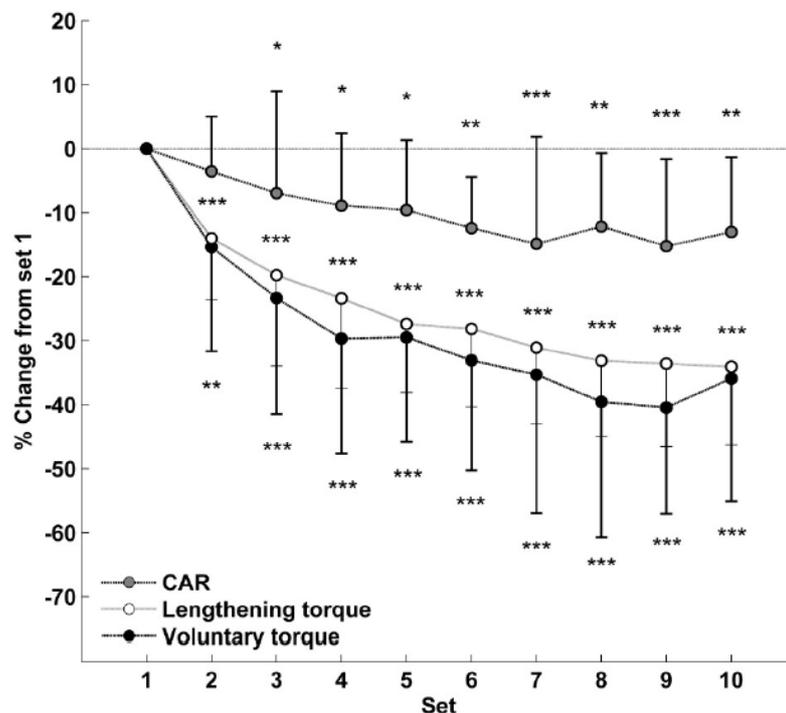


Fig. 14 Perte relative (en % de la 1<sup>ère</sup> série) du niveau d'activation (CAR, central activation ratio), des propriétés contractiles (Lengthening torque, doublet évoqué en excentrique) et du moment de force volontaire excentrique mesurée lors de chaque série (Set) de l'exercice excentrique. \*, \*\*, \*\*\* significativement différent du Set 1 pour  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$ , et  $P < 0.001$  (tirée de Doguet *et al.*, 2016a).

Il est fort probable également que les réponses neuromusculaires, en particulier les réponses nerveuses, associées à l'exercice excentrique dépendent de la longueur musculaire à laquelle l'exercice est réalisé, suggérant que des processus nerveux seraient régulés en fonction de la longueur musculaire. Cela pourrait en partie expliquer la forte variabilité inter-individuelle observée sur les dommages musculaires. Notre étude avait donc pour objectif de comparer l'activation volontaire au cours de contractions maximales isométriques, concentriques et excentriques des extenseurs de jambe à différents angles articulaires (Doguet *et al.*, 2017). Ainsi, des contractions maximales isométriques, concentriques et excentriques ont été réalisées par chaque participant à cette étude. Lors de chaque modalité de contraction, le niveau

d'activation était mesuré à 50°, 75° ou 100° de flexion du genou (0° = extension complète du genou). Le niveau d'activation augmentait entre 50° et 100° pour les contractions isométriques, concentriques et excentriques (Fig. 15). De plus, le niveau d'activation mesuré en excentrique était significativement inférieur à celui mesuré en isométrique et en concentrique pour les angles de 75° et 100°. Cette étude a donc confirmé la spécificité nerveuse de l'excentrique mais a surtout permis de montrer que cette spécificité était particulièrement observée à de grands angles articulaires, i.e. grandes longueurs musculaires.

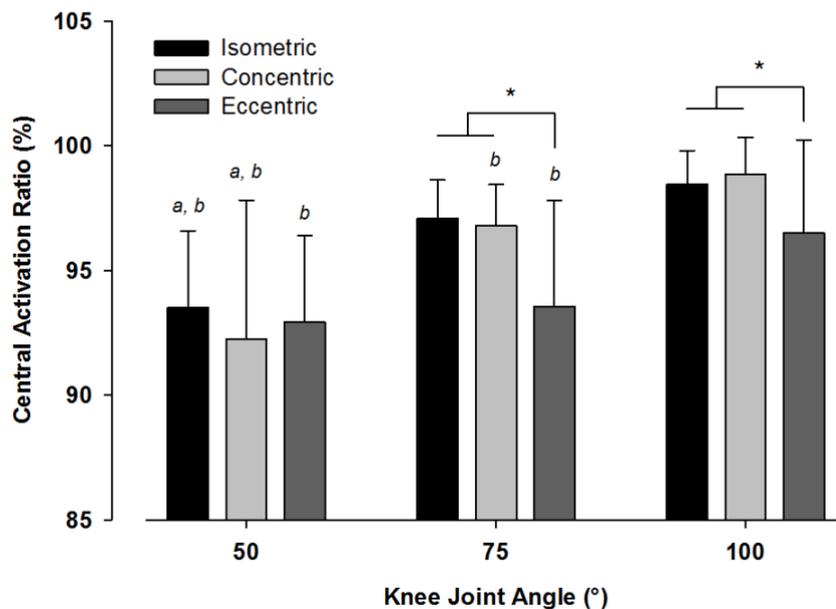


Fig. 15 Niveau d'activation (Central Activation Ratio) mesuré lors de contractions maximales isométriques (noir), concentriques (gris clair) et excentriques (gris foncé) à 50°, 75° et 100° d'angle du genou (knee joint angle, 0° extension complète de la jambe). \*, significativement différent de l'isométrique et du concentrique pour  $P < 0.05$ . a, significativement différent de 75° pour  $P < 0.05$ . b, significativement différent de 100° pour  $P < 0.05$  (tirée de Doguet *et al.*, 2017).

Afin d'évaluer l'interaction complexe des facteurs nerveux et mécaniques sur la survenue des dommages musculaires, nous avons mené des travaux investiguant de manière concomitante les caractéristiques mécaniques et nerveuses associées aux contractions excentriques maximales à de grandes longueurs musculaires des muscles extenseurs du genou ainsi que les marqueurs indirects des dommages musculaires subséquents. Nous émettons l'hypothèse que les paramètres mécaniques et nerveux observés à de grandes longueurs musculaires lors de contractions excentriques maximales peuvent expliquer la sévérité des dommages musculaires (Doguet *et al.*, en préparation).

Les participants ont réalisé une séance de contractions excentriques maximales isocinétiques des muscles extenseurs du genou. Le moment de force développé, l'allongement fasciculaire,

l'excitabilité corticale, l'inhibition intra-corticale ont été mesurés pendant l'exercice excentrique. Le moment de force isométrique et les douleurs musculaires ont également été mesurés avant, puis 24 h, 48 h et 96 h après l'exercice afin de déterminer indirectement la présence de dommages musculaires. Nos résultats ont montré la présence de dommages musculaires à l'issue de la séance avec une perte de force significative 24 h après la séance associée à une augmentation significative des douleurs musculaires. De manière intéressante, ces dommages musculaires étaient fortement corrélés à la combinaison du moment de force développé pendant la séance, de l'allongement fasciculaire et à l'excitabilité corticale ( $R^2 = 0,93$ ).

Cette étude a permis de mettre en lumière que la sévérité des dommages musculaires est déterminée par l'interaction des facteurs mécaniques (i.e. contrainte mécanique) et nerveux (excitabilité cortico-spinale) mesurée à de grandes longueurs musculaires lors de contractions excentriques maximales.

*Ces travaux ont ainsi permis de montrer que les dommages musculaires induits par des contractions excentriques et par ES sont déterminés par la force produite pendant la séance mais surtout par la spécificité au niveau mécanique et nerveux de ces modalités de contractions. En particulier, nous avons cherché à montrer le rôle des facteurs centraux lors des dommages musculaires induits par des contractions excentriques notamment aux grandes longueurs musculaires.*

## 5 - BILAN

Mes travaux de recherche se sont donc principalement focalisés sur les réponses neuromusculaires associées à des exercices fatigants et/ou traumatisants pouvant être réalisés avec des modalités de contractions spécifiques et/ou dans des conditions environnementales particulières.

Dans ces travaux, nous avons accordé une importance particulière aux facteurs centraux (activation volontaire, excitabilité corticale, inhibition intra-corticale, oxygénation cérébrale) et à la manière dont l'implication de ces derniers pouvaient expliquer la fatigue et/ou les dommages musculaires induits par l'exercice. Mes travaux ont ainsi mis en lumière la contribution importante et parfois sous-estimée des facteurs centraux dans la baisse de performance, associée à la fatigue, que ce soit dans des conditions environnementales normales lors d'exercices prolongés et/ou intermittents, ou particulières (hypoxie). Les conséquences de la fatigue (neuromusculaire et mentale) sur la performance ont également été objectivées permettant ainsi d'apporter des solutions concrètes aux athlètes, telles que la nécessité de préparer mentalement et/ou physiquement les athlètes pour retarder l'apparition de la fatigue et/ou la capacité à rester focaliser sur la tâche.

Le rôle des facteurs centraux a également été démontré dans la survenue et la sévérité des dommages musculaires, en lien notamment avec la spécificité nerveuse associée aux contractions ES et excentriques. Cette spécificité nerveuse a été particulièrement observée à de grandes longueurs musculaires en excentrique.

# **III - PERSPECTIVES DE RECHERCHE**

---

## ***1 - INTRODUCTION***

Les perspectives de recherche, que je vais détailler dans la suite de ce document s'inscrivent pleinement dans le programme scientifique du laboratoire « Motricité, Interactions, Performance » (EA 4334), notamment au sein des thèmes 1 « Production et estimation de la force » et 2 « Coordinations motrices ».

Dans ce contexte, je propose de développer des travaux s'inscrivant dans la continuité de ceux présentés dans la partie précédente, qui seront particulièrement centrés sur les réponses neuromusculaires associées à la fatigue et/ou aux dommages musculaires et/ou à différentes modalités de contractions et leurs conséquences sur la performance.

Trois grands projets seront principalement détaillés. Le premier sera dans la continuité de mes travaux sur la fatigue et les effets sur la performance en sports de raquette puisqu'ils viseront, à l'aide d'une approche interdisciplinaire, à évaluer des dispositifs pour limiter les effets délétères de la fatigue sur la performance en sports de raquette.

Le second cherchera à distinguer, par l'intermédiaire de paramètres neuromusculaires, la fatigue et les dommages musculaires en déterminant si la performance est altérée de manière similaire lorsque le système neuromusculaire est impacté par de la fatigue et/ou des dommages musculaires. Même s'il nous semble primordial d'aborder cette distinction, elle restera très délicate à objectiver au regard de la coexistence physiologique de ces deux phénomènes.

En dernier lieu, en lien avec le second projet, je souhaite continuer à discriminer les spécificités nerveuses liées à l'excentrique et ses effets sur les dommages musculaires, en me focalisant notamment sur l'effet protecteur, i.e. réduction des symptômes des dommages musculaires à la suite d'une seconde session d'un exercice traumatisant. Alors que des adaptations au niveau périphérique ont été observées, nous émettons l'hypothèse que le système nerveux s'adapte également et pourrait en partie expliquer la diminution des symptômes après une seconde session d'excentrique.

Le développement de ces axes de recherche n'exclut pas la participation à d'autres projets de recherche, auxquels je suis également fortement attaché. Je pense, en particulier, aux projets portant sur le vieillissement (projet Longévité-Mobilité-Autonomie, resp. Christophe Cornu) ou encore ceux associées à l'utilisation et au développement de la méthodologie « Supersonic Shear Imaging » (SSI, resp. Antoine Nordez) dans la compréhension des mécanismes physiologiques associés à et/ou impactant la transmission de force (e.g. dommages musculaires).



## 2 - FATIGUE ET PERFORMANCE EN SPORTS DE RAQUETTE

Ce projet s'inscrit pleinement dans la continuité des travaux menés sur le tennis de table (Thèse de Yann Le Mansec) et a fait l'objet de l'obtention d'un financement auprès du ministère des sports en 2015 (contrat n°15r16), mais le déblocage des financements n'a eu lieu qu'au printemps 2016. Ce projet, co-porté par Julie Doron et moi-même, associe le laboratoire « Sport, Expertise et Performance » de l'INSEP (Julie Doron), la fédération française de badminton et le laboratoire « Motricité, Interactions, Performance » de l'Université de Nantes. Nous sommes dans la phase de réalisation expérimentale et il fait donc partie des projets que je continuerai de mener dans les prochains mois.

Ce projet de recherche interdisciplinaire associant les champs de la psychologie et de la physiologie neuromusculaire vise à examiner les effets de la fatigue sur les paramètres psychologiques et physiologiques de la performance en badminton. Il vise aussi à évaluer si un programme d'optimisation des ressources psychologiques (programme basé sur la pleine conscience ou « mindfulness ») permet de minimiser les effets délétères de la fatigue sur les paramètres psychologiques, les paramètres du jeu (vitesse, précision du volant, déplacements...) et la performance en badminton en condition de fatigue.

Comme évoqué précédemment, la fatigue et ses conséquences dans les sports de raquette n'a été que très peu évaluée (voir partie 2 – Chapitre 3), notamment en badminton. Dans un premier temps, ce projet répliquera la méthodologie que nous avons mobilisée lors de nos études sur le tennis de table. En effet, dans une activité de haute intensité comme l'est le badminton (Phomsoupha & Laffaye, 2015) et à l'instar du tennis de table, la qualité des frappes effectuées par les joueurs est souvent décisive dans le fait de gagner ou de perdre le match. Les qualités essentielles d'une frappe sont généralement caractérisées dans les sports de raquette par la vitesse et la précision. Si plusieurs études ont mis en place des protocoles permettant d'évaluer la vitesse du volant (Phomsoupha & Laffaye, 2014) ou la précision des volants (Edwards *et al.*, 2005), il n'existe pas à notre connaissance de test validé permettant la mesure simultanée de ces deux paramètres en badminton, comme cela a pu être fait en tennis de table (**Le Mansec *et al.*, 2016**). Le premier objectif consistera donc à développer un test permettant de mesurer simultanément la vitesse et la précision des volants de manière sensible et reproductible. Pour cela, nous avons sélectionné le smash coup droit (Phomsoupha & Laffaye, 2015) car il représente l'une des frappes la plus fréquemment utilisée par les joueurs au cours des matches

(Abián-Vicén *et al.*, 2013). Un protocole similaire à celui utilisé en tennis de table sera mis en place. Brièvement, ce protocole consistera en 20 smashes successifs en visant alternativement des cibles à gauche et à droite du terrain, les volants étant distribués à l'aide d'un robot afin de standardiser la vitesse et la hauteur. Ainsi, la vitesse mesurée à l'aide d'un radar et la précision des volants pourront être évaluées.

Plusieurs études se sont intéressées aux effets de la fatigue sur ces deux paramètres (i.e. vitesse et précision) dans les sports collectifs. Par exemple, Royal *et al.* (2006) en water-polo n'ont pas trouvé de détérioration de la vitesse ou de la précision des tirs en situation de fatigue. Plus proche du badminton, des résultats contrastés, en partie liés aux différences entre les protocoles utilisés, ont été observés en tennis (Vergauwen *et al.*, 1998; Davey *et al.*, 2002; Lyons *et al.*, 2013; Rota *et al.*, 2014). Il a notamment été récemment montré que la fatigue des membres supérieurs induisait une diminution de la vitesse et de la précision des balles en tennis (Rota *et al.*, 2014). De la même manière, une fatigue musculaire et mentale impactait la précision des balles et la vitesse en tennis de table (**Le Mansec *et al.*, en révision**). À notre connaissance, il n'existe aucune étude s'étant intéressée à l'évolution de ces paramètres (précision et vitesse des volants) en situation de fatigue en badminton.

A l'instar des paramètres physiologiques, les facteurs psychologiques sont également essentiels en badminton (Lees, 2003). Ainsi, il a été observé que les paramètres psychologiques, notamment cognitifs, pouvaient également être impactés par la fatigue. Moore *et al.* (2012) ont démontré que la fatigue due à l'exercice entraîne une détérioration de la performance à des tâches de perception. Il est également intéressant d'examiner les effets de la fatigue sur l'allocation de l'attention. Hutchinson & Tenenbaum (2007) mettent en avant que le contenu des focalisations attentionnelles durant la pratique physique peut être modifié et influencé par l'intensité de la tâche. Ainsi, durant un exercice intense, l'attention serait dirigée de manière prédominante vers les indicateurs physiologiques de fatigue et ainsi détournée des éléments pertinents de la tâche. Cela pourrait expliquer en partie la dégradation des performances due à la fatigue.

Le deuxième objectif de ce projet sera donc d'évaluer les effets de la fatigue neuromusculaire sur les paramètres psychologiques et physiologiques de la performance en badminton. Pour cela, le test précédemment validé sera réalisé avant et après une séance fatigante visant à reproduire les efforts en badminton. Avant et après ce test, des évaluations des habiletés psychologiques seront également proposées. Nous émettons l'hypothèse que la fatigue neuromusculaire engendre une diminution significative de la vitesse des volants et/ou de la

précision des joueurs et qu'elle entraîne également des modifications du contenu des focalisations attentionnelles du joueur (i.e. l'objet sur lequel le joueur porte son attention).

Enfin le troisième objectif cherchera à évaluer si un programme d'optimisation des ressources psychologiques (entraînement mental basé sur la pleine conscience ou « mindfulness ») permet de minimiser les effets délétères de la fatigue sur les paramètres psychologiques, les paramètres du jeu (vitesse, précision du volant, déplacements...) et la performance en badminton, en condition de fatigue. L'originalité de ce projet sera donc de coupler des approches physiologiques (portées par moi-même) et psychologiques (portées par Julie Doron).

Dans un premier temps, l'attention sera portée spécifiquement sur l'entraînement mental avec l'acquisition et le développement de ressources psychologiques visant à aider les athlètes à s'adapter à l'une des principales contraintes de la pratique du badminton à haut niveau (i.e. fatigue).

Le concept d'entraînement mental, parallèlement à celui d'entraînement physique, technique ou tactique, vise l'amélioration de la performance sportive, grâce au développement d'aptitudes psychologiques ou « habiletés mentales » (Scanff, 2005). Il repose sur des aptitudes de base, qui sont ensuite utilisées, seules ou combinées, pour s'adapter aux besoins spécifiques des athlètes. L'entraînement mental envisage, suivant la nature des tâches et des objectifs visés, l'acquisition de méthodes ou de techniques particulières (Weinberg & Gould, 2011).

Traditionnellement, ces méthodes visent à optimiser la performance sportive en aidant à contrôler les facteurs internes et mentaux (e.g. émotions, pensées) qui affectent l'athlète (Gardner & Moore, 2006). Bien que ces techniques soient largement utilisées sur le terrain, l'ambiguïté des résultats provenant des études scientifiques ainsi que les biais méthodologiques soulevés n'attestent paradoxalement que faiblement de leur efficacité (Meyers *et al.*, 1996; Birrer & Morgan, 2010). En effet, l'attention portée aux états négatifs dans le but de les contrôler et/ou de les supprimer peut nuire à la performance sportive en détournant l'attention des éléments pertinents de la tâche à accomplir (Bertollo *et al.*, 2009). Ainsi, plutôt que de tenter de contrôler les états négatifs, il serait plus bénéfique pour les athlètes de développer des habiletés de pleine conscience et d'acceptation (Gardner & Moore, 2006). Cette notion de changement de paradigme est un principe central des interventions basées sur la pleine conscience (mindfulness).

Depuis plus d'une vingtaine d'années déjà, le concept de mindfulness connaît un intérêt croissant en psychologie. Ce concept désigne la faculté d'attention et de conscience à l'expérience présente. La définition la plus utilisée actuellement fait référence à « un état de

conscience qui résulte du fait de porter son attention intentionnellement au moment présent, sans juger, sur l'expérience qui se déploie moment après moment » (Kabat-Zinn, 1990). La mindfulness fait référence tant aux données sensori-motrices (par exemple, ce que la personne entend, voit etc.), cognitives (les cognitions et images mentales) et émotionnelles.

Si, en psychologie générale, l'efficacité et les mécanismes des thérapies cognitivo-comportementales basées sur la mindfulness ont fait l'objet de recherches, l'intérêt des praticiens et des chercheurs en psychologie du sport pour ces approches est beaucoup plus récent. Il a cependant été montré des effets bénéfiques de programme de mindfulness sur la performance dans différentes disciplines sportives (e.g. tir à l'arc, golf, course d'endurance) (De Petrillo *et al.*, 2009 ; Kaufman *et al.*, 2009 ; Thompson *et al.*, 2011). En France, à l'INSEP, un programme a été élaboré par une équipe de chercheurs et praticiens et appliqué auprès de sportifs de haut niveau et de jeunes sportifs en formation. Développé en 2006, ce programme a connu des évolutions basées sur les conclusions des recherches relatives aux interventions s'appuyant sur la pleine conscience en sport et des études qui visaient à mesurer son efficacité auprès de jeunes golfeurs (Bernier *et al.*, 2009) et de jeunes patineuses de haut-niveau (Bernier *et al.*, 2014). Ces travaux ont permis de démontrer les effets positifs de ce programme sur le développement des habiletés de mindfulness (e.g. acceptation), sur la régulation de l'attention et des émotions, sur les comportements à l'entraînement et en compétition et sur la performance sportive (Bernier *et al.*, 2009, 2014).

Les études mentionnées ci-dessus semblent indiquer des effets bénéfiques et prometteurs pour la performance sportive. Il semble donc primordial de continuer à évaluer l'efficacité de ces approches afin d'identifier et de préciser les mécanismes explicatifs psychologiques et physiologiques qui conduisent à une optimisation de la performance. Notre projet de recherche vise donc à approfondir les connaissances sur les mécanismes sous-tendant l'efficacité d'un programme « mindfulness » chez des badistes de haut niveau, et ce, plus particulièrement dans des conditions de fatigue. Nous examinerons particulièrement les effets sur les paramètres du jeu (vitesse, précision du volant, déplacements...) et les paramètres psychologiques en badminton, en condition de fatigue. Nous émettons l'hypothèse qu'un programme d'optimisation des ressources psychologiques basé sur la mindfulness permet d'améliorer les habiletés de régulation attentionnelle, émotionnelle et comportementale (i.e. mécanismes explicatifs) et que l'amélioration de ces habiletés permet de limiter les effets délétères de la fatigue sur les paramètres psychologiques, les paramètres du jeu (e.g. vitesse, précision du volant, déplacements) et la performance.

Pour vérifier ces hypothèses, le protocole utilisé ci-dessus, i.e. test de badminton et tests psychologiques réalisés avant et après une séance fatigante visant à reproduire les efforts en badminton sera effectué avant et après un programme d'entraînement « Mindfulness » de 8 semaines sur des joueurs de badminton de haut-niveau appartenant aux Pôles France de la fédération française de badminton. Afin de vérifier les effets du programme d'entraînement, un groupe contrôle homogène sera également mis en place et ce groupe recevra un programme d'entraînement de 8 semaines basé sur le principe de relaxation de Jacobson.

Dans un second temps, et en fonction des résultats observés dans cette première partie de projet, nous chercherons à évaluer les effets d'un programme d'entraînement physique visant à limiter la fatigue induite par l'exercice afin de minimiser la dégradation de performance. En effet, nous avons, par exemple, montré lors de notre doctorat qu'un programme d'électrostimulation de 4 semaines était capable de minimiser la fatigue neuromusculaire induite par une session d'électrostimulation, en partie due à une réduction de la fatigue centrale suite à la séance (**Jubeau *et al.*, 2007b**). Depuis quelques années, sont apparues des formes d'entraînement basées sur de la très haute intensité (HIT), appelés également entraînement à l'endurance de vitesse (pour revue voir Gibala & McGee, 2008 ; Iaia & Bangsbo, 2010). Ces formes d'entraînement ont démontré des effets très positifs sur l'amélioration de l'endurance et sur la répétition d'efforts intenses (sprints). En effet, Thomassen *et al.* (2010) ont rapporté une amélioration significative de la performance à répéter des sprints (10 sprints de 20 m) après deux semaines d'un entraînement haute intensité chez des joueurs de football. Ce type d'entraînement est donc fortement conseillé pour des activités sportives alternant des périodes d'activités intenses ou très intenses et des périodes de récupération, ce qui représente l'activité dans les sports de raquette, tels que le badminton. A notre connaissance, aucune étude n'a cherché à évaluer les effets de ce type d'entraînement sur la performance en sports de raquette en condition non-fatigante et fatigante. Il nous semblerait donc opportun, au regard de la spécificité de l'activité badminton (activité intermittente entrecoupant des périodes de hautes intensités et de récupérations), d'investiguer les effets d'un entraînement à très haute intensité sur la performance des badistes en situation normale ou en présence de fatigue. Nous émettons l'hypothèse que cette forme d'entraînement pourrait également minimiser les effets délétères de la fatigue sur la performance en badminton.

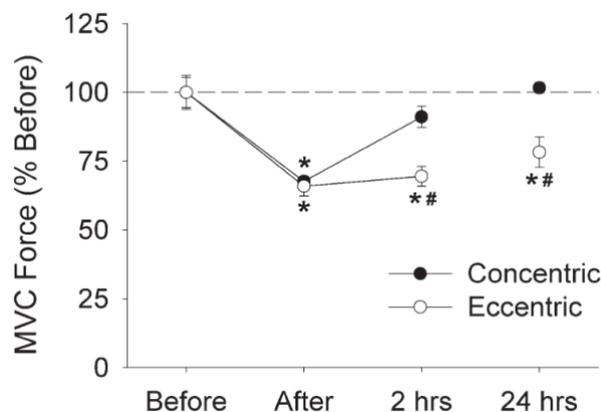
***Pour conclure, ce projet a pour objectif d'apporter de nouvelles connaissances scientifiques associées aux effets délétères de la fatigue sur la performance et aux mécanismes et effets liés à un programme d'entraînement des ressources mentales (« Mindfulness ») et/ou***

*physiques. En effet, persuadé de l'aspect multifactoriel de la performance et, par conséquent, de la nécessité des approches combinées, la finalité de ce projet sera de proposer un entraînement intégrant le développement des ressources techniques, mentales et physiques permettant l'amélioration de la performance.*

### **3 - COEXISTENCE DE LA FATIGUE ET DES DOMMAGES MUSCULAIRES : PEUT-ON LES DISTINGUER RAPIDEMENT ET QUELLES CONSEQUENCES SUR LA PERFORMANCE ?**

Comme décrit précédemment, un exercice inhabituel ou mené jusqu'à épuisement peut provoquer, à la suite de cet effort une fatigue neuromusculaire, et dans les heures ou les jours suivants, des sensations douloureuses au niveau des muscles sollicités, i.e. douleurs musculaires. Ces dernières représentent un marqueur indirect de possibles dommages musculaires, i.e. altérations de l'ultrastructure musculaire, qui sont cependant déjà présents suite à l'exercice.

La diminution de la capacité de production de force maximale volontaire est aujourd'hui l'un des marqueurs les plus couramment utilisés pour illustrer la présence d'une fatigue (immédiatement post-exercice) ou de dommages musculaires les jours suivant un exercice (Warren *et al.*, 1999 ; Williams & Ratel, 2009) (**Fig. 1** et **Fig. 2**). Cependant, il est observé que la capacité de production de force maximale volontaire peut être réduite dans des proportions identiques à l'issue de deux exercices mais que les causes de cette diminution peuvent différer. Par exemple, Dundon *et al.* (2008) ont comparé des contractions concentriques et des contractions excentriques des muscles fléchisseurs du coude. Comme le montre la Fig. 16, la perte de force enregistrée immédiatement après l'exercice est quantitativement similaire entre les deux modalités de contractions. Par contre, alors que la capacité de production de force récupère rapidement suite à l'exercice concentrique, cette dernière demeure significativement diminuée 2 h et 24 h après l'exercice excentrique.



**Fig. 16** Capacité de production de force (MVC) mesurée avant (Before), après (After), 2 h et 24 h après un exercice concentrique (noir) et excentrique (blanc). \*, significativement différent de Before pour  $P < 0.05$ . #, significativement différent de concentrique pour  $P < 0.05$  (tirée selon Dundon *et al.*, 2008).

Il ressort de cette étude que la capacité de production de force maximale volontaire, même si elle est un marqueur très fiable de la fatigue et/ou des dommages musculaires, ne permet pas de discriminer immédiatement après une séance la survenue et/ou la sévérité des dommages musculaires.

### **Évaluation rapide et indirecte des dommages musculaires**

#### *Les marqueurs neuromusculaires*

L'un des objectifs de ce projet de recherche est donc de pouvoir déterminer un (ou des) marqueur(s) neuromusculaires sensible(s) des dommages musculaires qui pourrai(en)t être mobilisés immédiatement après la séance pour discriminer la présence d'une fatigue et/ou de dommages musculaires car la majorité des études s'accordent sur des marqueurs informant la présence de dommages musculaires pour des temps d'évaluation plus tardifs, i.e. à partir de 24 h post-exercice. Le second objectif de ce projet est de déterminer les contributions des facteurs centraux et périphériques associées à un exercice concentrique et excentrique induisant la même perte de force post-exercice.

Une première étude aura pour objectif de comparer une série de contractions excentriques et une série de contractions concentriques des muscles extenseurs du genou induisant une même perte de force à la fin de la séance (-40% de la perte de force mesurée lors de contractions maximales volontaires isométriques). Avant, immédiatement après et 1 h, 24 h, 48 h, 72 h et 96 h après la séance, des tests neuromusculaires visant à évaluer les facteurs centraux (e.g. activation volontaire) et périphériques (e.g. relation force-fréquence, onde M) seront réalisés. Deux séances d'excentriques seront également réalisées à deux semaines d'intervalle afin d'évaluer l'effet protecteur de la première séance. Cette étude permettra d'évaluer la contribution des facteurs centraux et périphériques à la perte de force observée immédiatement après la séance et les jours suivants. Elle visera également à renseigner sur la contribution des facteurs centraux et périphériques associée à l'effet protecteur. Enfin, nous serons en mesure d'évaluer si un marqueur neuromusculaire permet de distinguer immédiatement après la séance la présence d'une fatigue et de dommages musculaires.

Il est cependant probable qu'en raison du faible coût énergétique de la contraction excentrique par rapport à la contraction concentrique (Abbott *et al.*, 1952), la quantité de travail nécessaire pour induire le même niveau de fatigue soit largement supérieure en excentrique par rapport au concentrique. Cette quantité de travail largement supérieure pourrait également expliquer les dommages supérieurs observés en excentrique par rapport au concentrique. L'objectif de la

seconde étude sera donc de comparer les réponses neuromusculaires associées à une série de contractions concentriques et excentriques équivalente au niveau de la quantité de travail. Les mêmes paramètres neuromusculaires évalués lors de l'étude 1 seront repris dans cette étude.

Il est également possible que la distinction fatigue/dommages, à l'aide des marqueurs neuromusculaires, puisse ne pas s'opérer immédiatement après l'arrêt de l'exercice mais plus rapidement qu'une heure post-exercice, et que cette évaluation puisse donc être rapprochée de la fin de la séance. L'objectif de l'étude sera donc d'évaluer la cinétique des marqueurs neuromusculaires dans les minutes (i.e. toutes les 10 minutes) qui suivent l'exercice traumatisant et les mettre en lien avec les dommages observés les jours suivants. Cette étude pourrait être prometteuse car elle permettrait aux entraîneurs/préparateurs physiques de déterminer rapidement après la séance la possible présence de dommages musculaires. Outre la détection rapide des dommages, la quantification et l'origine des dommages est également un élément essentiel d'informations pour les entraîneurs et les cliniciens.

#### *Les marqueurs sériques*

Depuis le projet « ANOPACy », financé par la région Pays de la Loire, nous avons, avec le professeur Arnaud Guével et en collaboration avec la plateforme ImPact (« Interactions Moléculaires Puces ACTivités »), débuté une série de travaux visant à développer une méthode permettant de caractériser les dommages musculaires et tendineux par l'intermédiaire de marqueurs sériques via l'utilisation d'une méthodologie haut-débit (puces à protéines).

En effet, une augmentation de la concentration en enzymes musculaires et en fragments de protéines contractiles (e.g. myosine ou troponine) dans la circulation systémique à la suite de contractions excentriques est observée en raison de la perméabilité de la membrane des fibres musculaires associée aux dommages musculaires (Newham *et al.*, 1983). Dans ce cas, il devient alors possible, en utilisant des anticorps spécifiques d'évaluer la concentration de ces protéines ou de leurs lysats dans le sérum. Par exemple, des marqueurs sanguins tels que la créatine kinase ou la myoglobine ont été utilisés pour détecter la survenue de dommages musculaires (Sorichter *et al.*, 1999). D'autres études ont utilisé d'autres marqueurs pour évaluer les dommages musculaires comme la myosine et la troponine qui présentent l'intérêt de permettre la différenciation des fibres musculaires endommagées (lentes vs. rapides) (Guerrero *et al.*, 2008 ; Chapman *et al.*, 2013). Ensuite, les dommages musculaires sont également susceptibles d'induire des altérations de la matrice extracellulaire dans le muscle squelettique (Crameri *et al.*, 2007). Par exemple, Crameri *et al.* (2007) ont rapporté que les contractions excentriques induisaient une augmentation

significative de l'expression de la tenascine C (i.e. fibres collagéniques). Des résultats similaires ont été rapportés à la suite d'un exercice plyométrique (Tofas *et al.*, 2008).

La méthodologie utilisée (i.e. puces à protéines) dans ce projet est une méthode particulièrement adaptée pour quantifier des biomarqueurs spécifiques (muscle ou tendon) dans le sérum. En effet, cette méthode apporte le double avantage d'être relativement simple et peu coûteuse. Elle permet aussi de détecter des biomarqueurs spécifiques préalablement sélectionnés. Ces caractéristiques, combinées avec le fait que le format des puces à protéines autorise l'analyse simultanée de plusieurs centaines d'échantillons, font de cet outil moléculaire une alternative novatrice et prometteuse.

L'objectif de ce projet de recherche est donc de développer une méthodologie innovante, utilisant une technique à haut-débit pour caractériser les marqueurs sériques des dommages musculaires induits par l'exercice et d'identifier le type de fibres musculaires endommagées (i.e. lentes vs. rapides) ainsi que les fibres collagéniques altérées. Ce projet aura pour effet de mieux appréhender les mécanismes associés aux dommages musculaires et permettra de proposer un outil rapide et fiable permettant pour les entraîneurs de quantifier précisément la charge d'entraînement.

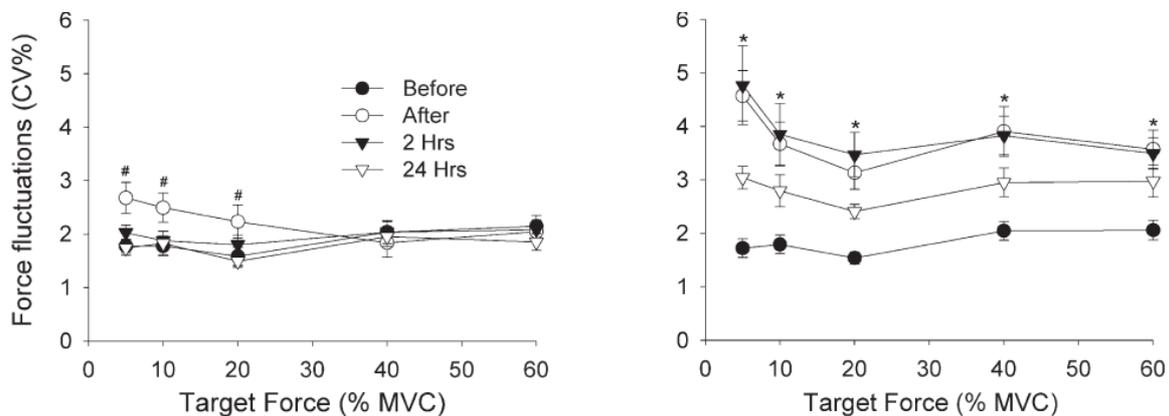
Comme évoqué précédemment, ce projet a débuté et est en cours de réalisation. La partie du projet associée aux biomarqueurs musculaires est particulièrement avancée tandis que la partie associée aux marqueurs tendineux reste à développer. Etant donné que notre objectif est de déposer un brevet associé à cet outil, les résultats obtenus jusqu'alors ne peuvent être divulgués et décrits plus en détails dans ce manuscrit.

### **Les conséquences de la fatigue et des dommages musculaires sur la performance sont-elles identiques ?**

Alors que les effets de la fatigue ou des dommages musculaires sur la performance ont été largement investigués, leur comparaison n'a été que rarement documentée. Les études montrent qu'en présence de fatigue et/ou de dommages musculaires, la performance est altérée (e.g. Hornery *et al.*, 2007; Twist & Eston, 2009; Joyce *et al.*, 2014; Waldron & Highton, 2014; Paul *et al.*, 2015; Burt *et al.*, 2015; Giandolini *et al.*, 2016; Doma *et al.*, 2017). Cependant, ces études évaluent généralement la performance immédiatement après la séance en condition de fatigue et principalement les jours suivants en condition de dommages musculaires.

Pourtant, comme nous l'a notamment montré l'étude de Dundon *et al.* (2008), une perte de force identique à la fin d'un exercice ne signifie pas nécessairement que les mécanismes associés à cette perte de force soient similaires. Par exemple, la perte de force pourrait être

majoritairement associée dans un cas (concentrique) à de la fatigue neuromusculaire alors que dans l'autre cas (excentrique), cette perte de force relèverait d'une coexistence entre fatigue et dommages musculaires. Par conséquent, la performance pourrait être altérée différemment entre les conditions immédiatement après l'exercice. À notre connaissance, seules quelques études ont comparé les effets de la fatigue et/ou des dommages musculaires sur la performance lors de tâches spécifiques et peu écologiques. Par exemple, Dundon *et al.* (2008) ont montré que la fluctuation de la force lors d'une tâche de maintien sous-maximale était supérieure à la suite d'un exercice excentrique par rapport à celle observée après un exercice concentrique induisant la même perte de force. Cependant, la fluctuation de la force était également altérée immédiatement après l'exercice concentrique (Fig. 17). Bottas *et al.* (2005) ont quant à eux évalué la performance à une tâche de pointage après 100 contractions concentriques ou excentriques des fléchisseurs du coude. Ils n'ont observé aucune différence sur les paramètres de la tâche de pointage immédiatement après l'exercice entre les deux conditions mais des différences semblent s'opérer 30 minutes après l'exercice. Cependant, dans leur étude, la perte de force à la fin de l'exercice n'était pas identique.



**Fig. 17** Fluctuations de la force mesurées à différents niveaux de force avant (Before), après (After), 2 h et 24 h après un exercice concentrique (panel de gauche) et un exercice excentrique (panel de droite). \*, #, significativement différent de Before pour  $P < 0.05$  (tirée de Dundon *et al.*, 2008).

L'objectif de ce projet de recherche sera donc de comparer l'altération de performance à la suite de deux tâches induisant la même perte de force mais impliquant des mécanismes différents. La première tâche induira principalement de la fatigue et sera composée de contractions concentriques tandis que la seconde tâche consistera en la répétition de contractions excentriques et induira de la fatigue et des dommages musculaires. La performance sera évalué par un exercice analytique (e.g. tâche fatigante isométrique mono-articulaire) et global (e.g.

temps limite sur ergocycle et/ou tâche de précision telle qu'un exercice de lancer-francs au basketball).

*Pour conclure, ce projet vise à une meilleure compréhension de la fatigue et des dommages musculaires et de leurs effets sur la performance. L'utilisation de biomarqueurs pourrait également permettre d'évaluer indirectement les conséquences des dommages musculaires sur le système neuromusculaire.*

#### **4 - L'EXCENTRIQUE : LA SPECIFICITE NERVEUSE COMME MECANISME EXPLICATIF DE LA VARIABILITE DES DOMMAGES MUSCULAIRES ET DE L'EFFET PROTECTEUR?**

Ce projet s'inscrit pleinement dans la continuité des travaux menés sur la spécificité de l'excentrique pour expliquer la survenue et la variabilité des dommages musculaires entre les individus (Thèse de Valentin Doguet), en focalisant majoritairement sur les aspects centraux, même s'il est évident que les facteurs périphériques et notamment mécaniques contribuent grandement aux dommages musculaires (**Doguet *et al.*, en préparation** ; Morgan, 1990 ; Talbot & Morgan, 1998 ; Nosaka & Sakamoto, 2001 ; Morgan & Proske, 2004 ; Peñailillo *et al.*, 2015 ; Lau *et al.*, 2015 ; **Guilhem *et al.*, 2016**).

Il est clairement établi que les contractions excentriques mobilisent un contrôle nerveux spécifique par rapport aux autres régimes de contractions (Duchateau & Enoka, 2016). Nos travaux ont confirmé cela mais ont également démontré que le système nerveux central lors de contractions excentriques maximales module principalement l'activité motoneuronale lorsque le muscle actif est en position étirée. En effet, contrairement aux modulations nerveuses observées à des longueurs musculaires intermédiaires, le système nerveux central est en mesure de diminuer la commande descendante à de grandes longueurs musculaires pour limiter l'activité motoneuronale (**Doguet *et al.*, 2017**). Les résultats de ces travaux associés à ceux de la littérature indiquent que les modulations de la contraction excentrique se situeraient principalement à l'étage spinal, même si des régulations, notamment supra-spinales, peuvent exister. En effet, les travaux de Duclay (2005, 2011, 2014) ont démontré une diminution de l'amplitude du réflexe H lors de contractions excentriques comparées à des contractions isométriques et concentriques, ce qui a également été observé lors de contractions excentriques sous-maximales (Nordlund *et al.*, 2002). La diminution de l'activité nerveuse lors de contractions excentriques, en particulier la réduction de la transmission synaptique Ia-Mn $\alpha$ , pourrait principalement s'expliquer par des mécanismes d'inhibition présynaptique, régulés par les interneurons de dépolarisation des afférences primaires (Duchateau & Enoka, 2016). Gruber *et al.* (2009) ont quant à eux montré que les aires corticales ne sont pas responsables de la diminution d'activation au cours de contractions excentriques maximales, mais qu'elles compenseraient les mécanismes inhibiteurs intervenant à l'étage spinal en augmentant la décharge de la commande descendante. Ces travaux ont ensuite été confirmés par différentes études montrant une diminution des processus inhibiteurs corticaux lors de contractions

excentriques (Howatson *et al.*, 2011) et/ou une réduction de la durée de la période de silence (Duclay *et al.*, 2011, 2014). La limite de ces précédents travaux réside, nous semble-t-il, dans le fait que les longueurs musculaires utilisées pour les mesures n'étaient pas très importantes. Or, comme évoqué précédemment, nous avons montré que l'activation volontaire, l'excitabilité corticale et l'inhibition intra-corticale sont différentes à de grandes longueurs musculaires par rapport aux longueurs intermédiaires lors de contractions excentriques. En particulier, l'excitabilité corticale est bien réduite en excentrique à des longueurs intermédiaires, en accord avec les travaux de Duclay (2011, 2014), mais elle est identique aux grandes longueurs par rapport à l'isométrique et au concentrique. De la même manière, la période de silence est réduite à des longueurs intermédiaires alors qu'elle est augmentée aux grandes longueurs musculaires en comparaison aux autres modalités de contractions. Ces résultats suggèrent donc que l'excentrique présente une spécificité nerveuse, particulièrement aux grandes longueurs musculaires.

Il reste encore à déterminer si les mécanismes spinaux, non investigués à de grandes longueurs dans les précédentes études, pourraient expliquer la spécificité nerveuse de l'excentrique aux grandes longueurs musculaires. Pour cela, l'objectif de ce projet sera d'étudier les mécanismes spinaux à différentes longueurs musculaires (e.g. réflexe H, potentiel évoqué cervico-médullaire) lors de contractions excentriques, concentriques et isométriques. Un autre objectif sera d'évaluer le lien entre ces mécanismes et la survenue des dommages musculaires.

Il a été montré que des adaptations du système neuromusculaire s'opèrent lorsque le même exercice excentrique est répété quelques jours après l'exercice initial, ayant pour conséquence de réduire l'amplitude et le délai de récupération des symptômes associés aux dommages musculaires. Ce phénomène est communément appelé « effet protecteur » (McHugh *et al.*, 1999). Ainsi, une récupération plus rapide de la capacité de production de force, une moindre augmentation de la concentration en créatine kinase, une diminution des douleurs musculaires ainsi qu'une plus faible altération de l'amplitude articulaire ont été observées après une seconde session d'excentrique réalisée 2 semaines après la première session (Nosaka *et al.*, 2001a). De manière intéressante, cet effet protecteur peut s'avérer très puissant et réduire les dommages musculaires jusqu'à 12 mois après la première séance (Nosaka *et al.*, 2001b). Alors qu'initialement cet effet était observé pour la réalisation du même exercice, de récents travaux ont montré que d'autres modalités de contractions (e.g. isométrique) ou d'autres intensités de contractions (e.g. contractions sous maximales) pouvaient également protéger d'un exercice maximal excentrique induisant des dommages musculaires (Chen *et al.*, 2011, 2012a, 2012b).

Plusieurs possibilités ont été avancées pour expliquer cet effet protecteur mais l'une des plus plausibles semble être d'origine mécanique. En effet, cette théorie indique que l'effet protecteur pourrait être associé à une augmentation du nombre de sarcomères positionnés en série au sein des fibres musculaires (Morgan, 1990 ; Proske & Morgan, 2001), permettant ainsi de réduire l'étirement du muscle, considéré comme l'un des paramètres déterminant des dommages musculaires (**Guilhem *et al.*, 2016**). Récemment, Lau *et al.* (2015) ont indirectement confirmé cette théorie en montrant une diminution du degré d'étirement musculaire lors de la seconde session d'excentrique en comparaison de la session initiale, laissant suggérer que cette adaptation expliquerait en partie l'effet protecteur.

Il a aussi été rapporté qu'un exercice excentrique réalisé sur le membre controlatéral pouvait également réduire les dommages musculaires observés sur l'autre membre après la même séance excentrique (Howatson & van Someren, 2007 ; Starbuck & Eston, 2011). Récemment, Goodall *et al.* (2017) ont également rapporté une moindre diminution ainsi qu'une récupération plus rapide du niveau d'activation corticale après une deuxième séance d'excentrique, supposant une adaptation de la commande corticale. Plusieurs études ont aussi observé des modifications de l'activité EMG mesurées lors de l'exercice excentrique pendant la seconde session, laissant suggérer de possibles adaptations nerveuses (e.g. meilleure synchronisation et/ou recrutement des unités motrices) entre les deux sessions (Warren *et al.*, 2000 ; McHugh, 2003). Enfin, nos précédents travaux ont aussi permis de montrer que les facteurs centraux notamment l'excitabilité corticale à de grandes longueurs musculaires semblaient constituer un facteur permettant de limiter les dommages musculaires (**Doguet *et al.*, en préparation**). De manière intéressante, il avait été observé dans cette étude que les sujets les plus entraînés (i.e. profitant de l'effet protecteur) présentaient le moins de dommages musculaires et cela était associé à une réduction de l'excitabilité cortico-spinale aux grandes longueurs musculaires, laissant suggérer que les facteurs centraux pourraient en partie expliquer la diminution des dommages induits par l'exercice excentrique.

Ces résultats mettent en lumière le probable rôle des facteurs nerveux dans la survenue mais aussi la réduction des dommages musculaires lorsque l'exercice est répété. Cependant, les mécanismes nerveux adaptatifs, en particulier spinaux, à l'origine de ces résultats restent encore méconnus et n'ont été que rarement investigués lors de l'exercice excentrique (uniquement avant et après l'exercice).

L'un des objectifs de ce projet sera donc d'évaluer l'influence des mécanismes nerveux supraspinaux (e.g. excitabilité corticale, inhibition intracorticale, niveau d'activation corticale) et spinaux (e.g. excitabilité spinale, mécanismes inhibiteurs) mesurés à de grandes longueurs

musculaires avant, pendant et après l'exercice sur la survenue et la variabilité des dommages musculaires ainsi que les adaptations possibles de ces mécanismes, lorsque l'on répète le même exercice. Etant donné que les facteurs nerveux expliquent majoritairement l'effet controlatéral, ce projet évaluera les adaptations associées à un exercice ipsi-latéral et contro-latéral.

*Pour conclure, ce projet vise à enrichir les connaissances scientifiques fondamentales associées aux dommages musculaires et notamment le rôle des facteurs centraux dans la survenue des dommages musculaires et leurs possibles adaptations pouvant expliquer l'effet protecteur. Il aura également pour objectif d'évaluer si les facteurs centraux peuvent expliquer en partie la variabilité des dommages musculaires observée chez les individus.*

## **IV – CONCLUSION**

---

Mes activités de recherche passées, présentes et futures, que je viens de vous présenter dans ce document, se focalisent principalement sur la compréhension des réponses neuromusculaires associées à (i) différentes modalités de contractions, (ii) des exercices fatigants et/ou traumatisants et (iii) des conditions environnementales particulières.

Les travaux que nous avons menés jusqu'à présent ont notamment permis d'apporter de nouvelles connaissances scientifiques sur les mécanismes associés à la fatigue neuromusculaire et aux dommages musculaires et leurs conséquences sur la performance. Nous avons en particulier mis en lumière le rôle des facteurs centraux dans la fatigue associée à des efforts intermittents ou prolongés, et ce, dans des conditions normoxiques et/ou hypoxiques. Nous avons également montré que ces facteurs centraux étaient fortement régulés lors de contractions excentriques notamment aux grandes longueurs musculaires, ce qui pourrait expliquer en partie la variabilité des dommages musculaires observée chez les individus. Enfin, nos travaux sur l'électrostimulation ont apporté des connaissances fondamentales sur les réponses physiologiques associées à cette modalité de contraction, permettant ainsi d'optimiser son utilisation pour les entraîneurs et/ou praticiens. Il ressort aussi de nos travaux que la fatigue physique et mentale dégrade la performance lors de tâches complexes associant vitesse et précision.

L'objectif de mes prochaines années sera de poursuivre et d'approfondir les activités de recherche développées dans ce document en ayant pour objectif (i) de produire de nouvelles connaissances scientifiques mais aussi (ii) d'apporter des solutions concrètes et pratiques pour les entraîneurs et praticiens afin d'optimiser la performance et/ou les programmes de réhabilitation. Trois grands axes de recherche animeront ces futures années. Le premier visera à évaluer l'effet de programmes d'entraînement physique et/ou mental afin de lutter contre les effets délétères de la fatigue sur la performance, en prenant appui dans un premier temps sur les sports de raquette. Le second axe s'attachera à discriminer la fatigue et les dommages musculaires par l'intermédiaire de marqueurs pertinents et d'évaluer l'effet immédiat de ces deux processus sur la performance. Enfin, un dernier axe cherchera à investiguer le rôle des facteurs centraux dans la survenue et la sévérité des dommages musculaires mais aussi sur l'effet protecteur associé. L'effet protecteur contro-latéral sera particulièrement étudié car il représente un excellent modèle pour évaluer le rôle des mécanismes nerveux sur les dommages musculaires.

*Pour conclure, j'ai l'humilité de reconnaître la portée extrêmement faible de mes travaux pour la société, mais j'ai le mince espoir de croire qu'ils contribuent à faire progresser la connaissance dans le domaine des sciences du sport. En tout cas, ils stimulent mon cerveau et me passionnent !*

## **V – BIBLIOGRAPHIE**

---

- Aagaard P, Simonsen EB, Andersen JL, Magnusson SP, Halkjaer-Kristensen J & Dyhre-Poulsen P (2000). Neural inhibition during maximal eccentric and concentric quadriceps contraction: effects of resistance training. *J Appl Physiol* **89**, 2249–2257.
- Abbott BC, Bigland B & Ritchie JM (1952). The physiological cost of negative work. *J Physiol* **117**, 380–390.
- Abián-Vicén J, Castanedo A, Abián P & Sampedro J (2013). Temporal and notational comparison of badminton matches between men's singles and women's singles. *Int J Perform Anal Sport* **13**, 310–320.
- Aldayel A, Jubeau M, McGuigan M & Nosaka K (2010a). Comparison between alternating and pulsed current electrical muscle stimulation for muscle and systemic acute responses. *J Appl Physiol* **109**, 735–744.
- Aldayel A, Jubeau M, McGuigan MR & Nosaka K (2010b). Less indication of muscle damage in the second than initial electrical muscle stimulation bout consisting of isometric contractions of the knee extensors. *Eur J Appl Physiol* **108**, 709–717.
- Aldayel A, Muthalib M, Jubeau M, McGuigan M & Nosaka K (2011). Muscle oxygenation of vastus lateralis and medialis muscles during alternating and pulsed current electrical stimulation. *Eur J Appl Physiol* **111**, 779–787.
- Amann M & Dempsey JA (2016). Ensemble Input of Group III/IV Muscle Afferents to CNS: A Limiting Factor of Central Motor Drive During Endurance Exercise from Normoxia to Moderate Hypoxia. *Adv Exp Med Biol* **903**, 325–342.
- Amann M, Romer LM, Subudhi AW, Pegelow DF & Dempsey JA (2007). Severity of arterial hypoxaemia affects the relative contributions of peripheral muscle fatigue to exercise performance in healthy humans. *J Physiol* **581**, 389–403.
- Armstrong RB (1984). Mechanisms of exercise-induced delayed onset muscular soreness: a brief review. *Med Sci Sports Exerc* **16**, 529–538.
- Babault N, Pousson M, Ballay Y & Van Hoecke J (2001). Activation of human quadriceps femoris during isometric, concentric, and eccentric contractions. *J Appl Physiol* **91**, 2628–2634.
- Barry B & Enoka RM (2007). The neurobiology of muscle fatigue: 15 years later. *Integr Comp Biol* **47**, 465–473.
- Beltman JG, Sargeant AJ, van Mechelen W & de Haan A (2004). Voluntary activation level and muscle fiber recruitment of human quadriceps during lengthening contractions. *J Appl Physiol* **97**, 619–626.
- Bernier M, Thienot E, Codron R & Fournier JF (2009). Mindfulness and Acceptance Approaches in Sport Performance. *J Clin Sport Psychol* **3**, 320–333.
- Bernier M, Thienot E, Pelosse E & Fournier JF (2014). Effects and Underlying Processes of a Mindfulness-Based Intervention with Young Elite Figure Skaters: Two Case Studies. *Sport Psychol* **28**, 302–315.

- Bertollo M, Saltarelli B & Robazza C (2009). Mental preparation strategies of elite modern pentathletes. *Psychol Sport Exerc* **10**, 244–254.
- Bigland-Ritchie B, Furbush F & Woods JJ (1986). Fatigue of intermittent submaximal voluntary contractions: central and peripheral factors. *J Appl Physiol* **61**, 421–429.
- Birrer D & Morgan G (2010). Psychological skills training as a way to enhance an athlete's performance in high-intensity sports. *Scand J Med Sci Sports* **20**, 78–87.
- Boksem MAS & Tops M (2008). Mental fatigue: costs and benefits. *Brain Res Rev* **59**, 125–139.
- Bottoms L, Sinclair J, Taylor K, Polman R & Fewtrell D (2012). The effects of carbohydrate ingestion on the badminton serve after fatiguing exercise. *J Sports Sci* **30**, 285–293.
- Burt D, Lamb K, Nicholas C & Twist C (2015). Lower-volume muscle-damaging exercise protects against high-volume muscle-damaging exercise and the detrimental effects on endurance performance. *Eur J Appl Physiol* **115**, 1523–1532.
- Carroll TJ, Taylor JL & Gandevia SC (2017). Recovery of central and peripheral neuromuscular fatigue after exercise. *J Appl Physiol* **122**, 1068–1076.
- Chapman DW, Simpson JA, Iscoe S, Robins T & Nosaka K (2013). Changes in serum fast and slow skeletal troponin I concentration following maximal eccentric contractions. *J Sci Med Sport* **16**, 82–85.
- Chen HL, Nosaka K & Chen TC (2011). Muscle damage protection by low-intensity eccentric contractions remains for 2 weeks but not 3 weeks. *Eur J Appl Physiol* **112**, 555–565.
- Chen HL, Nosaka K, Pearce AJ & Chen TC (2012a). Two maximal isometric contractions attenuate the magnitude of eccentric exercise-induced muscle damage. *Appl Physiol Nutr Metab Physiol* **37**, 680–689.
- Chen TC, Chen HL, Pearce AJ & Nosaka K (2012b). Attenuation of eccentric exercise-induced muscle damage by preconditioning exercises. *Med Sci Sports Exerc* **44**, 2090–2098.
- Clarkson PM, Nosaka K & Braun B (1992). Muscle function after exercise-induced muscle damage and rapid adaptation. *Med Sci Sports Exerc* **24**, 512–520.
- Crameri RM, Aagaard P, Qvortrup K, Langberg H, Olesen J & Kjaer M (2007). Myofibre damage in human skeletal muscle: effects of electrical stimulation versus voluntary contraction. *J Physiol* **583**, 365–380.
- Davey PR, Thorpe RD & Williams C (2002). Fatigue decreases skilled tennis performance. *J Sports Sci* **20**, 311–318.
- De Petrillo LA, Kaufman KA, Glass CR & Arnkoff DB (2009). Mindfulness for Long-Distance Runners: An Open Trial Using Mindful Sport Performance Enhancement (MSPE). *J Clin Sport Psychol* **3**, 357–376.
- Dillon GH & Waldrop TG (1992). In vitro responses of caudal hypothalamic neurons to hypoxia and hypercapnia. *Neuroscience* **51**, 941–950.

- Doguet V & Jubeau M (2014). Reliability of H-reflex in vastus lateralis and vastus medialis muscles during passive and active isometric conditions. *Eur J Appl Physiol* **114**, 2509–2519.
- Doguet V, Jubeau M, Dorel S, Couturier A, Lacourpaille L, Guevel A & Guilhem G (2016a). Time-Course of Neuromuscular Changes during and after Maximal Eccentric Contractions. *Front Physiol* **7**, 137.
- Doguet V, Nosaka K, Guével A, Ishimura K, Guilhem G & Jubeau M (en préparation). Mechanical and neural factors for force loss after maximal eccentric contractions of the knee extensors.
- Doguet V, Nosaka K, Plautard M, Gross R, Guilhem G, Guével A & Jubeau M (2016b). Neuromuscular Changes and Damage after Isoload versus Isokinetic Eccentric Exercise. *Med Sci Sports Exerc* **48**, 2526–2535.
- Doguet V, Rivière V, Guével A, Guilhem G, Chauvet L & Jubeau M (2017). Specific joint angle dependency of voluntary activation during eccentric knee extensions. *Muscle Nerve* **56**, 750–758.
- Doma K, Deakin GB & Bentley DJ (in press). Implications of Impaired Endurance Performance following Single Bouts of Resistance Training: An Alternate Concurrent Training Perspective. *Sports Med*.
- Duchateau J & Enoka RM (2016). Neural control of lengthening contractions. *J Exp Biol* **219**, 197–204.
- Duclay J & Martin A (2005). Evoked H-reflex and V-wave responses during maximal isometric, concentric, and eccentric muscle contraction. *J Neurophysiol* **94**, 3555–3562.
- Duclay J, Pasquet B, Martin A & Duchateau J (2011). Specific modulation of corticospinal and spinal excitabilities during maximal voluntary isometric, shortening and lengthening contractions in synergist muscles. *J Physiol* **589**, 2901–2916.
- Duclay J, Pasquet B, Martin A & Duchateau J (2014). Specific modulation of spinal and cortical excitabilities during lengthening and shortening submaximal and maximal contractions in plantar flexor muscles. *J Appl Physiol* **117**, 1440–1450.
- Dundon JM, Cirillo J & Semmler JG (2008). Low-frequency fatigue and neuromuscular performance after exercise-induced damage to elbow flexor muscles. *J Appl Physiol* **105**, 1146–1155.
- Edwards BJ, Lindsay K & Waterhouse J (2005). Effect of time of day on the accuracy and consistency of the badminton serve. *Ergonomics* **48**, 1488–1498.
- Enoka RM (1996). Eccentric contractions require unique activation strategies by the nervous system. *J Appl Physiol* **81**, 2339–2346.
- Enoka RM & Stuart DG (1992). Neurobiology of muscle fatigue. *J Appl Physiol* **72**, 1631–48.
- Fitts RH & Metzger JM (1988). Mechanisms of Muscular Fatigue. In *Medicine and Sport Science*, ed. Poortmans JR, pp. 212–229. S. Karger AG.

- Foure A, Nosaka K, Wegrzyk J, Duhamel G, Le Troter A, Boudinet H, Mattei JP, Vilmen C, Jubeau M, Bendahan D & Gondin J (2014). Time course of central and peripheral alterations after isometric neuromuscular electrical stimulation-induced muscle damage. *PloS One* **9**, e107298.
- Freitas TT, Calleja-González J, Alarcón F & Alcaraz PE (2016). Acute Effects of Two Different Resistance Circuit Training Protocols on Performance and Perceived Exertion in Semiprofessional Basketball Players. *J Strength Cond Res* **30**, 407–414.
- Gardner FL & Moore ZE (2006). Clinical sport psychology. *Human Kinetics*, Champaign, IL.
- Giandolini M, Vernillo G, Samozino P, Horvais N, Edwards WB, Morin J-B & Millet GY (2016). Fatigue associated with prolonged graded running. *Eur J Appl Physiol* **116**, 1859–1873.
- Gibala MJ & McGee SL (2008). Metabolic adaptations to short-term high-intensity interval training: a little pain for a lot of gain? *Exerc Sport Sci Rev* **36**, 58–63.
- Girard O, Lattier G, Maffiuletti NA, Micallef J-P & Millet GP (2008). Neuromuscular fatigue during a prolonged intermittent exercise: Application to tennis. *J Electromyogr Kinesiol* **18**, 1038–1046.
- Girard O, Micallef J-P, Noual J & Millet GP (2010). Alteration of neuromuscular function in squash. *J Sci Med Sport* **13**, 172–177.
- Girard O & Millet GP (2008). Neuromuscular fatigue in racquet sports. *Neurol Clin* **26**, 181–194.
- Goodall S, Gonzalez-Alonso J, Ali L, Ross EZ & Romer LM (2012). Supraspinal fatigue after normoxic and hypoxic exercise in humans. *J Physiol* **590**, 2767–2782.
- Goodall S, Ross EZ & Romer LM (2010). Effect of graded hypoxia on supraspinal contributions to fatigue with unilateral knee-extensor contractions. *J Appl Physiol* **109**, 1842–1851.
- Goodall S, Thomas K, Barwood M, Keane K, Gonzalez JT, St Clair Gibson A & Howatson G (2017). Neuromuscular changes and the rapid adaptation following a bout of damaging eccentric exercise. *Acta Physiol* **220**, 486–500.
- Gregory CM & Bickel CS (2005). Recruitment patterns in human skeletal muscle during electrical stimulation. *Phys Ther* **85**, 358–364.
- Gruber M, Linnamo V, Strojnik V, Rantalainen T & Avela J (2009). Excitability at the motoneuron pool and motor cortex is specifically modulated in lengthening compared to isometric contractions. *J Neurophysiol* **101**, 2030–2040.
- Guerrero M, Guiu-Comadevall M, Cadefau JA, Parra J, Balius R, Estruch A, Rodas G, Bedini JL & Cusso R (2008). Fast and slow myosins as markers of muscle injury. *Br J Sports Med* **42**, 581–584.

- Guilhem G, Doguet V, Hauraix H, Lacourpaille L, Jubeau M, Nordez A & Dorel S (2016). Muscle force loss and soreness subsequent to maximal eccentric contractions depend on the amount of fascicle strain in vivo. *Acta Physiol* **217**, 152–163.
- Henneman E, Somjen G & Carpenter DO (1965). Excitability and inhibitability of motoneurons of different sizes. *J Neurophysiol* **28**, 599–620.
- Hornery DJ, Farrow D, Mujika I & Young W (2007). Fatigue in tennis: mechanisms of fatigue and effect on performance. *Sports Med* **37**, 199–212.
- Howatson G & van Someren KA (2007). Evidence of a contralateral repeated bout effect after maximal eccentric contractions. *Eur J Appl Physiol* **101**, 207–214.
- Howatson G, Taylor MB, Rider P, Motawar BR, McNally MP, Solnik S, DeVita P & Hortobágyi T (2011). Ipsilateral motor cortical responses to TMS during lengthening and shortening of the contralateral wrist flexors. *Eur J Neurosci* **33**, 978–990.
- Hubal MJ, Rubinstein SR & Clarkson PM (2007). Mechanisms of variability in strength loss after muscle-lengthening actions. *Med Sci Sports Exerc* **39**, 461–468.
- Hutchinson JC & Tenenbaum G (2007). Attention focus during physical effort: The mediating role of task intensity. *Psychol Sport Exerc* **8**, 233–245.
- Iaia FM & Bangsbo J (2010). Speed endurance training is a powerful stimulus for physiological adaptations and performance improvements of athletes: Speed endurance training in trained subjects. *Scand J Med Sci Sports* **20**, 11–23.
- Joyce S, Sabapathy S, Bulmer AC & Minahan C (2014). The effect of prior eccentric exercise on heavy-intensity cycling: the role of gender and oral contraceptives. *Eur J Appl Physiol* **114**, 995–1003.
- Jubeau M, Gondin J, Martin A, Sartorio A & Maffiuletti NA (2007a). Random motor unit activation by electrostimulation. *Int J Sports Med* **28**, 901–904.
- Jubeau M, Gondin J, Martin A, Van Hoecke J & Maffiuletti NA (2010). Differences in twitch potentiation between voluntary and stimulated quadriceps contractions of equal intensity. *Scand J Med Sci Sports* **20**, e56–62.
- Jubeau M, Muthalib M, Millet GY, Maffiuletti NA & Nosaka K (2011). Comparison in muscle damage between maximal voluntary and electrically evoked isometric contractions of the elbow flexors. *Eur J Appl Physiol* **112**, 429–438.
- Jubeau M, Rupp T, Perrey S, Temesi J, Wuyam B, Levy P, Verges S & Millet GY (2014). Changes in voluntary activation assessed by transcranial magnetic stimulation during prolonged cycling exercise. *PLoS One* **9**, e89157.
- Jubeau M, Rupp T, Temesi J, Perrey S, Wuyam B, Millet GY & Verges S (2017). Neuromuscular Fatigue during Prolonged Exercise in Hypoxia. *Med Sci Sports Exerc* **49**, 430–439.

- Jubeau M, Sartorio A, Marinone PG, Agosti F, Van Hoecke J, Nosaka K & Maffiuletti NA (2008). Comparison between voluntary and stimulated contractions of the quadriceps femoris for growth hormone response and muscle damage. *J Appl Physiol* **104**, 75–81.
- Jubeau M, Le Fur Y, Duhamel G, Wegrzyk J, Confort-Gouny S, Vilmen C, Cozzone PJ, Mattei JP, Bendahan D & Gondin J (2015). Localized metabolic and t2 changes induced by voluntary and evoked contractions. *Med Sci Sports Exerc* **47**, 921–930.
- Jubeau M, Zory R, Gondin J, Martin A & Maffiuletti NA (2007b). Effect of electrostimulation training-detraining on neuromuscular fatigue mechanisms. *Neurosci Lett* **424**, 41–46.
- Kabat-Zinn J (1990). Full Catastrophe Living: Using the Wisdom of Your Body and Mind to Face Stress, Pain, and Illness. *Delta Trade Paperbacks*, New-York, NY.
- Kaufman KA, Glass CR & Arnkoff DB (2009). Evaluation of Mindful Sport Performance Enhancement (MSPE): A New Approach to Promote Flow in Athletes. *J Clin Sport Psychol* **3**, 334–356.
- Lau WY, Blazeovich AJ, Newton MJ, Wu SSX & Nosaka K (2015). Reduced muscle lengthening during eccentric contractions as a mechanism underpinning the repeated-bout effect. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* **308**, R879-886.
- Lavender AP & Nosaka K (2006). Responses of old men to repeated bouts of eccentric exercise of the elbow flexors in comparison with young men. *Eur J Appl Physiol* **97**, 619–626.
- Le Mansec Y, Dorel S, Hug F & Jubeau M (2017). Lower limb muscle activity during table tennis strokes. *Sports Biomech* **12**, 1–11.
- Le Mansec Y, Dorel S, Nordez A & Jubeau M (2016). Sensitivity and Reliability of a Specific Test of Stroke Performance in Table Tennis. *Int J Sports Physiol Perform* **11**, 678–684.
- Le Mansec Y, Pageaux B, Nordez A, Dorel S & Jubeau M (en révision). Mental fatigue alters the speed and the accuracy of the ball in table tennis. *J Sports Sci*.
- Le Mansec Y, Seve C & Jubeau M (2017). Neuromuscular fatigue and time motion analysis during a table tennis competition. *J Sports Med Phys Fitness* **57**, 353–361.
- Lees A (2003). Science and the major racket sports: a review. *J Sports Sci* **21**, 707–732.
- Lepers R, Hausswirth C, Maffiuletti N, Brisswalter J & van Hoecke J (2000). Evidence of neuromuscular fatigue after prolonged cycling exercise. *Med Sci Sports Exerc* **32**, 1880–6.
- Lieber RL & Fridén J (2002). Mechanisms of muscle injury gleaned from animal models. *Am J Phys Med Rehabil* **81**, S70-79.
- Lyons M, Al-Nakeeb Y, Hankey J & Nevill A (2013). The effect of moderate and high-intensity fatigue on groundstroke accuracy in expert and non-expert tennis players. *J Sports Sci Med* **12**, 298–308.

- Mackey AL, Bojsen-Moller J, Qvortrup K, Langberg H, Suetta C, Kalliokoski KK, Kjaer M & Magnusson SP (2008). Evidence of skeletal muscle damage following electrically stimulated isometric muscle contractions in humans. *J Appl Physiol* **105**, 1620–1627.
- Maffiuletti NA (2010). Physiological and methodological considerations for the use of neuromuscular electrical stimulation. *Eur J Appl Physiol* **110**, 223–234.
- Martin V, Kerherve H, Messonnier LA, Banfi JC, Geysant A, Bonnefoy R, Feasson L & Millet GY (2010). Central and peripheral contributions to neuromuscular fatigue induced by a 24-h treadmill run. *J Appl Physiol* **108**, 1224–1233.
- Martin V, Millet GY, Lattier G & Perrod L (2004). Effects of recovery modes after knee extensor muscles eccentric contractions. *Med Sci Sports Exerc* **36**, 1907–1915.
- McHugh MP (2003). Recent advances in the understanding of the repeated bout effect: the protective effect against muscle damage from a single bout of eccentric exercise. *Scand J Med Sci Sports* **13**, 88–97.
- McHugh MP, Connolly DA, Eston RG & Gleim GW (1999). Exercise-induced muscle damage and potential mechanisms for the repeated bout effect. *Sports Med* **27**, 157–170.
- McNeil CJ, Murray BJ & Rice CL (2006). Differential changes in muscle oxygenation between voluntary and stimulated isometric fatigue of human dorsiflexors. *J Appl Physiol* **100**, 890–895.
- Meyers AW, Whelan JP & Murphy SM (1996). Cognitive behavioral strategies in athletic performance enhancement. *Prog Behav Modif* **30**, 137–164.
- Millet GY (2011). Can neuromuscular fatigue explain running strategies and performance in ultra-marathons?: the flush model. *Sports Med* **41**, 489–506.
- Millet GY & Lepers R (2004). Alterations of neuromuscular function after prolonged running, cycling and skiing exercises. *Sports Med* **34**, 105–116.
- Millet GY, Muthalib M, Jubeau M, Laursen PB & Nosaka K (2012). Severe hypoxia affects exercise performance independently of afferent feedback and peripheral fatigue. *J Appl Physiol* **112**, 1335–1344.
- Miscio G, Milano E, Aguilar J, Savia G, Foffani G, Mauro A, Mordillo-Mateos L, Romero-Ganuza J & Oliviero A (2009). Functional involvement of central nervous system at high altitude. *Exp Brain Res* **194**, 157–162.
- Moore RD, Romine MW, O'connor PJ & Tomporowski PD (2012). The influence of exercise-induced fatigue on cognitive function. *J Sports Sci* **30**, 841–850.
- Morgan DL (1990). New insights into the behavior of muscle during active lengthening. *Biophys J* **57**, 209–221.
- Morgan DL & Proske U (2004). Popping sarcomere hypothesis explains stretch-induced muscle damage. *Clin Exp Pharmacol Physiol* **31**, 541–545.
- Mosso A (1891). *La Fatica*, Treves. Milan.

- Muthalib M, Jubeau M, Millet GY, Maffiuletti NA, Ferrari M & Nosaka K (2010). Biceps brachii muscle oxygenation in electrical muscle stimulation. *Clin Physiol Funct Imaging* **30**, 360–368.
- Muthalib M, Jubeau M, Millet GY, Maffiuletti NA & Nosaka K (2009). Comparison between electrically evoked and voluntary isometric contractions for biceps brachii muscle oxidative metabolism using near-infrared spectroscopy. *Eur J Appl Physiol* **107**, 235–241.
- Neubauer JA, Melton JE & Edelman NH (1990). Modulation of respiration during brain hypoxia. *J Appl Physiol* **68**, 441–451.
- Neubauer JA & Sunderram J (2004). Oxygen-sensing neurons in the central nervous system. *J Appl Physiol* **96**, 367–374.
- Newham DJ, Jones DA & Edwards RH (1983). Large delayed plasma creatine kinase changes after stepping exercise. *Muscle Nerve* **6**, 380–385.
- Nordlund MM, Thorstensson A & Cresswell AG (2002). Variations in the soleus H-reflex as a function of activation during controlled lengthening and shortening actions. *Brain Res* **952**, 301–307.
- Nosaka K (2011). Exercise-induced muscle damage and delayed onset muscle soreness. In *Strength and conditioning: biological principals and practical applications.*, ed. Wiley-Blackwell., pp. 179–192. Chicester.
- Nosaka K, Aldayel A, Jubeau M & Chen TC (2011). Muscle damage induced by electrical stimulation. *Eur J Appl Physiol* **111**, 2427–2437.
- Nosaka K, Newton M & Sacco P (2002). Responses of human elbow flexor muscles to electrically stimulated forced lengthening exercise. *Acta Physiol Scand* **174**, 137–145.
- Nosaka K & Sakamoto K (2001). Effect of elbow joint angle on the magnitude of muscle damage to the elbow flexors. *Med Sci Sports Exerc* **33**, 22–29.
- Nosaka K, Sakamoto K, Newton M & Sacco P (2001a). The repeated bout effect of reduced-load eccentric exercise on elbow flexor muscle damage. *Eur J Appl Physiol* **85**, 34–40.
- Nosaka K, Sakamoto K, Newton M & Sacco P (2001b). How long does the protective effect on eccentric exercise-induced muscle damage last? *Med Sci Sports Exerc* **33**, 1490–1495.
- Paul DJ, Bradley PS & Nassis GP (2015). Factors affecting match running performance of elite soccer players: shedding some light on the complexity. *Int J Sports Physiol Perform* **10**, 516–519.
- Peñailillo L, Blazeovich AJ & Nosaka K (2015). Muscle Fascicle Behavior during Eccentric Cycling and Its Relation to Muscle Soreness. *Med Sci Sports Exerc* **47**, 708–717.
- Phomsoupha M & Laffaye G (2014). Shuttlecock velocity during a smash stroke in badminton evolves linearly with skill level. *Comput Methods Biomech Biomed Engin* **17 Suppl 1**, 140–141.

- Phomsoupha M & Laffaye G (2015). The Science of Badminton: Game Characteristics, Anthropometry, Physiology, Visual Fitness and Biomechanics. *Sports Med* **45**, 473–495.
- Place N (2006). Altérations neuromusculaires associées à des contractions isométriques prolongées avec biofeedbacks mécanique et électromyographique (thesis). Université de Bourgogne.
- Place N, Lepers R, Deley G & Millet GY (2004). Time course of neuromuscular alterations during a prolonged running exercise. *Med Sci Sports Exerc* **36**, 1347–1356.
- Prasartwuth O, Allen TJ, Butler JE, Gandevia SC & Taylor JL (2006). Length-dependent changes in voluntary activation, maximum voluntary torque and twitch responses after eccentric damage in humans. *J Physiol* **571**, 243–252.
- Prasartwuth O, Taylor JL & Gandevia SC (2005). Maximal force, voluntary activation and muscle soreness after eccentric damage to human elbow flexor muscles. *J Physiol* **567**, 337–348.
- Proske U & Morgan DL (2001). Muscle damage from eccentric exercise: mechanism, mechanical signs, adaptation and clinical applications. *J Physiol* **537**, 333–345.
- Racinais S, Bringard A, Puchaux K, Noakes TD & Perrey S (2008). Modulation in voluntary neural drive in relation to muscle soreness. *Eur J Appl Physiol* **102**, 439–446.
- Racinais S, Girard O, Micallef JP & Perrey S (2007). Failed excitability of spinal motoneurons induced by prolonged running exercise. *J Neurophysiol* **97**, 596–603.
- Robineau J, Jouaux T, Lacroix M & Babault N (2012). Neuromuscular fatigue induced by a 90-minute soccer game modeling. *J Strength Cond Res* **26**, 555–562.
- Rota S, Morel B, Saboul D, Rogowski I & Hautier C (2014). Influence of fatigue on upper limb muscle activity and performance in tennis. *J Electromyogr Kinesiol* **24**, 90–97.
- Royal KA, Farrow D, Mujika I, Halson SL, Pyne D & Abernethy B (2006). The effects of fatigue on decision making and shooting skill performance in water polo players. *J Sports Sci* **24**, 807–815.
- Rupp T, Jubeau M, Lamalle L, Warnking JM, Millet GY, Wuyam B, Esteve F, Levy P, Krainik A & Verges S (2014). Cerebral volumetric changes induced by prolonged hypoxic exposure and whole-body exercise. *J Cereb Blood Flow Metab* **34**, 1802–1809.
- Rupp T, Jubeau M, Wuyam B, Perrey S, Levy P, Millet GY & Verges S (2012). Time-dependent effect of acute hypoxia on corticospinal excitability in healthy humans. *J Neurophysiol* **108**, 1270–1277.
- Rupp T, Leti T, Jubeau M, Millet GY, Bricout VA, Levy P, Wuyam B, Perrey S & Verges S (2013). Tissue deoxygenation kinetics induced by prolonged hypoxic exposure in healthy humans at rest. *J Biomed Opt* **18**, 095002.
- Scanff CL (2005). Les bases de l'entraînement mental. *Bull Psychol* **475**, 101.

- Smith MR, Zeuwts L, Lenoir M, Hens N, De Jong LMS & Coutts AJ (2016). Mental fatigue impairs soccer-specific decision-making skill. *J Sports Sci* **34**, 1297–1304.
- Sorichter S, Puschendorf B & Mair J (1999). Skeletal muscle injury induced by eccentric muscle action: muscle proteins as markers of muscle fiber injury. *Exerc Immunol Rev* **5**, 5–21.
- Starbuck C & Eston RG (2011). Exercise-induced muscle damage and the repeated bout effect: evidence for cross transfer. *Eur J Appl Physiol*; **112**, 1005–1013.
- Szubski C, Burtscher M & Loscher WN (2006). The effects of short-term hypoxia on motor cortex excitability and neuromuscular activation. *J Appl Physiol* **101**, 1673–1677.
- Talbot JA & Morgan DL (1998). The effects of stretch parameters on eccentric exercise-induced damage to toad skeletal muscle. *J Muscle Res Cell Motil* **19**, 237–245.
- Taylor JL, Amann M, Duchateau J, Meeusen R & Rice CL (2016). Neural Contributions to Muscle Fatigue: From the Brain to the Muscle and Back Again. *Med Sci Sports Exerc* **48**, 2294–2306.
- Taylor JL & Gandevia SC (2001). Transcranial magnetic stimulation and human muscle fatigue. *Muscle Nerve* **24**, 18–29.
- Theurel J, Lepers R, Pardon L & Maffiuletti NA (2007). Differences in cardiorespiratory and neuromuscular responses between voluntary and stimulated contractions of the quadriceps femoris muscle. *Respir Physiol Neurobiol* **157**, 341–347.
- Thomassen M, Christensen PM, Gunnarsson TP, Nybo L & Bangsbo J (2010). Effect of 2-wk intensified training and inactivity on muscle Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup> pump expression, phospholemman (FXD1) phosphorylation, and performance in soccer players. *J Appl Physiol* **108**, 898–905.
- Thompson RW, Kaufman KA, De Petrillo LA, Glass CR & Arnkoff DB (2011). One Year Follow-Up of Mindful Sport Performance Enhancement (MSPE) with Archers, Golfers, and Runners. *J Clin Sport Psychol* **5**, 99–116.
- Tiidus PM ed. (2008). Skeletal muscle damage and repair. *Human Kinetics*, Champaign, IL.
- Tofas T, Jamurtas AZ, Fatouros I, Nikolaidis MG, Koutedakis Y, Sinouris EA, Papageorgakopoulou N & Theocharis DA (2008). Plyometric exercise increases serum indices of muscle damage and collagen breakdown. *J Strength Cond Res* **22**, 490–496.
- Twist C & Eston RG (2009). The effect of exercise-induced muscle damage on perceived exertion and cycling endurance performance. *Eur J Appl Physiol* **105**, 559–567.
- Vanderthommen M, Duteil S, Wary C, Raynaud JS, Leroy-Willig A, Crielaard JM & Carlier PG (2003). A comparison of voluntary and electrically induced contractions by interleaved 1H- and 31P-NMRS in humans. *J Appl Physiol* **94**, 1012–1024.
- Vergauwen L, Spaepen AJ, Lefevre J & Hespel P (1998). Evaluation of stroke performance in tennis. *Med Sci Sports Exerc* **30**, 1281–1288.

- Verges S, Rupp T, Jubeau M, Wuyam B, Esteve F, Levy P, Perrey S & Millet GY (2012). Cerebral perturbations during exercise in hypoxia. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* **302**, R903-16.
- Waldron M & Highton J (2014). Fatigue and pacing in high-intensity intermittent team sport: an update. *Sports Med Auckl NZ* **44**, 1645–1658.
- Warren GL, Hermann KM, Ingalls CP, Masselli MR & Armstrong RB (2000). Decreased EMG median frequency during a second bout of eccentric contractions. *Med Sci Sports Exerc* **32**, 820–829.
- Warren GL, Lowe DA & Armstrong RB (1999). Measurement tools used in the study of eccentric contraction-induced injury. *Sports Med* **27**, 43–59.
- Weinberg RS & Gould D (2011). Foundations of sport and exercise psychology: includes online study guide with more than 80 activities, 5. ed. *Human Kinetics*, Champaign, Ill.
- Williams C & Rattel S (2009). Human Muscle Fatigue. *Routledge*. London.