

THESE DE DOCTORAT

NANTES UNIVERSITE

ECOLE DOCTORALE N° 603

Education, Cognition, Langages, Interactions, Santé

Spécialité : Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives, 74^{ème} section

Par

Tristan TALLIO

Influence des propriétés mécaniques musculaires et tendineuses sur les interactions muscle-tendon et la performance lors de tâches plurisegmentaires

Thèse présentée et soutenue à Nantes, le 11 Décembre 2025

**Unité de recherche : UR 4334, Laboratoire « Motricité – Interaction – Performance »
UFR STAPS – Nantes Université**

Rapporteurs avant soutenance :

Alexandre FOURE Maître de conférence, HDR, Université Claude Bernard Lyon 1
Jean-Benoît MORIN Professeur des Universités, Université Jean Monnet Saint Etienne

Composition du Jury :

Président : Jean-Benoît MORIN Professeur des Universités, Université Jean Monnet Saint Etienne
Examineurs : Gaël GUILHEM Directeur de recherche, HDR, INSEP
 Caroline NICOL Professeur des Universités, Aix-Marseille Université
 Pierre SAMOZINO Maître de conférence, HDR, Université Savoie-Mont Blanc

Dir. de thèse : Sylvain Dorel Professeur des Universités, Nantes Université
Co-dir. de thèse : Antoine Nordez Professeur des Universités, Nantes Université

Avant-propos

Avant propos

Le travail présenté dans ce manuscrit de thèse est le fruit d'un travail commun réalisé au sein du laboratoire Motricité-Interaction-Performance, dans lequel j'ai eu la chance d'évoluer depuis ma première année de Master EOPS. À ce moment-là, mon intérêt pour la recherche relevait plus de la curiosité, et je ne savais pas encore que j'allais embarquer pour quatre années de doctorat, au cours desquelles j'ai pu énormément enrichir mes connaissances et mes compétences dans le domaine de la biomécanique. Ces quatre années ne furent pas tout le temps faciles, nous avons dû remettre en question nos idées principales, nous adapter aux différentes opportunités, refaire des traitements pour nous assurer des résultats... mais je pense que ces hauts et bas font que je savoure d'autant plus la finalisation de ce document. Je souhaiterais donc remercier toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

Tout d'abord, je souhaiterais chaleureusement remercier Alexandre Fouré et Jean-Benoît Morin d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ce manuscrit. Je suis convaincu que vos remarques pertinentes contribueront à améliorer la qualité de ce travail. J'aimerais également remercier Caroline Nicol, Gaël Guilhem et Pierre Samozino d'avoir accepté d'examiner mon travail. J'attends nos échanges avec impatience.

Une mention spéciale pour Pierre Samozino, qui en plus d'avoir accepté d'être membre de mon jury, a également participé à mon CSI durant ces quatre années. Avec Nicolas Peyrot, vous avez grandement contribué, par vos remarques et conseils, à la réalisation de ce doctorat dans de très bonnes conditions. Je vous remercie donc grandement tous les deux.

Cette thèse n'aurait pas pu se faire sans le duo gagnant des interactions muscle-tendon, Sylvain Dorel et Antoine Nordez. Merci à vous pour votre temps, votre soutien et pour tous vos conseils au cours de ces années, j'ai vraiment beaucoup appris grâce à vous.

Sylvain, c'est sous ta supervision que j'ai réalisé mon premier stage recherche en Master 1. C'est toi qui m'as fait découvrir le monde de la recherche, et plus particulièrement les interactions muscle-tendon. Je te dois beaucoup. Tes remarques sont toujours pertinentes et tu fourmilles de bonnes idées, permettant de rallonger d'améliorer les expérimentations.

Avant propos

Plus globalement, tu es une super personne, toujours de bonne humeur, et je suis très heureux d'avoir pu te cotoyer pendant ces quatre ans.

Antoine, je suis toujours impressionné par ta disponibilité, même en étant le directeur du laboratoire et en allant grimper presque tous les jours. Tu es un puit de savoir en biomécanique, et tes questions sont toujours justes. Je trouve que vous vous complétez bien avec Sylvain, lui qui part dans tous les sens et toi qui recadre un peu les idées, même si la plupart du temps vous êtes d'accord pour rajouter des mesures expérimentales. C'est également toi qui m'as fait venir à l'escalade le midi, et qui m'a fait découvrir ce sport formidable. Promis, je ferai un peu plus d'efforts pour faire de la voie avec toi !

J'aimerais remercier l'ensemble des membres du laboratoire Motricité-Interactions-Performance d'apporter une bonne humeur et un environnement de travail plaisant. Ce fut un plaisir de venir tous les jours, et d'avoir l'occasion de discuter sciences, cours ou tout simplement sport avec tout le monde. Un grand merci à Aurélie pour l'aide technique sur tous les outils de mesure et pour toujours être partante pour prendre une Guinness avec moi. Aussi, merci à Gwen pour toute l'aide administrative que tu apportes, moi qui en aie horreur.

Merci également à Yohan, Baptiste et Julian pour votre aide lors de l'entraînement de l'Étude 1. Ça nous a coûté quelques heures de sommeil mais quel plaisir de voir les énormes résultats que nous avons obtenus :'). J'en profite pour remercier aussi Lucie qui m'a aidé pour les expérimentations des Études 2 et 3 lors de son stage, et Louis pour son aide sur le traitement des données MOCAP.

Merci à toute la team de doctorants d'être présente, sans vous je ne pense pas que cette thèse aurait la même saveur. Merci d'être toujours partants pour participer aux prémanips ou aux manips, et merci de faire du laboratoire un lieu où règne la bonne humeur. Hugo, mon partenaire de bureau, ma « work wife » selon Juliette. Je crois que je n'ai jamais vu quelqu'un aussi sujet aux addictions que toi, tu es passé d'un stade où tu ne voulais pas entendre parler d'escalade à devenir « presque » meilleur qu'Antoine en bloc. Titouan, je ne sais pas comment tu fais, tu passes ton temps en dehors de ton bureau à faire rire la galerie et tu réussis quand même à finir une thèse en trois ans. En plus de ça tu arrives à faire des zouglo sets et à presque égaler Hugo en extension max de genou. Merci pour tes arrêts

Avant propos

récurrents à notre bureau, et désolé qu'on n'ait pas pu suivre ton créneau « en septembre, doucement il faut reprendre » cette année. Antoine, mon partenaire de course. J'adore discuter avec toi, tu es toujours pertinent avec une pointe d'humour qui me fait beaucoup rire. Merci de m'avoir accompagné à Glasgow et de m'avoir aidé à rayer tous les Insepiens de la liste. Valentin, je pense que ce qui me manquera le plus c'est de te voir faire du tennis shadow dans les couloirs, ou tes petites danses en passant à côté de notre bureau. Merci d'être la référence ultime des stats, et pour les discussions sur notre avenir. Même si tu es un grand maintenant, merci à toi Ricardo pour toutes les conversations intéressantes. Merci également aux derniers arrivés, Titouan, Quentin, Baptiste, Thomas, Jérémie, et aux plus anciens que j'ai eu l'occasion de côtoyer, Iris, Julien, Raph (réserve une bonne bouteille de Bourgogne pour moi), Marine, Émilie, et Maxime. Mention spéciale pour toi Maxime, car c'est avec toi que j'ai réalisé mon premier stage recherche.

Merci à mes amis d'avoir été présents durant toutes ces années. Je pense que la question : « mais t'as pas encore fini ? » ne va pas me manquer du tout. Même si je n'ai pas été très disponible ces derniers temps, je sais que je peux toujours compter sur vous dans les moments difficiles.

Merci à mes parents de m'avoir toujours encouragé dans mes décisions, et de m'avoir soutenu pendant ces années de doctorat, même si vous ne comprenez pas ce que je fais. Merci à ma sœur d'être présente, et à mes petites nièces de me faire rire. Merci à toute ma famille d'être aussi unie et de permettre des rassemblements récurrents qui m'ont bien changé les idées. Merci à mes grand-parents, qui pensent peut-être encore à certains instants que je suis kiné.

Enfin, merci à toi Juliette d'être présente au quotidien, merci pour tout ce que tu as fait pendant cette écriture de manuscrit afin de me rendre la vie plus facile. Plus globalement merci d'être là, de me changer les idées, de me faire rire, et d'être une personne sur qui je peux vraiment compter.

PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS ASSOCIÉES À CE TRAVAIL DE THÈSE

Publications dans des revues scientifiques internationales à comité de lecture :

Tallio T, Dorel S, Bizet B, Colard J, Betus Y, Cattagni T, Nordez A. (en révision dans *European Journal of Applied Physiology*). Effect of eccentric training at different muscle lengths on the gastrocnemius medialis behaviour during single and multi-joint tasks.

Tallio T, Nordez A, Lecarpentier L, Dorel S. (en préparation). Effect of velocity and pre-activation on the torque-length relationship of vastus lateralis.

Tallio T, Nordez A, Dorel S. (en préparation). Factors of performance in squat jump and countermovement jump: towards a better understanding of the interindividual variability of jump height.

Communications dans des congrès internationaux avec actes :

Tallio T, Dorel S, Bizet B, Colard J, Betus Y, Cattagni T, Nordez A. (2024). Effect of eccentric training at different muscle lengths on muscle-tendon interactions. *29^e Congrès de l'European College of Sport Sciences*. Glasgow, Écosse. Communication orale.

Tallio T, Nordez A, Lecarpentier L, Dorel S. (2025). Torque-length relationship of vastus lateralis fascicles: effect of velocity and pre-activation on optimal length. *30^e Congrès de l'International Society of Biomechanics*. Stockholm, Suède. Communication par poster.

Autres travaux

Publications dans des revues scientifiques internationales à comité de lecture :

Bizet B, Nordez A, **Tallio T**, Lacourpaille L, Cattagni T, Colard J, Betus Y, Dorel S, Sarcher A, Seynnes OR, Andrade R. (2025). Eight weeks of eccentric training at long-muscle length increases fascicle length independently of adaptations in passive mechanical properties. *J Appl Physiol*, <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00859.2024>

Colard J, Betus Y, **Tallio T**, Bizet B, Nordez A, Jubeau M, Cattagni T. (2025). Eccentric training at long muscle length induces greater neural plasticity than eccentric training at short muscle length. *Experimental Physiology*, <https://doi.org/10.1113/EP092470>

Sommaire

Introduction générale	1
Cadre théorique	7
1. Propriétés mécaniques du muscle et du tendon	9
1.1. Le muscle	9
1.1.1. Organisation hiérarchique du muscle permettant la contraction musculaire	9
1.1.2. Architecture du muscle	11
1.1.3. Relation force-longueur du sarcomère	12
1.1.4. Relation force-vitesse de la fibre isolée	13
1.1.5. Influence de la titine sur la production de force	15
1.2. Les structures tendineuses	18
1.2.1. La géométrie du tendon	19
1.2.2. Le bras de levier	20
1.2.3. La raideur tendineuse	22
1.3. Muscles d'intérêt dans le cadre de la thèse	24
1.3.1. Le gastrocnemius medialis	24
1.3.2. Le vastus lateralis	27
2. Comportement du système muscle-tendon au cours de la contraction musculaire	31
2.1. Modélisation et évaluation des composants du système muscle-tendon	31
2.1.1. Modèles fonctionnels du système muscle-tendon	31
2.1.2. Analyse des interactions muscle-tendon	33
2.2. Interactions muscle-tendon lors de tâches monosegmentaires	36
2.2.1. La relation moment-longueur	36
2.2.2. La relation force-vitesse	40
2.2.3. Comportement du système muscle-tendon lors de contractions explosives isométriques	42
2.2.4. Comportement du SMT lors de contractions excentriques	44
2.2.5. Le cycle étirement-détente	45
2.3. Interactions muscle-tendon lors de la locomotion	47
2.3.1. Biomécanique de la marche et de la course	47
2.3.2. Caractérisation des interactions muscle-tendon	49
2.4. Interactions muscle-tendon lors du saut vertical	51
2.4.1. Biomécanique du squat jump et du contremouvement jump	52
2.4.2. Caractérisation des interactions muscle-tendon lors du squat jump et du contremouvement jump	54
2.4.3. Biomécanique du hopping et interactions muscle-tendon	59
2.4.4. Différence de performance entre le squat-jump et le contremouvement jump	61
2.4.5. Effet de l'augmentation de la charge excentrique lors du contremouvement jump	63
3. Effet de l'entraînement chronique	67

3.1.	Influence des modalités d'entraînement sur les adaptations musculaires et tendineuses -----	67
3.1.1.	Le régime de contraction -----	67
3.1.2.	Effet de l'amplitude de travail et de la longueur musculaire -----	70
3.2.	Effet de l'entraînement chronique sur les interactions muscle-tendon -----	72
3.2.1.	Les tâches mono-segmentaires -----	72
3.2.2.	La course à pied -----	75
3.2.3.	Le saut vertical -----	77
3.2.4.	Effet de l'expertise sur les interactions muscle-tendon lors du saut vertical -----	80
Objectifs et hypothèses -----		85
Méthodologie générale -----		91
1.	Caractéristiques des participants -----	93
2.	Outils de mesure -----	93
2.1.	Ergomètre isocinétique -----	93
2.2.	Échographie -----	95
2.2.1.	Échographie ultrarapide -----	95
2.2.2.	Telemed -----	97
2.3.	Système optoélectronique -----	97
2.4.	Électromyographie de surface -----	98
2.5.	Plateforme de force -----	99
2.6.	Synchronisation des outils -----	99
3.	Traitement des données -----	100
3.1.	Échographie -----	100
3.1.1.	Longueur des faisceaux musculaires -----	100
3.1.2.	Mesures échographiques du tendon -----	104
3.2.	Cinématique -----	105
3.3.	Relations moment-angle et moment-longueur -----	106
3.4.	Raideur tendineuse -----	109
3.5.	Taux de montée en force -----	110
3.6.	Signaux électromyographiques -----	111
3.7.	Force de réaction au sol -----	112
Contributions expérimentales -----		115
Étude 1 -----		117
Introduction -----		120
Method -----		122
Results -----		131
Discussion -----		140
Supplementary materials -----		153
Annexe -----		155
Étude 2 -----		165
Introduction -----		167

Method -----	168
Results -----	174
Discussion -----	185
Étude 3 -----	197
Introduction -----	199
Method -----	201
Results -----	211
Discussion -----	227
Discussion générale -----	237
1. Considérations méthodologiques -----	239
1.1. Interactions muscle-tendon in vivo -----	239
1.1.1. Mesure de la longueur des faisceaux musculaires -----	239
1.1.2. Modélisation de la longueur du système muscle-tendon -----	242
1.1.3. Estimation du comportement des structures tendineuses -----	243
1.2. Mesure des relations moment-angle et moment-longueur -----	244
1.2.1. Sommation des forces au sein d'un groupe musculaire -----	244
1.2.2. Effet du niveau d'activation musculaire -----	246
2. Caractérisation des interactions muscle-tendon lors du heel drop -----	248
3. Apports scientifiques -----	251
3.1. Évaluation des relations moment-angle et moment-longueur -----	251
3.2. Différences entre le gastrocnemius medialis et le vastus lateralis -----	255
3.2.1. Effet de l'entraînement sur l'allongement des faisceaux musculaires -----	256
3.2.2. Effet de la pré-activation sur les interactions muscle-tendon -----	257
3.3. Facteurs de performance en saut vertical -----	259
4. Perspectives de recherche -----	262
4.1. Évaluation des relations moment-angle et moment-longueur excentriques -----	263
4.2. Modification des interactions muscle-tendon sur la performance en saut vertical -----	264
4.2.1. Effet de l'accentuated eccentric load sur la performance en CMJ -----	264
4.2.2. Optimisation des interactions muscle-tendon -----	265
Conclusion Générale -----	269
Références bibliographiques -----	273

Introduction générale

Le développement d'outils d'imagerie tel que l'échographie nous permet depuis la fin du XX^e siècle d'analyser le comportement *in vivo* des faisceaux musculaires au cours d'une contraction. De nombreuses études ont alors mis en évidence une dissociation du comportement du muscle par rapport aux tendons (Fukunaga *et al.*, 2001 ; Ito *et al.*, 1998 ; Kurokawa *et al.*, 2001 ; Reeves et Narici, 2003). Cette dissociation de comportement, appelée pour la suite de ce document « interactions muscle-tendon », est permise par les différences de propriétés mécaniques entre le muscle, structure active commandée par le système nerveux central, et le tendon, structure passive ayant des propriétés viscoélastiques. Les interactions muscle-tendon sont présentes dans toutes les tâches motrices que nous réalisons, comme par exemple marcher, courir, sauter ou encore descendre des escaliers (Ishikawa et Komi, 2008 ; Lindstedt, 2001), et sont en partie responsables de l'amélioration de la performance sportive. Par exemple, lors de la course à pied, les faisceaux musculaires du *gastrocnemius medialis* (GM) agissent de manière quasi-isométrique lors de la phase de contact au sol, tandis que les structures tendineuses s'allongent puis se raccourcissent, permettant ainsi au muscle de diminuer l'utilisation d'énergie nécessaire à sa contraction, et donc d'être plus efficient (Ishikawa *et al.*, 2007 ; Lai *et al.*, 2018). De même, lors du saut vertical, les interactions muscle-tendon du GM permettent l'amplification de la puissance articulaire de la cheville au travers d'un phénomène appelé « effet catapulte » (Farris *et al.*, 2016 ; Kurokawa *et al.*, 2001 ; Kurokawa *et al.*, 2003).

Les propriétés mécaniques musculaires, telles que la relation force-longueur ou la relation force-vitesse, sont également influencées par les interactions muscle-tendon et les propriétés mécaniques tendineuses (Hauraix *et al.*, 2015 ; Hauraix *et al.*, 2017 ; Hoffman *et al.*, 2012). Ces propriétés sont généralement évaluées afin de mieux comprendre comment le comportement des faisceaux musculaires influence la performance. Par exemple, la mesure de la relation force-longueur permet d'observer si les faisceaux musculaires sont à des longueurs favorables à la production de force au cours du mouvement. Les propriétés mécaniques du tendon sont également importantes pour la performance. Une raideur plus importante des structures tendineuses permet par exemple de mieux transmettre la force produite par le muscle (Muraoka *et al.*, 2005).

Plusieurs études ont montré que l'entraînement contre résistance induisait des modifications des propriétés mécaniques du muscle et/ou du tendon, qui peuvent être sous la forme d'une augmentation de la raideur tendineuse (Bohm *et al.*, 2014 ; Kongsgaard *et al.*, 2007 ; Malliaras *et al.*, 2013), de la force maximale (Blazevich *et al.*, 2003 ; Franchi *et al.*, 2014 ;

Geremia *et al.*, 2018), ou encore de l'angle auquel est produit la force maximale (Goubel et Lenseil-Corbeil, 2003 ; Kubo *et al.*, 2006). Également, certaines études ont mis en évidence que la modification de ces propriétés par l'entraînement contre résistance induisait des modifications de la performance lors de tâches mono- ou plurisegmentaires (Blazevich *et al.*, 2009 ; Fouré *et al.*, 2010 ; Kubo *et al.*, 2017). Cependant, peu d'études ont tenté de voir si cette amélioration de performance était liée à une modification des interactions muscle-tendon au cours de la tâche. Ces études ont montré dans l'ensemble que les changements de propriétés mécaniques musculaires et/ou tendineuses dûs à l'entraînement modifiaient également les interactions muscle-tendon, permettant ainsi de diminuer le coût énergétique lors de la course à pied (Albracht et Arampatzis, 2013 ; Bohm *et al.*, 2021), ou d'améliorer la performance en saut vertical (Hirayama *et al.*, 2017 ; Hoffman *et al.*, 2022 ; Kubo *et al.*, 2021).

L'analyse des sportifs de haut niveau dans la littérature nous informe que ces derniers sont susceptibles de posséder une architecture musculaire et tendineuse, ainsi que des propriétés mécaniques musculaires et tendineuses différentes par rapport à d'autres individus. Cela peut par exemple se caractériser par des faisceaux musculaires plus longs pour les sprinters (Abe *et al.*, 2000 ; Abe *et al.*, 2001), par un volume tendineux plus important (Wiesinger *et al.*, 2017), ou par des capacités de production de force explosive plus élevées (Maffiuletti *et al.*, 2016). Il est également possible que leur haut niveau de performance soit lié aux interactions muscle-tendon. En effet, la récente étude de Jo et Lee (2023) a mis en évidence que les experts en saut vertical présentaient des différences de comportement des faisceaux musculaires du GM au cours du mouvement par rapport à des non-experts. Cette différence de comportement permettrait, selon ces chercheurs, d'expliquer la hauteur de saut supérieure pour ce groupe d'experts. Cependant, l'étude de Jo et Lee (2023) n'a pas mesuré les propriétés mécaniques musculaires et tendineuses des participants de l'étude, il est donc difficile de voir si ces dernières sont associées aux modifications d'interactions muscle-tendon.

Dans l'ensemble, très peu d'études ont tenté d'analyser le lien entre les propriétés mécaniques musculaires et tendineuses et les interactions muscle-tendon. Ce travail de thèse aura donc pour objectif principal d'observer l'influence des propriétés mécaniques musculaires et tendineuses sur les interactions muscle-tendon, et sur la performance lors de tâches plurisegmentaires. Pour répondre à cet objectif, nous analyserons le lien entre ces paramètres en étudiant l'effet d'un entraînement excentrique, susceptible d'induire des modifications architecturales et des changements des propriétés mécaniques du muscle et du

tendon, sur les interactions muscle-tendon. Nous analyserons également le lien entre propriétés mécaniques et interactions muscle-tendon au travers de l'expertise en saut vertical. Dans ces différents travaux, nous étudierons deux muscles différents participants à la performance plurisegmentaire, le *gastrocnemius medialis*, et le *vastus lateralis*.

Ce manuscrit s'articulera en quatre grands chapitres. Dans le Chapitre 1 « Cadre théorique », nous ferons un état des lieux de la littérature concernant la mesure des propriétés mécaniques musculaires et tendineuses, des interactions muscle-tendon, et de l'effet de l'entraînement sur ces dernières. Le Chapitre 2 « Méthodologie générale » portera sur les méthodes expérimentales utilisées dans le cadre de cette thèse. Le Chapitre 3 « Contributions expérimentales » s'intéressera aux différentes études menées lors de ce doctorat. Enfin, le Chapitre 4 « Discussion générale » nous permettra d'analyser plus en détail les apports scientifiques de ce travail de thèse, et de discuter des considérations méthodologiques et des pistes de travail pour de prochaines études.

Cadre théorique

1. Propriétés mécaniques du muscle et du tendon

1.1. Le muscle

1.1.1. Organisation hiérarchique du muscle permettant la contraction musculaire

Le muscle squelettique est un élément central de notre corps humain. Principal responsable de la production de mouvement avec le système nerveux central, il participe également au maintien de la posture, à la stabilisation des articulations, ainsi qu'au maintien de la température corporelle (*i.e.* dégagement de chaleur lors de sa contraction). Le muscle squelettique est agencé en différentes sous-structures, et est organisé de manière hiérarchique. Chaque division du muscle squelettique est entourée par une enveloppe aponévrotique (*i.e.* épimysium, périmysium, endomysium) constituant la matrice extracellulaire du muscle et permettant le maintien de cette organisation hiérarchique.

La plus petite unité contractile du muscle est le sarcomère (*i.e.* taille de repos d'environ 2,5 μm , Figure 1). Il est délimité par deux lignes Z et contient les filaments épais de myosine et les filaments fins d'actine. Le glissement de ces derniers sur les filaments épais de myosine va permettre la contraction musculaire, selon la théorie des filaments glissants de Huxley (1957). D'autres protéines, comme la nébuline ou la titine, ont un rôle de soutien des filaments fins et épais, mais peuvent également être acteurs dans la production de force du muscle (partie 1.1.5.). Un ensemble de sarcomères placés en série constitue une myofibrille (~4000 sarcomères dans une myofibrille de 10 mm), et un ensemble de myofibrilles placées en parallèle constitue une fibre musculaire. Enfin, un regroupement de fibres musculaires va constituer un faisceau musculaire, et l'ensemble de ces faisceaux va créer le muscle squelettique. Ainsi, le raccourcissement des sarcomères va induire un raccourcissement des myofibrilles, puis des fibres musculaires, puis des faisceaux musculaires pour enfin arriver à un raccourcissement du muscle squelettique global.

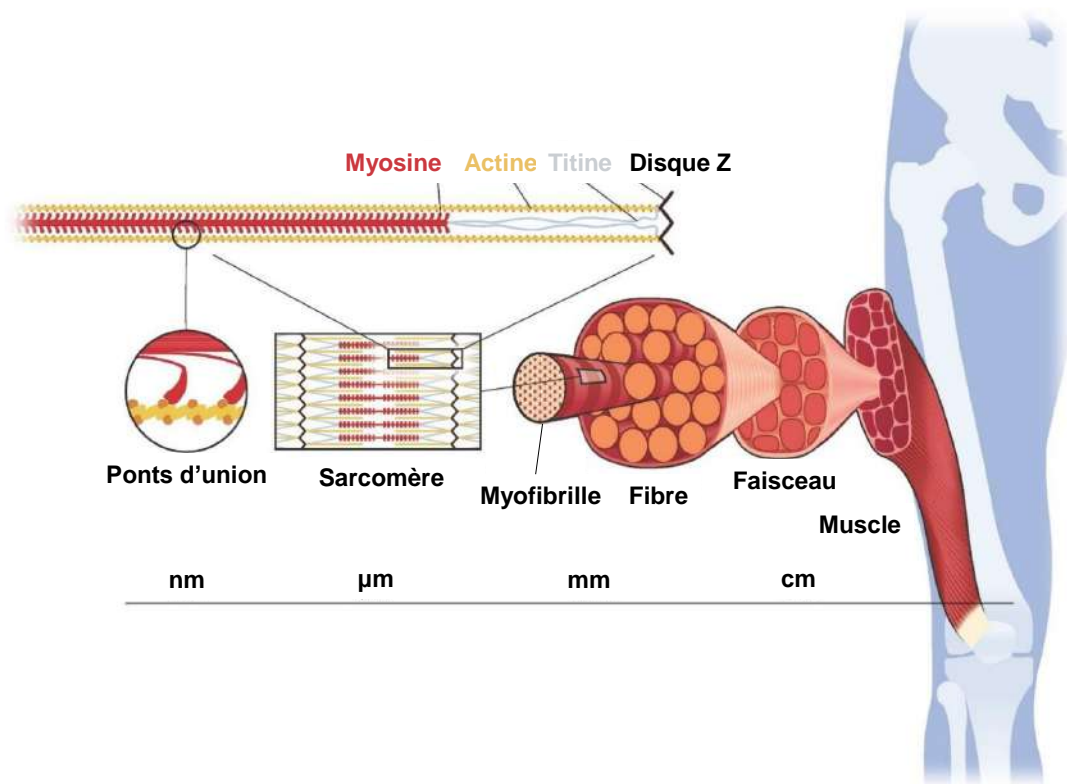


Figure 1 : Description schématique de l'organisation hiérarchique du muscle squelettique. Un muscle est composé de différentes sous-structures organisées du sarcomère aux faisceaux musculaires. Le sarcomère est composé de différentes protéines (myosine, actine) permettant son raccourcissement lors d'une contraction volontaire. Figure issue de Uchida et Delp (2021).

D'un point de vue fonctionnel, la contraction musculaire est initiée par le système nerveux central, qui envoie une commande motrice via la moelle épinière. Dans cette dernière, la commande motrice va se propager par l'axone du motoneurone α , jusqu'aux fibres musculaires qu'il innerve, on parle d'unité motrice. Chaque fibre musculaire est entourée d'une membrane appelée sarcolemme, sur laquelle un potentiel d'action musculaire va se propager (Enoka, 2001). Ce potentiel d'action va pénétrer à l'intérieur de la fibre musculaire par les tubules transverses et déclencher la libération d'ions calcium (Ca^{2+}), par le réticulum sarcoplasmique, dans le sarcoplasme. Ces ions calcium vont venir se fixer sur la troponine C, située sur les filaments fins d'actine, entraînant la libération de son site de liaison. Ce phénomène va permettre à la tête de myosine, redressée à 90° par l'hydrolyse de l'adénosine triphosphate (ATP), de venir se fixer sur ce site de liaison. Suite à cela, l'ATP va se dissocier de la myosine et cette dernière va retrouver sa position de repos, à 45° , entraînant avec elle le filament fin d'actine. Enfin, la tête de myosine va se détacher de l'actine, et de l'ATP va venir se fixer sur le filament épais, lui permettant de retrouver une position

redressée à 90° sous l'effet de l'hydrolyse. Ainsi, l'action de l'ATP sur la tête de myosine, couplée avec la fixation du filament épais sur le filament fin, va permettre un mouvement d'essuie-glace, ce qui va induire *in fine* un raccourcissement des sarcomères par glissement des filaments d'actine sur les filaments de myosine.

Dans cette partie, nous allons nous intéresser à l'architecture musculaire et aux propriétés mécaniques du muscle isolé, influençant sa capacité de production de force.

1.1.2. Architecture du muscle

La capacité de production de force des muscles dépend de leur architecture (Biewener, 2016). Nous observons trois organisations possibles au sein des différents muscles squelettiques du corps humain : fusiforme (*e.g. semitendinosus*), penné (*e.g. vastus lateralis*) et multipenné (*e.g. soleus*). Un muscle est appelé fusiforme lorsque ses faisceaux musculaires sont longitudinaux. Au contraire, il existe dans un muscle penné un angle entre l'axe longitudinal du muscle et les faisceaux musculaires qui le composent. Enfin, un muscle multipenné va être composé de plusieurs compartiments délimités par du tissu aponévrotique, et à l'intérieur desquels les faisceaux musculaires vont avoir une orientation différente. Au sein des muscles pennés et multipennés, l'angulation des faisceaux musculaires par rapport aux aponévroses, appelé angle de pennation, permet de produire un niveau de force plus important (Lieber et Friedén, 2000). Un angle de pennation élevé est associé à une plus grande surface de section transversale physiologique (*i.e.* PCSA), et ainsi un plus grand nombre de fibres musculaires en parallèle pour un volume musculaire donné (Lieber et Friedén, 2000 ; Uchida et Delp, 2021). Également, les faisceaux musculaires des muscles pennés opèrent à des longueurs plus proches de leur longueur optimale (Blazevich, 2006 ; Herring *et al.*, 1984). Enfin, la vitesse de raccourcissement des faisceaux musculaires est plus faible, due à la rotation des faisceaux durant la contraction (*i.e.* architectural gear ratio, parties 2.2.2., 2.2.3. et 2.2.4.). La longueur des faisceaux musculaires va également impacter les capacités fonctionnelles du muscle. En effet, la vitesse maximale de raccourcissement des faisceaux musculaires est liée à leur longueur. Plus un faisceau musculaire est long, plus le nombre de sarcomère en série au sein du faisceau musculaire est important (Close, 1972 ; Hinks *et al.*, 2023 ; Lynn et Morgan, 1994). La vitesse de raccourcissement d'un faisceau musculaire correspond à la somme des vitesses de raccourcissement des sarcomères en série

composant la myofibrille. Un nombre plus important de sarcomères en série entraînera donc une vitesse de raccourcissement plus élevée (Bodine *et al.*, 1982). Par ailleurs, plusieurs études ont montré une corrélation entre la longueur des faisceaux musculaires et la performance en sprint, les athlètes spécialisés dans cette discipline possédant des faisceaux plus longs que les marathoniens (Abe *et al.*, 2000 ; Abe *et al.*, 2001).

La longueur des faisceaux musculaires, ainsi que leur orientation, sont liées à la fonction des muscles, et vont impacter leur capacité de production de force et leur coût énergétique (*i.e.* quantité d'ATP utilisé pour raccourcir l'ensemble des sarcomères composant un faisceau musculaire). Les muscles fusiformes vont produire des contractions favorables au contrôle et la réalisation de mouvements de grande amplitude, mais ne peuvent pas produire de hauts niveaux de force et ont un grand coût énergétique. Au contraire, les muscles pennés ou multipennés vont produire de hauts niveaux de force, avec un coût énergétique faible, mais sur des amplitudes de mouvements plus limitées (Biewener, 2016).

1.1.3. Relation force-longueur du sarcomère

Plusieurs travaux au milieu du XX^e siècle ont montré sur modèle animal (*i.e.* grenouille) que la longueur du sarcomère lors de la contraction avait une influence sur sa capacité de production de force (Gordon *et al.*, 1966 ; Ramsey et Street, 1940). Ces chercheurs ont mis en évidence que la relation tension-longueur, ou force-longueur, avait une forme de U inversé, et qu'elle pouvait être décomposée en trois zones : i) le sarcomère est très raccourci, produisant un nombre insuffisant de ponts actine-myosine pour générer une force maximale (Figure 2A), on parle alors de pente ascendante de la relation force-longueur (Goubel et Lenseil-Corbeil, 2003), ii) la longueur du sarcomère permet de maximiser le nombre de ponts d'union (Figure 2B), il s'agit de la longueur optimale du sarcomère (autrement appelée L_0), iii) le sarcomère est très allongé, le nombre de ponts actine-myosine est

insuffisant pour produire une force maximale (Figure 2C), on parle alors de pente descendante de la relation force-longueur.

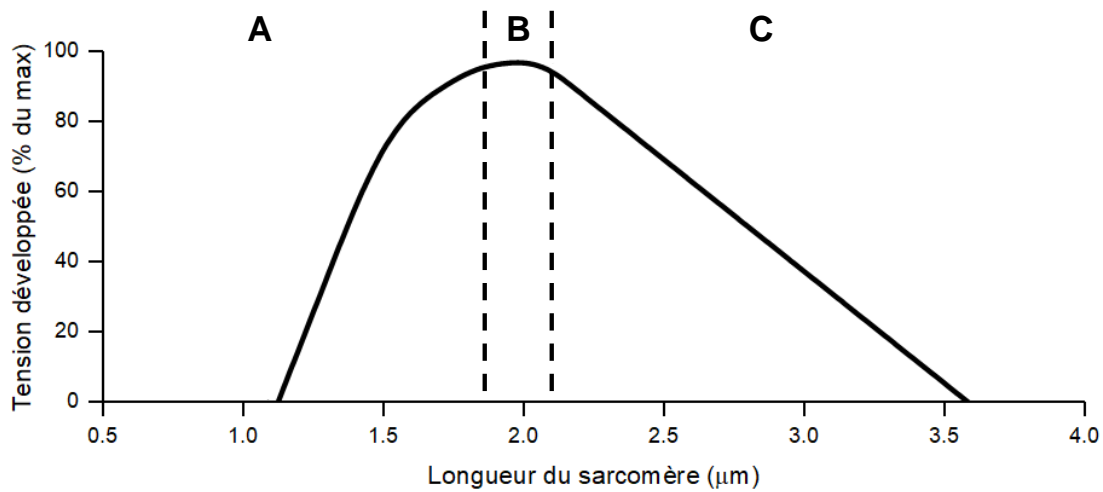


Figure 2 : Relation tension-longueur du sarcomère évaluée sur la grenouille. La zone A correspond à la pente ascendante de la relation, dans laquelle le sarcomère est trop raccourci pour produire une force importante. La zone B correspond au plateau de la relation et à la longueur optimale du sarcomère, lui permettant de produire un maximum de force. La zone C représente la pente descendante de la relation, dans laquelle le sarcomère est trop allongé pour produire une force importante. Adapté de Gordon et al. (1966).

Initialement déterminée chez la grenouille (Gordon *et al.*, 1966 ; Ramsey et Street, 1940), la relation force-longueur du sarcomère a ensuite été démontrée sur différents animaux ainsi que sur l'Homme (Burkholder et Lieber, 2001 ; Cutts, 1988 ; Tardieu *et al.*, 1977). L'étude de Burkholder et Lieber (2001) nous indique que, dans l'ensemble, les sarcomères opèrent sur une plage de $94 \pm 13\%$ de L_0 , permettant aux animaux de réaliser des tâches optimalement. D'un point de vue plus macroscopique, la relation force-longueur du muscle entier est légèrement différente de celle observée sur le sarcomère, et sera discutée partie 2.2.1.

1.1.4. Relation force-vitesse de la fibre isolée

La capacité de production de force d'une fibre musculaire est dépendante de la vitesse de raccourcissement de celle-ci. Ce phénomène fut démontré pour la première fois par Fenn et Marsh (1935), en observant la vitesse de raccourcissement d'une fibre musculaire de grenouille à différentes charges. Leurs résultats indiquent que plus la charge externe est

importante, plus la vitesse de raccourcissement de la fibre musculaire est faible. Cette découverte a ensuite été approfondie par les travaux de Hill (1938) qui modélisa la relation hyperbolique force-vitesse (Eq. 1).

$$(F + a)(V + b) = c \quad \text{Eq. 1}$$

Où F et V correspondent respectivement à la force et la vitesse de raccourcissement de la fibre musculaire, et où a, b et c sont des constantes.

Cette équation permet de tracer la relation hyperbolique force-vitesse de la fibre isolée (Figure 3) et de déterminer la force maximale de la fibre (F_{\max}), atteinte à vitesse nulle, et sa vitesse maximale de raccourcissement (V_{\max}), lorsque la force est nulle. La puissance d'une fibre musculaire peut être calculée comme étant le produit de la force et de la vitesse de raccourcissement de cette dernière (Figure 3). Sa valeur maximale (i.e. P_{\max}) est atteinte à environ un tiers de sa vitesse maximale de raccourcissement (Hill, 1938).

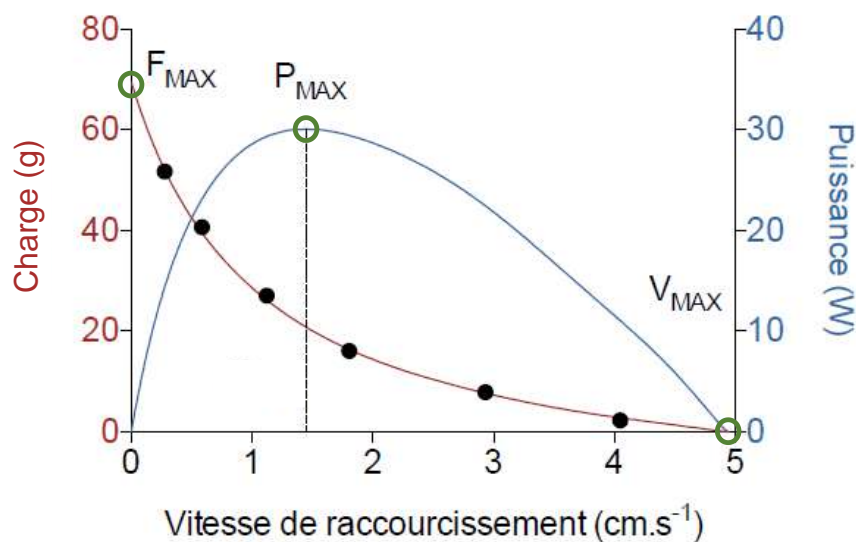


Figure 3 : Relations force-vitesse et puissance-vitesse d'une fibre musculaire isolée, déterminées à partir de points expérimentaux (cercles noirs). Les cercles verts représentent la force maximale (F_{\max}), la vitesse maximale (V_{\max}), et la puissance maximale (P_{\max}) de la fibre musculaire. Figure adaptée de Hill (1938 ; 1964).

L'allure hyperbolique de la relation force-vitesse tient son origine des réactions biochimiques au sein du sarcomère (Goubel et Linsel-Corbeil, 2003). En effet, le rôle de la cinétique des ponts d'union actine-myosine a été mis en lumière par Piazzesi *et al.* (2007). Cette équipe a démontré que l'augmentation de la vitesse de raccourcissement du sarcomère induisait une diminution de la capacité de production de force des ponts d'union. Ils ont également démontré que le taux de formation des ponts actine-myosine devient constant à environ 30% de la vitesse maximale de raccourcissement du sarcomère, tandis que le taux de détachement des ponts d'union continue d'augmenter. Ces éléments induisent une diminution du nombre de ponts actine-myosine au sein du sarcomère avec l'augmentation de la vitesse. Cette diminution du nombre de ponts d'union, couplée avec la diminution de la capacité de production de force par pont, induit une diminution de la force produite par le sarcomère, et donc la fibre musculaire, lorsque la vitesse augmente.

Il est possible de distinguer trois types de fibres musculaires chez l'Homme, les fibres lentes (type I), les fibres intermédiaires (type IIa) et les fibres rapides (type IIx). Les fibres lentes produisent de faibles niveaux de force mais sont très résistantes à la fatigue, tandis que les fibres rapides sont capables de produire de très haut niveaux de force mais sont en revanche peu résistantes à la fatigue. Cette différenciation des fibres est causée par les propriétés du motoneurone α les innervant. Par exemple, une petite taille de corps cellulaire du motoneurone α ainsi qu'un faible diamètre axonal vont induire une spécialisation vers la typologie lente des fibres musculaires innervées par ce motoneurone (Goubel et Linsel-Corbeil, 2003). Lors d'une contraction musculaire, les motoneurones α possédant un corps cellulaire de plus petite taille vont être recrutés en premier, c'est ce qu'on appelle généralement le « principe de taille », démontré par Henneman (1957). Aussi, la vitesse de raccourcissement des fibres est liée à leur typologie. Les fibres de type IIa et IIb sont en effet caractérisées par des vitesses de raccourcissement plus élevées que les fibres de type I (Trappe *et al.*, 2015).

1.1.5. Influence de la titine sur la production de force

La théorie des filaments glissants de Huxley met en avant le rôle prépondérant des filaments d'actine et de myosine dans la production de ponts d'unions permettant de

produire une force. Cette théorie, confirmée par l'étude de Gordon *et al.*, (1966), nous indique qu'une longueur identique de sarcomère ne peut pas produire des niveaux de force différents. Or, quelques années auparavant, plusieurs groupes de chercheurs ont découvert chez le modèle animal que la force isométrique produite suite à un étirement actif (*i.e.* contraction excentrique), ou suite à un raccourcissement actif (*i.e.* contraction concentrique), était respectivement supérieur et inférieur à la force produite lors d'une contraction isométrique seule (Figure 4 - Abbot et Aubert, 1952 ; Buchthal, 1942). Ces chercheurs ont alors expliqué cela par la plasticité du muscle strié et ce n'est que plus tard, avec notamment les travaux d'Herzog et Leonard (1997 ; 2000 ; 2002) que le modèle à deux filaments de Huxley fut démontré comme étant probablement incomplet.

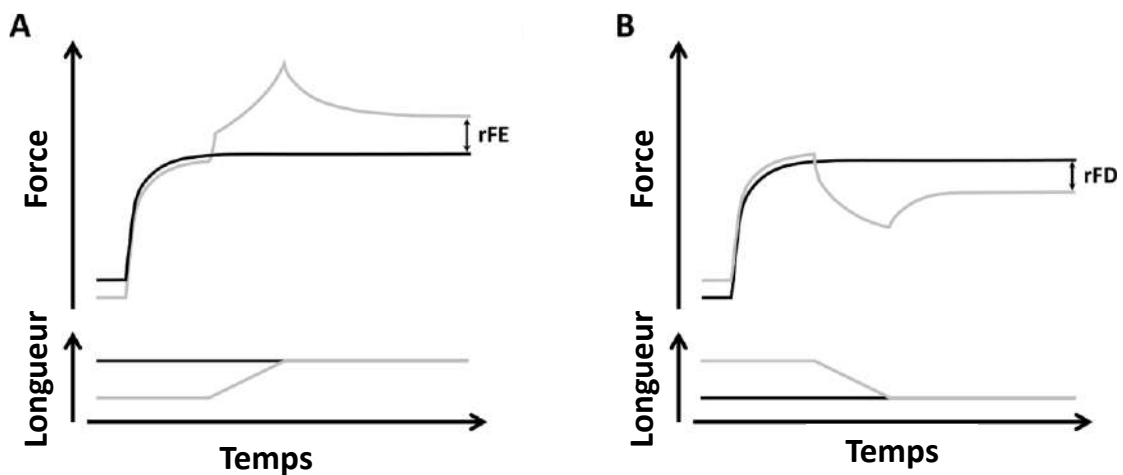


Figure 4 : Illustration des phénomènes de residual force enhancement (A) et de residual force depression (B). A : suite à un allongement actif du muscle (courbes grises), la production de force augmente par rapport à une contraction purement isométrique (courbes noires) réalisée à la même longueur musculaire. La différence de performance est appelée residual force enhancement (rFE). B : suite à un raccourcissement actif du muscle (courbes grises), la production de force diminue par rapport à une contraction purement isométrique (courbes noires) réalisée à la même longueur musculaire. La différence de performance est cette fois ci appelée residual force depression (rFD). Figure adaptée de Hahn *et al.* (2023).

Ces deux phénomènes, appelés aujourd'hui « residual force enhancement » ou rFE, et « residual force depression » ou rFD, peuvent être expliqués par deux hypothèses majeures : i) la non-uniformité de la longueur des sarcomères et ii) l'implication de la protéine titine. Concernant la première hypothèse, il est peu probable qu'elle explique le rFE et le rFD car la non-uniformité de la longueur des sarcomères impliquerait que ces deux phénomènes apparaissent uniquement lorsque le sarcomère est sur la pente descendante de la relation

force-longueur (Fukutani et Herzog, 2019 ; Hessel *et al.*, 2017 ; Hahn *et al.*, 2023). Or, plusieurs études ont montré l'apparition de rFE sur la pente ascendante de la relation (Abbot et Aubert, 1952 ; Pun *et al.*, 2010). L'hypothèse de l'implication de la titine semble au contraire plus probable, car le phénomène de rFE a été observé sur un sarcomère unique (Leonard *et al.*, 2010), et accompagné d'une augmentation de la force passive (Herzog et Leonard, 2002), suggérant l'implication d'une structure passive participant à la surproduction de force. La titine est une protéine structurelle reliant la ligne Z à la bande M, et s'attachant au filament épais de myosine. Par sa position dans le sarcomère, la titine contribue à la tension passive du muscle (Wang *et al.*, 1993). Une partie de sa structure est sensible aux ions calcium (*i.e.* région N2A), ce qui provoquerait, lors d'une contraction, une liaison entre la titine et l'actine. Dans le cas du rFE, cela permettrait d'étirer une plus faible longueur de titine sur une grande distance, augmentant la force passive et donc la force (Figure 5A – Fukutani et Herzog, 2019 ; Hessel *et al.*, 2017), tandis que dans le cas du rFD, cela empêcherait à l'actine et la myosine de former des ponts d'union, diminuant ainsi la force (Figure 5B – Hahn *et al.*, 2023).

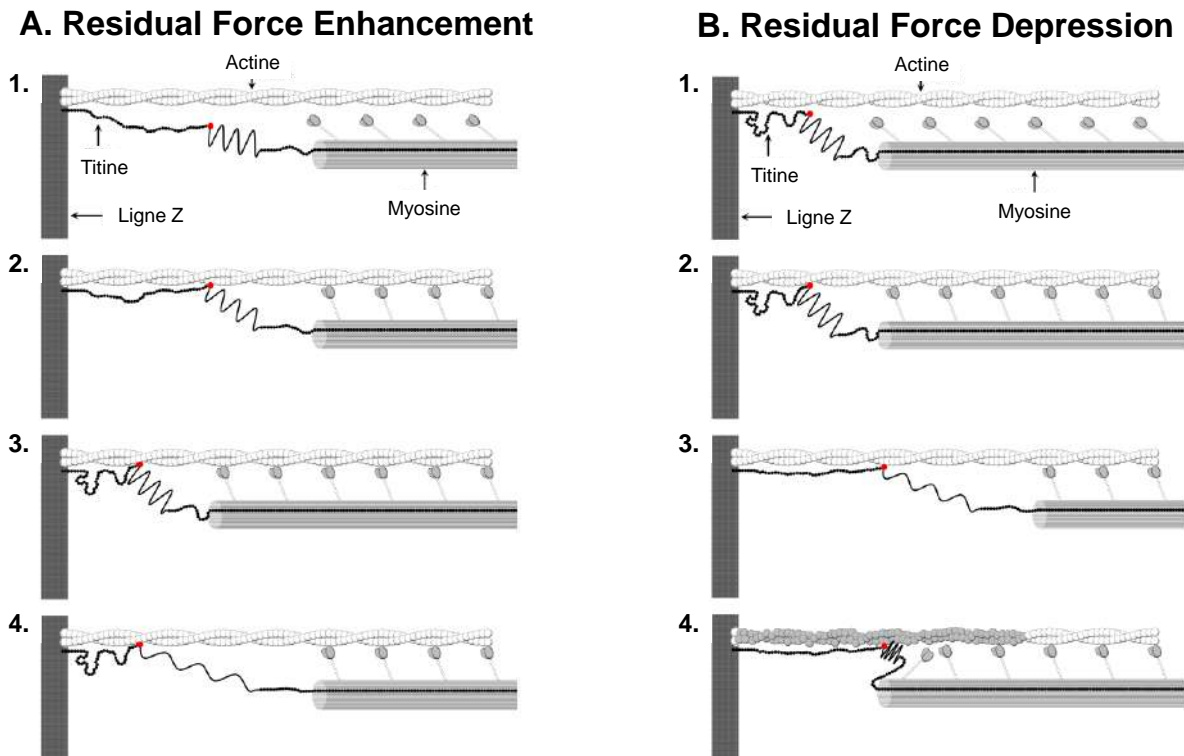


Figure 5 : Schéma représentatif de l'implication de la titine dans les phénomènes de residual force enhancement (A) et de residual force depression (B). Pour le residual force enhancement, (1) représente le sarcomère en état de repos et (2) en état d'activation isométrique sans antécédent de contraction. La titine se lie avec l'actine. Dans le (3), le sarcomère est activé à courte longueur avant de réaliser une contraction excentrique, une partie de la titine se lie avec une zone de l'actine plus proche de la ligne Z. (4) Lorsque la longueur du sarcomère atteint celle de référence (i.e. position 2), l'étirement plus important de la titine induit une augmentation de la force produite. Pour le residual force depression, (1) représente le sarcomère en état de repos et (2) en activation isométrique à courte longueur, sans antécédent de contraction. (3) Lorsque le sarcomère est activé à grande longueur avant de réaliser une contraction concentrique, une partie de la titine se lie avec l'actine sur une zone plus éloignée de la ligne Z qu'auparavant. (4) Le sarcomère atteint la longueur de référence (i.e. position 2), la titine empêche la formation de ponts actine-myosine sur sa zone de liaison avec l'actine, diminuant la force produite. Figure adaptée de Hahn et al. (2023).

1.2. Les structures tendineuses

Le tendon est un tissu principalement constitué d'eau et de collagène de type I, faisant le lien entre le muscle et l'os (Kjaer, 2004 ; Wang, 2006). Sa fonction principale est la transmission de la force produite par le muscle vers le segment articulaire afin d'induire un déplacement osseux et donc du mouvement. La transmission de force entre le muscle et le tendon se produit au niveau de la jonction myotendineuse (JMT) mais aussi partiellement par le biais de la matrice extra cellulaire présente dans les aponévroses et dans le tissu tendineux

(Kjaer, 2004). À l'instar du muscle, le tendon est composé de plusieurs sous-structures. La plus petite unité structurale du tendon est la chaîne α , composée d'acides aminés, venant se structurer sous forme d'une triple hélice appelée tropocollagène. Les molécules de tropocollagène sont arrangées en série et en parallèle, formant des microfibrilles. Ces microfibrilles vont ensuite former des fibrilles tendineuses. Les fibrilles sont arrangées longitudinalement en parallèle afin d'améliorer leur résistance à la tension mécanique. Enfin, les fibrilles vont composer un faisceau tendineux, et l'ensemble des faisceaux tendineux va constituer le tendon (Enoka, 2001, Handsfield *et al.*, 2016). Le tissu tendineux est viscoélastique. Cette propriété est liée aux interactions entre l'eau, les protéines de collagène et les protéines non-collagéniques le composant, et lui permet d'emmagasiner de l'énergie en s'étirant, et de la restituer ou de la dissiper en se raccourcissant (Lindstedt *et al.*, 2001).

Le tendon est connecté à l'os par la jonction ostéotendineuse, dont la surface peut varier selon le muscle (*i.e.* jonction sous forme de bande pour le *vastus lateralis* ou sous forme circulaire pour le tendon d'Achille). Il est également connecté au muscle par la JMT, puis se prolonge dans le muscle sous la forme d'aponévrose (*e.g.* épimysium, péri-mysium, endomysium). Certaines études ont mis en évidence des propriétés mécaniques similaires entre les aponévroses et les tendons (Arampatzis *et al.*, 2005) tandis que d'autres non (Kubo *et al.*, 2005). Dans ce manuscrit de thèse, nous nous focaliserons prioritairement sur les propriétés du tendon.

1.2.1. La géométrie du tendon

Les propriétés viscoélastiques du tendon impliquent que plus un tendon sera long et plus il sera capable de se déformer (Biewener, 1998). Aussi, la déformation du tendon, associée à sa raideur (partie 1.2.3.), permet une plus grande capacité de stockage d'énergie élastique (*i.e.* produit de sa raideur et de sa déformation). La longueur des tendons (et leur raideur) varie selon la position anatomique des muscles et de leur fonction. Par exemple, le *gluteus maximus*, muscle proximal du membre inférieur et grand producteur de force, possède des tendons très courts afin de transmettre au mieux la force qu'il crée. Au contraire, le *triceps surae*, muscle distal du membre inférieur et plus faible producteur de force, possède un long tendon (*i.e.* tendon d'Achille) capable de stocker et de restituer de l'énergie afin d'amplifier la production mécanique du muscle.

La mesure de la surface de section transversale (CSA) du tendon est essentielle afin de déterminer ses propriétés matérielles (*i.e.* module de Young). La CSA peut être évaluée à partir de l'IRM (Arampatzis *et al.*, 2010 ; Bohm *et al.*, 2014 ; Magnusson et Kjaer, 2003), ou à partir de l'échographie (Bohm *et al.*, 2016 ; Finni *et al.*, 2009 ; Fouré *et al.*, 2011), en traçant les limites du tendon sur une coupe transversale de celui-ci (Figure 6B). Sa mesure, couplée avec celle de la force produite par le muscle, permet de calculer la contrainte appliquée au tendon, et donc d'avoir des informations concernant le risque de lésion ou de rupture de celui-ci (Lake *et al.*, 2023 ; Reeves et Cooper, 2017). En effet, la CSA d'un tendon n'est pas uniforme sur toute sa longueur (Figure 6C - Magnusson et Kjaer, 2003 ; Reeves et Cooper, 2017), et les lésions ou ruptures surviennent généralement sur les régions sur lesquelles cette CSA est plus faible (Jozsa *et al.*, 1989). La CSA d'un tendon peut être augmentée avec l'entraînement (partie 3.1.), et les athlètes réalisant des efforts induisant de grosses contraintes sur les tendons possèdent des CSA plus importantes que les autres (Magnusson et Kjaer, 2003 ; Wiesinger *et al.*, 2017).

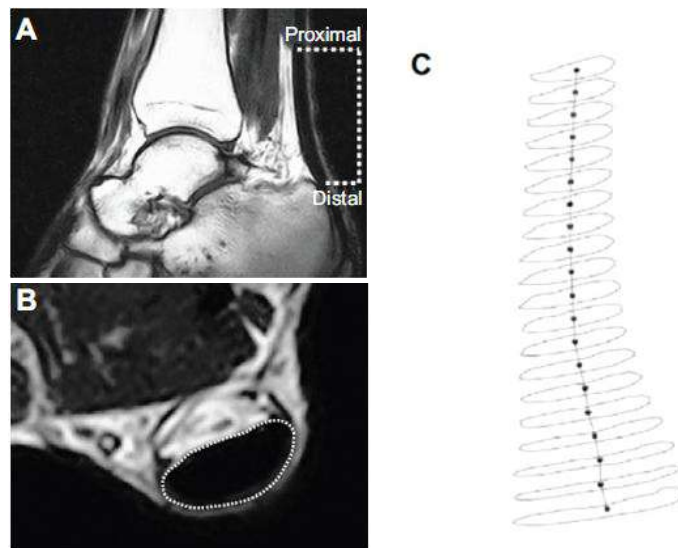


Figure 6 : Images d'une partie du tendon d'Achille (*i.e.* free tendon) mesurées à l'aide de l'IRM. (A) représente la vue sagittale du tendon et (B) la vue transversale. (C) représente la surface de section transversale du tendon d'Achille à différentes longueurs. Il est possible d'observer sur ces images que la surface de section transversale n'est pas uniforme (*i.e.* plus importante en distal). Figure tirée de Bohm *et al.* (2014).

1.2.2. Le bras de levier

Le bras de levier d'un muscle correspond à la plus courte distance entre la ligne d'action de son tendon et l'axe de rotation de l'articulation mobilisée par celui-ci. Par

exemple, le bras de levier du *triceps surae* correspond à la plus courte distance projetée orthogonalement entre le tendon d'Achille et le centre articulaire de la cheville. La longueur du bras de levier influence le moment de force développé par un muscle, considérant en condition isométrique, que le moment de force est égal au produit de la force et du bras de levier. Ainsi, pour une force égale produite au niveau musculaire, un grand bras de levier permettra de développer un moment de force plus important (Figure 7).

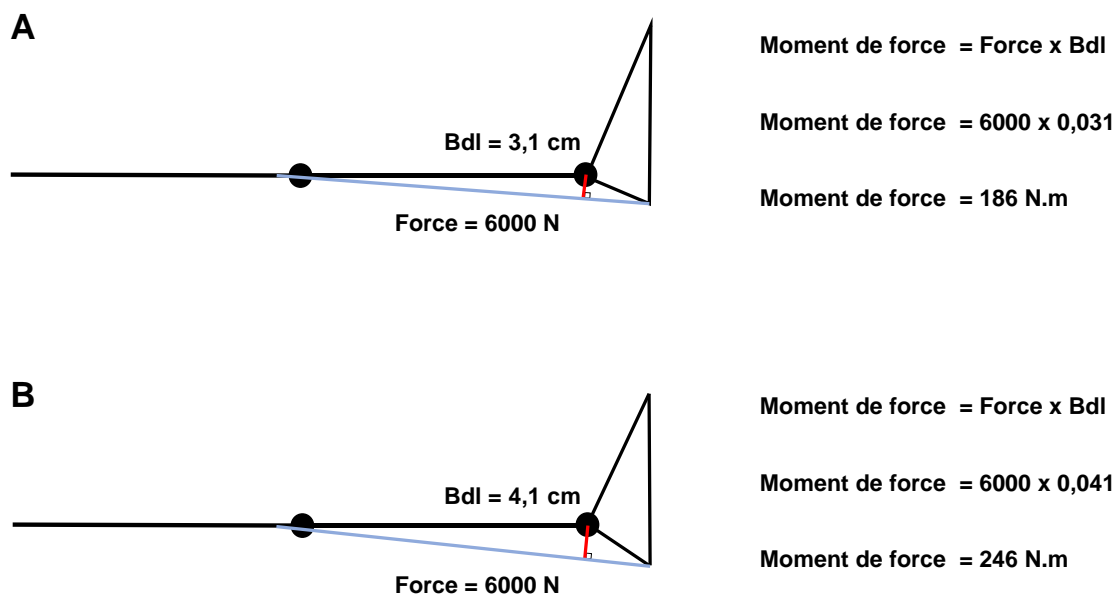


Figure 7 : Représentation schématique de l'effet de la longueur du bras de levier sur la production de force. Les deux individus produisent la même force musculaire, mais le participant (A) a un bras de levier plus court que le participant (B). Le moment de force produit est donc plus important pour le participant (B). Bdl : bras de levier ; N : Newton.

Le bras de levier est généralement mesuré dans la littérature par le biais de trois méthodes différentes : i) la méthode du centre de rotation, ii) la méthode d'excursion du tendon, ou iii) une méthode hybride combinant échographie et capture du mouvement (Holzer *et al.*, 2020). La méthode du centre de rotation consiste à évaluer la localisation anatomique du centre de rotation d'une articulation, à l'aide de l'IRM ou des rayons X, à différentes positions articulaires. La projection orthogonale entre le centre de rotation et la ligne d'action du tendon permet ensuite de déterminer le bras de levier d'un individu (Maganaris *et al.*, 2000 ; Olszewski *et al.*, 2015). La méthode d'excursion du tendon se résume par la mesure du déplacement de la JMT selon l'angle articulaire, lors d'une mobilisation passive. Le bras de levier correspond ainsi à la pente de la relation déplacement tendineux-

angle (Karamanidis *et al.*, 2011 ; Manal *et al.*, 2013). Enfin, la méthode hybride consiste à mesurer la ligne d'action du tendon à l'aide de l'échographie, et de mesurer l'axe de rotation de l'articulation à partir de la capture du mouvement. Le bras de levier est ensuite calculé comme la projection orthogonale entre l'axe de rotation et le tendon (à la moitié de son épaisseur – Manal *et al.*, 2013 ; Wade *et al.*, 2019). Les méthodes du centre de rotation et d'excursion du tendon présentent des limites. En effet, ces deux méthodes ne permettent de mesurer correctement le bras de levier en condition active qu'à de faibles intensités (Olszewski *et al.*, 2015 ; Wade *et al.*, 2019), dû à un allongement du tendon différent entre les angles articulaires lors de la contraction. Or, il a été démontré que le bras de levier différait entre une condition passive et une condition active (Olszewski *et al.*, 2015), il est donc difficile d'utiliser ce type de méthodes pour des analyses en condition active.

La longueur du bras de levier est classiquement utilisée dans la littérature afin de déterminer les forces produites par un muscle ou un tendon à partir du moment de force produit (Arampatzis *et al.*, 2006 ; Bakenecker *et al.*, 2019 ; Hager *et al.*, 2020 ; Holzer *et al.*, 2020 ; Kubo *et al.*, 2007). Cette longueur est différente entre les individus (Kunimasa *et al.*, 2022), et est corrélée positivement avec le volume musculaire (Dugan et Piazza, 2024). Son importance dans la performance sportive a aussi été démontrée (Bennett *et al.*, 2023 ; Kovacs *et al.*, 2020 ; Kunimasa *et al.*, 2014 ; Ueno *et al.*, 2021).

1.2.3. La raideur tendineuse

Les tendons possèdent des propriétés d'élasticité et de viscosité (Wang, 2006). Les propriétés élastiques d'un tendon lui permettent de se déformer lors d'un étirement, en emmagasinant de l'énergie, et de revenir à son état initial, en restituant cette énergie. La viscosité permet au tendon de dissiper une partie de l'énergie stockée lors de son allongement. La déformation d'un tendon jusqu'à sa rupture peut se décomposer en trois phases distinctes (Figure 8). Lorsqu'une contrainte (*i.e.* rapport entre la force et la CSA) est appliquée, le tendon va d'abord se déformer de manière importante, on parle alors de « toe-region ». Dans cette phase, les fibres tendineuses vont passer d'une forme ondulée (ou « slack ») à une forme tendue. Ensuite, la déformation du tendon augmentera proportionnellement avec la contrainte, formant la région linéaire. Au-delà de cette région linéaire, la déformation et la contrainte continuent d'augmenter, mais la déformation étant

supérieure aux limites physiologiques, des lésions vont apparaître sur les fibres tendineuses, allant jusqu'à la rupture (Wang, 2006).

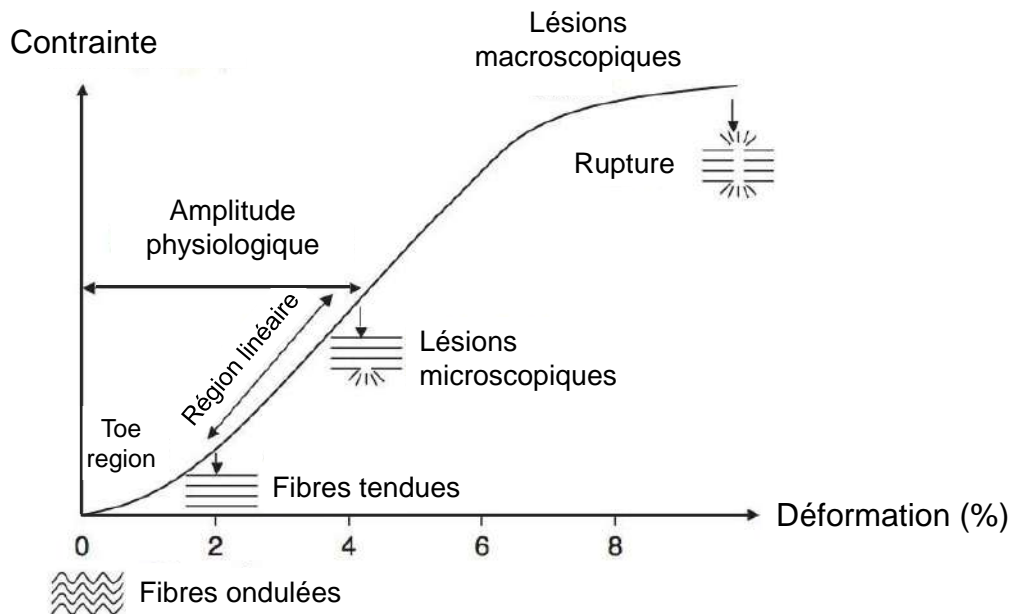


Figure 8 : Relation contrainte-déformation du tendon. Figure adaptée de Wang (2006).

In vivo, chez l'Homme, l'évaluation des propriétés mécaniques d'un tendon se fait généralement à l'aide d'une relation entre la force produite par le muscle attaché au tendon et son allongement (Kubo *et al.*, 2005). Cette mesure consiste à évaluer les variations de longueur du tendon par échographie, au travers du déplacement de la JMT, lors d'une contraction isométrique en rampe, c'est-à-dire avec une augmentation croissante de la force produite par le muscle (Bohm *et al.* 2014 ; Khair *et al.* 2024). La raideur du tendon se définit comme la capacité de ce tissu à résister à un allongement, et se calcule classiquement comme la pente de la région linéaire de la relation force-allongement du tendon, entre 50% et 100% de la force maximale volontaire du muscle (Kubo *et al.*, 2005 ; 2007 ; 2010). En effet, la viscoélasticité du tendon implique que ce dernier va beaucoup se déformer à des niveaux de force faible, les fibres tendineuses étant toujours ondulées (Wang, 2006). Il sera donc difficile de mesurer précisément la raideur dans cette région. L'analyse de la déformation du tendon à partir de 50% de la force maximale volontaire correspond environ à une contrainte de 30 MPa, contrainte à partir de laquelle les fibres tendineuses sont tendues (Seynnes *et al.*, 2015). A partir de ce niveau de force, la relation entre la force et la déformation sera plus linéaire,

permettant ainsi un calcul de la raideur. Ainsi, un tendon se déformant beaucoup avec l'augmentation de la force aura une raideur faible tandis qu'un autre se déformant peu pour la même force sera plus raide.

La fonction première d'un tendon est de transmettre la force produite par le muscle vers le segment osseux. Cette transmission de force sera plus rapide et plus efficace lorsque la raideur tendineuse sera plus grande. Plusieurs études ont montré qu'une raideur importante était liée à une amélioration de la performance sportive (Arampatzis *et al.*, 2006 ; Albracht et Arampatzis, 2013 ; Bohm *et al.*, 2021 ; Kubo *et al.*, 2007 ; Werkhausen *et al.*, 2019). De plus, la raideur tendineuse est liée à la capacité de stockage-restitution d'énergie élastique (partie 2.2.5. - Muraoka *et al.*, 2005), qui est également un facteur de performance (Hirayama *et al.*, 2017 ; Wiesinger *et al.*, 2017).

1.3. Muscles d'intérêt dans le cadre de la thèse

Ce travail de thèse s'intéresse principalement à deux muscles du membre inférieur, le *gastrocnemius medialis*, appartenant au groupe musculaire du *triceps surae*, et le *vastus lateralis*, appartenant au groupe musculaire du *quadriceps femoris*. Nous avons fait le choix d'étudier ces deux muscles car ils sont impliqués de manière importante dans la locomotion et dans le saut vertical. Dans cette partie, nous décrirons les fonctions et les propriétés anatomiques et mécaniques de ces deux muscles, ainsi que leur rôle respectif au sein du membre inférieur.

1.3.1. Le gastrocnemius medialis

Le *gastrocnemius medialis* (GM) est un muscle appartenant, avec le *gastrocnemius lateralis* et le *soleus*, au groupe musculaire du *triceps surae*. Le GM est un muscle bi-articulaire, dont l'insertion proximale se situe sur la partie postérieure du condyle médial et sur la face poplitée du fémur au-dessus du condyle médial, et dont l'insertion distale se situe sur la face postérieure du calcaneus. Son action musculaire consiste donc à réaliser la flexion plantaire, et dans une moindre mesure la flexion de genou (Li *et al.*, 2002).

Le GM étant bi-articulaire, la longueur ainsi que la vitesse de raccourcissement de ses faisceaux musculaires, dépendent à la fois de l'angle de la cheville et de l'angle du genou (Wakahara *et al.*, 2009), jouant ainsi sur la force que ce muscle est capable de produire. La longueur de repos des faisceaux du GM est d'environ 5,9 cm en moyenne (variant de 5,1 à 8,9 cm), et l'angle de pennation moyen des faisceaux est d'environ 21,8° (variant de 18 à 27° - Table 1). En comparaison avec les autres muscles du *triceps surae*, le volume musculaire du GM représente environ 30% du volume total (Hamard, 2023). Enfin, la typologie du GM est plutôt équilibrée, la proportion de fibres de type I étant d'environ 51% (Johnson *et al.*, 1973).

L'insertion distale du GM au calcanéus se fait par le biais du tendon d'Achille. Il s'agit d'un tendon particulier car c'est le plus long tendon du corps humain (Pang et Ying, 2006). Le tendon d'Achille peut être divisé en deux parties : i) une partie proximale correspondant aux tendons du GM et du *gastrocnemius lateralis*, représentant environ 75% de sa longueur totale, et ii) une partie distale, appelée « free tendon » à laquelle vient s'ajouter le tendon du *soleus*, et représentant environ 25% de sa longueur totale (Pekala *et al.*, 2017). Ainsi le tendon d'Achille est composé de trois sous tendons associés à chacun des chefs musculaires du *triceps surae*. La grande longueur du tendon d'Achille lui permet de résister à des élongations importantes (Biewener *et al.*, 1998), en stockant une grande quantité d'énergie (Farris et Raiteri, 2017). Les propriétés mécaniques et architecturales du tendon d'Achille ont régulièrement été mesurées dans la littérature, révélant une raideur de 272,6 N.mm⁻¹ (variant de 170 à 469 N.mm⁻¹), et une CSA d'environ 66,3 mm² (variant de 53,5 à 90 mm² - Table 1).

Cadre théorique

Table 1 : Revue non exhaustive des caractéristiques architecturales et mécaniques du gastrocnemius medialis et du tendon d'Achille. Les longueurs de repos et l'angle de pennation présentés correspondent à des longueurs mesurées par échographie à un angle de cheville de 90°. Les caractéristiques de mesure de la raideur du tendon d'Achille et de sa surface de section transversale (CSA) sont définies dans la méthode de calcul. Apo : mesure du déplacement de l'insertion faisceau musculaire-aponévrose au cours d'une contraction ; JMT : mesure du déplacement de la jonction myotendineuse lors d'une contraction ; MVC : force maximale volontaire ; US : échographie.

Références	Participants	Longueur de faisceaux (cm)	Angle de pennation (°)	Raideur du tendon d'Achille		CSA du tendon d'Achille	
				Valeur (N/mm)	Méthode de calcul	Valeur (mm ²)	Méthode de calcul
Albracht et Arampatzis, 2013	13H	6.4 ± 0.6	19 ± 2	272 ± 48	Apo - rampe 50%-100% MVC		
Bojsen-Moller et al., 2025	12H	5.3 ± 0.8	21.4 ± 2.8	311 ± 74	JMT - rampe 60%-100% MVC		
Cronin et al., 2008	7H/6F	5.7 ± 0.9	27 ± 8				
Crouzier et al., 2018	10H/10F	5.4 ± 0.8	20 ± 4				
Crouzier et al., 2019	36H/6F	5.9 ± 0.7	18 ± 2				
Fouré et al. 2012	13H	5.8 ± 1.1	23.4 ± 3.0	220.1 ± 83.9	JMT - rampe 50%-90% MVC	59.2 ± 11.6	US - malléole médiale
Fouré et al., 2011	10H	5.6 ± 0.7	23.5 ± 3.0			53.8 ± 9.7	US - malléole médiale
Geremia et al., 2018	15H			191.9 ± 35.9	JMT - rampe 50%-100% MVC	63.4 ± 7.8	US - 2, 4 et 6 cm du calcaneus
Geremia et al., 2019	20H	5.4 ± 0.7	21 ± 2				
Karamanidis et Arampatzis, 2006	9H	7.7 ± 0.3	21.9 ± 2.6				
Kawakami et al., 1998	6H	5.2 ± 0.7	24 ± 2				
Maganaris et Paul, 2002	6H			150 ± 28	JMT - rampe 90%-100% MVC	90 ± 9	US - 1, 2 et 3 cm du calcaneus
Magnusson et al., 2001	5H			469 ± 162	Apo - rampe 90%-100% MVC	78.1 ± 10.8	IRM - 3 cm du calcaneus
Pinel et al., 2021	13H/8F	5.1 ± 0.7	21 ± 3				
Stenroth et al., 2012	18H/15F	4.8 ± 0.7	25 ± 4	170 ± 37	JMT - rampe 10%-80% MVC	53.5 ± 9.8	US - 4 cm du calcaneus
Werkhausen et al., 2019	5H/6F	8.9 ± 1.3	18.1 ± 1.8	397 ± 146	JMT - rampe 50%-80% MVC		

MOYENNE		5.9	21.8	272.6		66.3	
----------------	--	------------	-------------	--------------	--	-------------	--

Dans l'ensemble, le GM est un muscle possédant des faisceaux musculaires courts et pennés, et est associé à un long et compliant tendon. Cette architecture musculaire lui permet de produire des niveaux de force élevés avec un faible coût énergétique (partie 1.1.1. – Biewener, 2016), et de se maintenir à des longueurs fasciculaires proches de leur longueur optimale (Blazevich, 2006). De plus, les propriétés du tendon d'Achille favorisent le stockage-restitution d'énergie élastique (partie 1.2.). Il semble donc que le GM et le tendon d'Achille participent à la production de force du membre inférieur avec un faible coût énergétique, permettant notamment lors de la marche de maintenir un effort constant sur une durée importante (Ishikawa *et al.*, 2005). D'autres auteurs ont également émis l'hypothèse que le GM, par son anatomie (*i.e.* muscle bi-articulaire), pourrait être utilisé pour transférer la puissance articulaire développée par les muscles proximaux du membre inférieur vers la cheville (Van Ingen Schenau, 1989). Ce dernier élément sera discuté plus en détail dans les parties 2.3.1. et 2.4.1.

1.3.2. *Le vastus lateralis*

Le *vastus lateralis* (VL) est un muscle appartenant, avec le *vastus medialis*, le *rectus femoris* et le *vastus intermedius*, au groupe musculaire du *quadriceps femoris*. Le VL est un muscle mono-articulaire, dont l'insertion proximale se situe sur la face postérieure du fémur, formant une ligne d'insertion allant du grand trochanter jusqu'au bas de la lèvre latérale de la ligne âpre du fémur, et dont l'insertion distale se situe sur le bord latéral de la patella et sur la tubérosité tibiale. Son action musculaire consiste uniquement à réaliser l'extension de genou.

Le VL est un muscle penné possédant de longs faisceaux musculaires. La longueur moyenne de ses faisceaux musculaires est de 9,8 cm (variant de 7,7 cm à 14 cm), et l'angle de pennation moyen est d'environ 14,1° (variant de 9,9° à 17,9° - Table 2). Le VL est le plus gros muscle du *quadriceps femoris*, son volume représentant environ 35% du volume total de ce groupe musculaire (Balshaw *et al.*, 2024 ; Kulas *et al.*, 2017). Il agit de concert avec le *vastus medialis* et le *vastus intermedius* dans son rôle d'extension de genou (*i.e.* commande nerveuse commune – Rossato *et al.*, 2022). La typologie du VL est plutôt orientée vers les fibres rapides, la proportion de fibres de type II le constituant se situant autour de 60% (Johnson *et al.*, 1973).

L'insertion distale de ce muscle se situe sur la patella, puis se prolonge sous la forme du tendon (ou ligament, car faisant le lien entre deux os) patellaire jusqu'à la tubérosité tibiale. Les études s'intéressant au tendon patellaire lui rapportent une raideur importante de $1768,4 \text{ N.mm}^{-1}$ en moyenne (variant de 689 à 3716 N.mm^{-1}), et une CSA moyenne de $90,3 \text{ mm}^2$ (variant de 62 à $106,2 \text{ mm}^2$ - Table 2). La mesure de la raideur du tendon patellaire est différente de celle réalisée pour le tendon d'Achille, car les études évaluent généralement le déplacement du bord inférieur de la patella au lieu du déplacement de la JMT (Malliaras *et al.*, 2013 ; Seynnes *et al.*, 2015).

Dans l'ensemble, le VL est un muscle très volumineux possédant des faisceaux musculaires longs et pennés, et est associé à un tendon épais et raide. Le volume musculaire est associé positivement avec la production de force (Balshaw *et al.* 2021 ; Blazeovich *et al.* 2009 ; Monte et Franchi, 2023), et un tendon épais et raide permet de mieux transmettre la force produite par le muscle (partie 1.2.3.), en diminuant le risque de rupture liée à une contrainte trop importante (Muraoka *et al.*, 2005). Également, l'architecture particulière du tendon du VL et son association avec la patella lui permet d'avoir un bras de levier important et donc de produire des moments de force importants. Enfin, la longueur importante des faisceaux du VL, couplée à sa typologie musculaire rapide, impliquent une vitesse de raccourcissement élevée (Blazeovich, 2006). Ces éléments indiquent que le VL est un muscle dont la fonction principale est la production de force et de puissance (Blazeovich *et al.*, 2006 ; Cooper *et al.*, 2021 ; Werkhausen *et al.*, 2023).

Cadre théorique

Table 2 : Revue non exhaustive des caractéristiques architecturales et mécaniques du vastus lateralis et du tendon patellaire. Les longueurs de repos et l'angle de pennation présentés correspondent à des longueurs mesurées par échographie à un angle de genou de 90°. Les caractéristiques de mesure de la raideur du tendon patellaire et de sa surface de section transversale (CSA) sont définies dans la méthode de calcul. Apo : mesure du déplacement de l'insertion faisceau musculaire-aponévrose au cours d'une contraction ; Dpat : mesure du déplacement du bord inférieur de la patella lors d'une contraction ; MVC : force maximale volontaire ; US : échographie. # indique une mesure de la longueur des faisceaux musculaire par échographie mono-sonde, les autres études ayant analysé des images par échographie bi-sonde ou panoramique.

Références	Participants	Longueur de faisceaux (cm)	Angle de pennation (°)	Raideur du tendon patellaire		CSA du tendon patellaire	
				Valeur (N/mm)	Méthode de calcul	Valeur (mm ²)	Méthode de calcul
Blazevich et al., 2003	10 (H et F)	14.0 ± 2.9 #	9.9 ± 2.2				
Bojsen-Moller et al., 2025	12H	8.2 ± 1.6 #	16.0 ± 3.4				
Hicks et al., 2013	9H			1139 ± 395	Dpat - rampe 90%-100% MVC	81 ± 16	US - 25%, 50% et 75% longueur
Hicks et al., 2013	9F			689 ± 214	Dpat - rampe 90%-100% MVC	62 ± 14	US - 25%, 50% et 75% longueur
Karamanidis et Arampatzis, 2006	10H	11.2 ± 2.1 #	10.0 ± 2.2				
Kongsgaard et al., 2007	12H			3716 ± 452	Dpat - rampe 90%-100% MVC	118 ± 3	IRM - 50% de la longueur
Kubo et Yata, 2017	17H			1192 ± 397	Dpat - rampe 50%-100% MVC	70.3 ± 8.6	US - 50% de la longueur
Malliaras et al., 2013	9H			1451 ± 280	Dpat - rampe 50%-75% MVC	106.2 ± 11.4	US - 50% de la longueur
Malliaras et al., 2013	9H			1597 ± 340	Dpat - rampe 75%-100% MVC	106.2 ± 11.4	US - 50% de la longueur
Monte et Franchi, 2023	15H	10.0 ± 0.9	15.5 ± 0.9				
Noorköiv et al., 2014	8H	8.3 ± 0.8					
Quinlan et al., 2021	10H	8.6 ± 1.0 #	17.3 ± 1.86	1778 ± 466	Dpat - rampe 90%-100% MVC	84.2 ± 5.6	IRM - moyenne sur le tendon
Seynnes et al., 2009	15H			1864 ± 468	Dpat - rampe 80%-100% MVC	103 ± 1	US - moyenne de 10 points
Seynnes et al., 2013	8H	8.6 ± 1.6 #	15.0 ± 4.2	2277 ± 145	Dpat - rampe 90%-100% MVC	98 ± 10	US - proximal, moitié et distal
Walker et al., 2020	10H	7.7 ± 0.9	17.9 ± 3.5	1981 ± 597	Dpat - rampe 50%-100% MVC		
Werkhausen et al., 2023	13H/8F	12.0 ± 1.3	10.9 ± 1.6				
MOYENNE		9.8	14.1	1768.4		90.3	

RÉSUMÉ

Il apparaît que de nombreux facteurs influencent la capacité de production de force d'une fibre musculaire. Par exemple, il existe une longueur optimale du sarcomère, et donc de la fibre musculaire, à laquelle la force est maximale. La capacité de production de force est également dépendante de la relation force-vitesse, impliquant que la force d'une fibre musculaire augmente lorsque sa vitesse de raccourcissement diminue. L'architecture musculaire joue aussi un rôle important, les muscles pennés ayant davantage de faisceaux au regard de la PCSA, leur permettant de produire des niveaux de force plus grands que les muscles fusiformes. Les fibres musculaires courtes semblent capables de créer de la force à faible coût énergétique, tandis que les longues fibres musculaires produisent une puissance importante, en lien avec leur vitesse de raccourcissement élevée. Enfin, la production de force est dépendante de l'historique de contraction, démontré par les phénomènes de *residual force enhancement* et de *residual force depression*. Ces phénomènes ne sont pas encore bien compris dans la littérature mais semblent liés à une protéine présente au sein du sarcomère, la titine.

Les propriétés architecturales et mécaniques des tendons jouent également un rôle important dans la transmission des forces produites par le muscle. En effet, l'augmentation de la CSA du tendon permet de diminuer la contrainte appliquée à celui-ci, lui permettant de transmettre de hauts niveaux de force sans lui induire de lésions. Nous avons pu voir également que l'augmentation de la raideur tendineuse permet une meilleure transmission des forces produites par le muscle. Enfin, les tendons sont capables d'emmagasiner de l'énergie lors de leur allongement, et de la restituer lors de leur raccourcissement.

Le GM et le VL sont des muscles possédant des propriétés différentes et qui ont des actions distinctes lors des tâches motrices. En effet, le GM est capable de produire une force musculaire en consommant peu d'énergie, car il possède des faisceaux musculaires pennés et courts, ainsi qu'un long tendon capable d'emmagasiner une quantité importante d'énergie élastique. Il semble également que ce muscle permette le transfert de puissance produite par les articulations proximales. Le VL est quant à lui majoritairement un producteur de puissance, grâce à son volume important, ses faisceaux longs et pennés et son tendon raide.

2. Comportement du système muscle-tendon au cours de la contraction musculaire

2.1. Modélisation et évaluation des composants du système muscle-tendon

2.1.1. Modèles fonctionnels du système muscle-tendon

Dans la partie précédente, nous nous sommes intéressés à l'architecture et aux propriétés mécaniques intrinsèques de la fibre musculaire ainsi que du tendon isolé. Cependant, dans un contexte de contraction musculaire *in vivo*, ces deux éléments ne peuvent être séparés l'un de l'autre, on parle alors de système muscle-tendon (SMT). Le SMT a régulièrement été modélisé dans la littérature afin de simuler le fonctionnement du muscle et du tendon, et d'étudier des paramètres spécifiques de ces derniers. Ainsi, plusieurs modèles, plus ou moins complexes, ont été utilisés au cours des années (Figure 9). Les premiers travaux à avoir tenté de modéliser le fonctionnement du SMT sont ceux de Weber en 1846 et de Hill en 1922 (Goubel et Lenseil-Corbeil, 2003). Dans ces travaux, le SMT est assimilé à un ressort associé à un élément visqueux en parallèle. Ce modèle fut ensuite complété par Levin et Wyman (1927) qui y ont ajouté une composante élastique en série, et c'est en 1938 que Hill propose un modèle à deux composantes : une composante contractile (CC) qui correspond au muscle, et une composante élastique série (CES) correspondant au tendon (Hill, 1938). A ce modèle s'ajouta un troisième élément, une composante élastique placée en parallèle (CEP) de la composante contractile et de la composante élastique série, permettant d'expliquer la tension observée alors que le muscle est au repos (Hill, 1951). Une autre organisation de ces trois composantes, dans laquelle la CEP n'est parallèle qu'à la CC, fut proposée quelques années après la proposition de Hill (Aubert, 1956). Ces différents modèles ont été complétés et utilisés au cours du XX^e siècle (Van den Bogert *et al.*, 1998 ; Zajac, 1989) nous permettant d'étudier les propriétés respectives du tendon et du muscle.

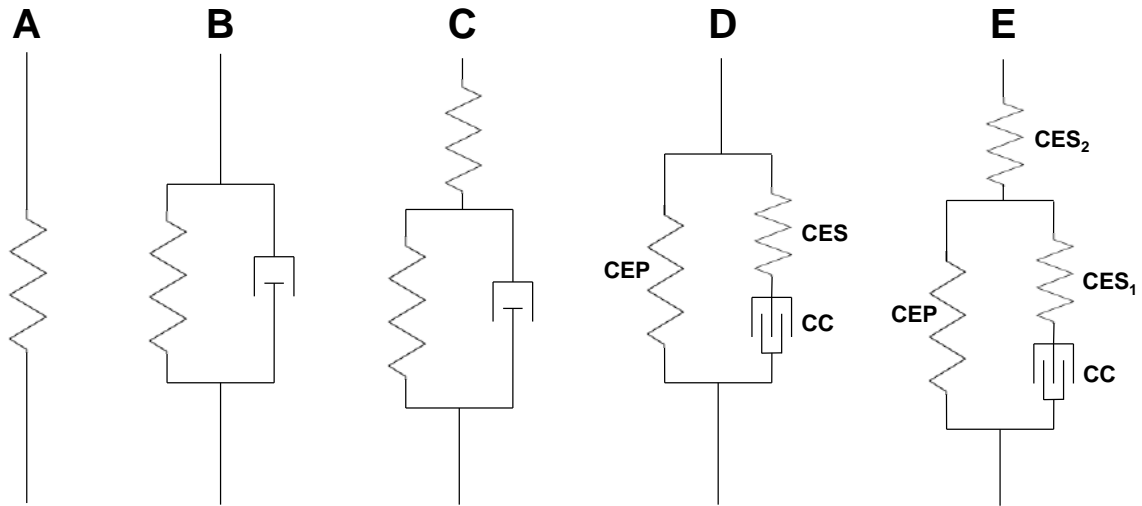


Figure 9 : Liste non exhaustive de modèles du système muscle-tendon ayant été utilisés au cours des années. A : modèle de Weber (1846) ; B : modèle de Hill (1922) ; C : modèle de Levin et Wyman (1927) ; D : modèle de Hill (1951) ; E : modèle de Zajac (1989). La CC représente la composante contractile, la CES la composante élastique série, et la CEP la composante élastique parallèle. Figure inspirée de Goubel et Lenseil-Corbeil (2003).

Considérant les propriétés contractiles du muscle et les propriétés viscoélastiques du tendon, se baser sur le seul comportement du SMT ne permet pas de rendre compte fidèlement du comportement des faisceaux musculaires. Aussi, le développement des outils d'imagerie à la fin du XX^e siècle, notamment l'échographie, a permis d'aller au-delà des analyses classiquement réalisées auparavant, basées sur des modèles mathématiques (Jacobs, 1996 ; Van Ingen Schenau, 1989). La sonde échographique, placée sur le corps musculaire, permet de voir en temps réel le comportement des faisceaux de fibres musculaires (*i.e.* raccourcissement, allongement ou comportement isométrique). Une des premières études ayant démontré *in vivo* un comportement dissocié entre le muscle et le SMT à l'aide de l'échographie est celle de Ito *et al.* (1998). Cette étude a analysé le comportement des faisceaux musculaires du *tibialis anterior* lors d'une contraction isométrique en flexion dorsale et a montré que, dans la phase initiale de la contraction, dans une configuration dans laquelle la longueur du SMT reste identique, les faisceaux musculaires se raccourcissaient et le tendon s'allongeait, révélant un comportement dissocié du muscle et du tendon au sein du SMT. Dans le cadre de l'utilisation de l'échographie et de l'évaluation des interactions muscle-tendon, il apparaît qu'un modèle du SMT soit plus adapté que les autres. En effet, plusieurs études ont comparé plusieurs modèles afin de déterminer lequel permettait de mieux représenter la

relation force-longueur chez l'animal (MacIntosh et MacNaughton, 2004 ; Siebert *et al.*, 2008) et chez l'Homme (Hoffman *et al.*, 2012). L'ensemble de ces études nous indique que le modèle représentant le mieux cette relation est celui dans lequel la CEP n'est parallèle qu'à la CC (Figure 10). Ce modèle, que nous utiliserons pour la suite de ce travail, comprend les trois composantes décrites par Hill (1951) : i) la CC représente les ponts actine-myosine permettant de produire de la force, ii) la CEP correspond aux éléments passifs tels que le tissu conjonctif et le sarcolemme, et iii) la CES représente les structures tendineuses (*i.e.* tendon).

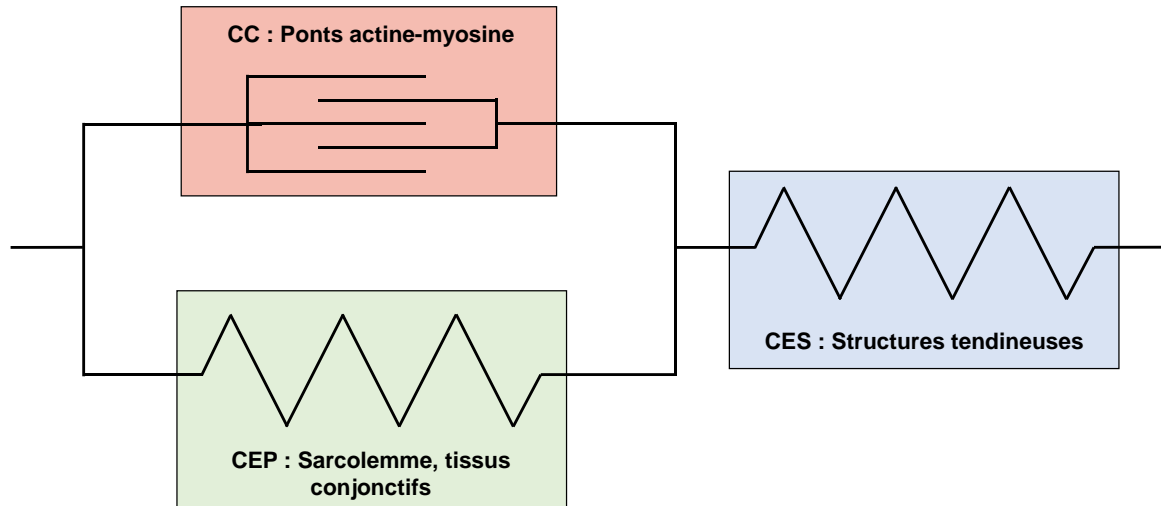


Figure 10 : Représentation du modèle de Hill utilisé dans le cadre de cette thèse. CC : composante contractile ; CEP : composante élastique parallèle ; CES : composante élastique série. Figure adaptée de Hoffman *et al.* (2012).

2.1.2. Analyse des interactions muscle-tendon

L'échographie est un outil essentiel afin de pouvoir observer les interactions muscle-tendon *in vivo* chez l'Homme. Dans ces études, une sonde échographique est placée sur le ventre musculaire, et permet, par l'envoi d'ondes ultra-sonores, de détecter par contraste les différents types de tissus présents dans ce dernier (*e.g.* tissu adipeux, aponévroses, muscle, nerf, etc.). Ainsi, il est par exemple possible de repérer le corps musculaire du GM entre les deux couches aponévrotiques superficielle et profonde, et de déterminer le comportement des faisceaux musculaires lors d'une contraction par l'analyse de leur longueur et de leur angle de pennation (Figure 11 - Cronin et Lichtwark, 2013). Le principal avantage de l'utilisation de l'échographie est qu'il s'agit du seul outil non invasif permettant d'analyser le comportement *in vivo* des faisceaux musculaires lors d'une contraction (Franchi *et al.*, 2018).

En effet, les études réalisées sur le modèle animal utilisent principalement des méthodes invasives comme la sonomicrométrie (*i.e.* implantation de cristaux piézo-électriques dans le muscle) ou des capteurs de force dans les tendons (Konow et Roberts, 2015), et les méthodes non invasives telles que l'IRM ne permettent pas à l'heure actuelle d'observer le comportement *in vivo* des faisceaux musculaires (Cronin et Lichtwark, 2013 ; Franchi *et al.*, 2018). Cependant, l'utilisation de l'échographie présente quelques limites. La première concerne le faible champ de vision de la sonde. La plupart des sondes échographiques sont capables de mesurer des images d'une largeur comprise entre 4 et 6 cm, ce qui permet globalement de mesurer en intégralité des faisceaux musculaires courts, comme ceux du GM, mais qui implique en revanche d'extrapoler de manière importante la longueur des faisceaux lorsque ces derniers sont longs, comme pour le VL (Figure 11 – Franchi *et al.*, 2018). Cette extrapolation induit des imprécisions de mesure de la longueur et de la vitesse des faisceaux lors des contractions (Brennan *et al.*, 2017). Une seconde limite concerne la fréquence de mesure des échographes. En B-mode classique, un échographe mesure le comportement des faisceaux à une fréquence généralement comprise entre 30 Hz et 170 Hz, ce qui convient pour des tâches réalisées à faible vitesse (*e.g.* la marche), mais devient limitant pour des tâches réalisées à grande vitesse (Brito Fontana *et al.*, 2014 ; Kubo *et al.*, 2023). Pour compenser ces limites, certaines études ont ainsi préconisé l'utilisation de double sondes placées en série (Brennan *et al.*, 2018 ; Robin, 2022 ; Werkhausen *et al.*, 2022), et l'utilisation de fréquences d'échantillonnage élevées (Hager *et al.*, 2020 ; Hauraix *et al.*, 2015 ; Hauraix *et al.*, 2017).

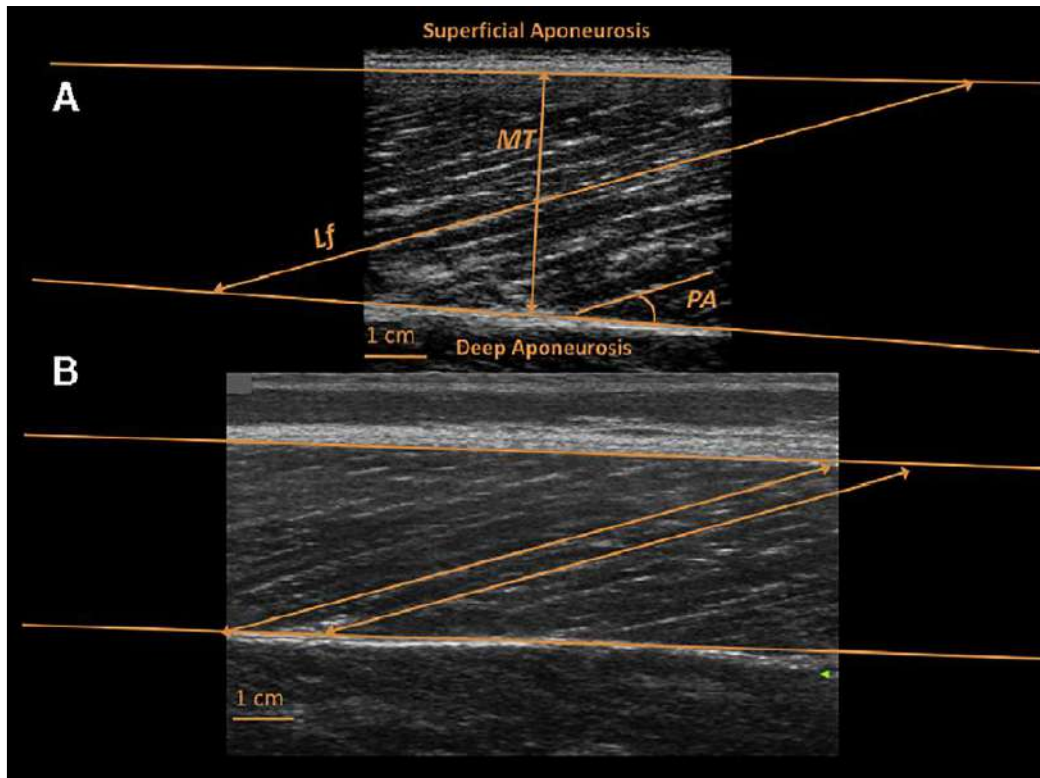


Figure 11 : Exemple typique d'image échographique du vastus lateralis obtenues avec une sonde de 5 cm de large (A) ou une sonde de 10 cm de large (B). Sur ces images, il est possible de distinguer les aponévroses supérieure et inférieure (lignes horizontales), permettant de calculer l'épaisseur du muscle (MT). Entre ces deux aponévroses, les traits inclinés blancs sont des faisceaux de fibre musculaire, il est donc possible de mesurer leur longueur (Lf) et leur angle de pennation (PA). Sur l'image A, la sonde n'est pas assez large pour déterminer la longueur totale du faisceau, il est donc nécessaire de l'extrapoler. Augmenter la largeur de la sonde permet de visualiser en entier le faisceau (image B). Figure tirée de Franchi et al. (2018).

Afin de mesurer les interactions muscle-tendon, la mesure du comportement des faisceaux musculaires est généralement couplée avec l'analyse du SMT (Ishikawa *et al.*, 2005 ; Kurokawa *et al.*, 2001). Le comportement du SMT est mesuré à partir de l'analyse cinématique, permettant d'obtenir les angles articulaires, et d'équations issues d'études cadavériques (Grieve *et al.*, 1978 ; Visser *et al.*, 1990), permettant de calculer la longueur du SMT à partir de ces angles. Il est aujourd'hui possible d'être plus précis sur la mesure de la longueur du SMT avec l'utilisation de logiciels de modélisation comme OpenSim (discuté dans la Discussion générale). À partir des mesures de la longueur des faisceaux musculaires, et de la mesure du SMT au cours du mouvement, plusieurs études ont tenté d'estimer la longueur de la CES en soustrayant la longueur du SMT à la longueur horizontale des faisceaux (*i.e.* longueur* $\cos(\text{angle de pennation})$) – Fukashiro *et al.*, 2006 ; Hauraix *et al.*, 2017 ; Ishikawa *et al.*, 2005 ; Kurokawa *et al.*, 2001). Cette longueur représente la longueur des tendons et des

aponévroses, mais une récente revue de littérature de Herzog (2019) nous indique que ces mesures sont à interpréter avec précaution car les aponévroses ne sont pas réellement en série avec le tendon. Les résultats de longueur de CES des précédentes études sont donc à analyser en considérant ses limites.

Dans les prochaines parties, nous allons discuter plus précisément des interactions entre le muscle et le tendon du *gastrocnemius medialis* et du *vastus lateralis* au cours de tâches monosegmentaires, et plurisegmentaires (*i.e.* la locomotion et le saut vertical).

2.2. Interactions muscle-tendon lors de tâches monosegmentaires

2.2.1. La relation moment-longueur

In vivo, chez l'Homme, la mesure de la relation moment-longueur se réalise à l'aide d'un ergomètre, mesurant le moment de force produit par un ensemble de muscles participant à la contraction. Certaines études estiment la force produite par le muscle étudié à l'aide du bras de levier et du volume musculaire (Bohm *et al.*, 2018 ; Hauraix *et al.*, 2015 ; Hauraix *et al.*, 2017), mais ces estimations peuvent induire des imprécisions (voir Discussion générale). Dans cette partie, nous parlerons donc de la relation moment-longueur.

La relation moment-longueur du muscle entier est différente de la relation force-longueur du sarcomère, discutée dans la partie 1.1.3. (Figure 12 – Hill, 1953). En effet, la composante élastique parallèle produit une tension passive, augmentant avec l'allongement du muscle (Gajdosik, 2001 ; Horowitz, 1999). Le moment de force mesuré au niveau du muscle (*i.e.* moment global) est donc la somme du moment de force actif produit par le muscle et du moment de force passif produit par la CEP. Il est donc nécessaire de mesurer à la fois la relation moment-longueur globale et la relation moment-longueur passive afin de déterminer le moment de force actif produit uniquement par le muscle (Ichinose *et al.*, 1997, Maganaris, 2003). L'évaluation de la relation moment-longueur globale consiste à mesurer le moment maximal de force produit à différents angles articulaires en condition isométrique (*i.e.* relation moment-angle articulaire – Brennan *et al.*, 2018 ; Hager *et al.*, 2020 ; Nikolaidou *et al.*, 2017), lors de contractions volontaires (Hoffman *et al.*, 2012 ; Werkhausen *et al.*, 2022) ou électriquement stimulées (Mornas *et al.*, 2024), et de l'associer à la longueur des faisceaux

musculaires au moment de force maximal, déterminée par échographie. La relation moment-longueur passive s'évalue en condition passive à l'aide d'un ergomètre isocinétique déplaçant l'articulation sur toute l'amplitude de mouvement (Nordez *et al.*, 2008), et en utilisant l'échographie afin de mesurer la longueur des faisceaux au repos. Un moment passif correspond à la résistance au moment de rotation de l'articulation. Il augmente progressivement avec la rotation articulaire, et peut par exemple atteindre des valeurs supérieures à 20 Nm pour les fléchisseurs plantaires (Hoffman *et al.*, 2012 ; Nordez, 2006). La longueur à partir de laquelle le muscle et le tendon commencent à produire une force passive positive est définie comme étant la « slack length » (Figure 12 - Hug *et al.*, 2013).

Tracer la relation moment de force actif-longueur nécessite de soustraire le moment de force passif mesuré en condition de repos au moment global mesurée sur ergomètre. Considérant un modèle de Hill dans lequel la CEP est parallèle à la fois à la CC et à la CES, plusieurs études ont soustrait le moment de force passif au moment global au même angle articulaire (Bohm *et al.*, 2018 ; Ichinose *et al.*, 1997 ; Maganaris, 2003 ; Nikolaidou *et al.*, 2017). Cependant, les études de MacIntosh et MacNaughton (2004), de Siebert *et al.* (2008) et de Hoffman *et al.* (2012) ont montré que le modèle de Hill dans lequel la CEP n'était parallèle qu'à la CC, induisant une diminution du moment de force passif lors de contraction isométrique (liée au raccourcissement de la CC), était plus adéquat pour tracer la relation moment de force actif-longueur chez l'animal et chez l'homme. Dans cette optique, le moment passif est soustrait au moment de force global à une longueur de faisceau musculaire identique, et non plus au même angle articulaire. Ce point sera discuté plus en détail dans la partie Méthodologie générale.

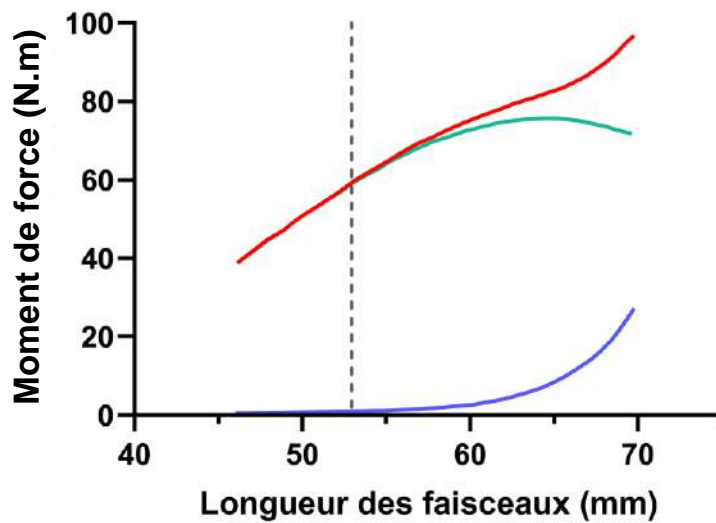


Figure 12 : Relation moment de force-longueur totale (rouge), passive (bleu) et active (vert) mesurée sur le gastrocnemius medialis. Le trait pointillé vertical représente la longueur à partir de laquelle un moment de force passif est produit (slack-length). Figure adaptée de Hoffman et al. (2012).

Il existe une grande variabilité des relations moment-longueur entre les muscles (Baratta *et al.*, 1993). Ces différences sont essentiellement dues à la quantité et à la distribution du tissu conjonctif au sein du muscle (Lieber *et al.*, 2017). En effet, la raideur de la CEP (et par conséquent sa force passive) sera plus importante dans un muscle contenant une quantité importante de collagène, se traduisant par une contribution plus précoce du moment passif à la production du moment de force global (Goubel et Lensele-Corbeil, 2003). Au regard de nos muscles d'intérêt, le GM produit un moment passif plus important que le VL. Aussi, la longueur optimale, longueur à laquelle le moment de force actif maximal est produit, est plus difficile à obtenir pour le GM chez certains individus, du fait du nombre limité de points expérimentaux sur la pente descendante de la relation (Hager *et al.*, 2020 ; Mornas *et al.*, 2024), en comparaison avec le VL (Brennan *et al.*, 2018 ; Robin, 2022), et comme démontré dans la Figure 13.

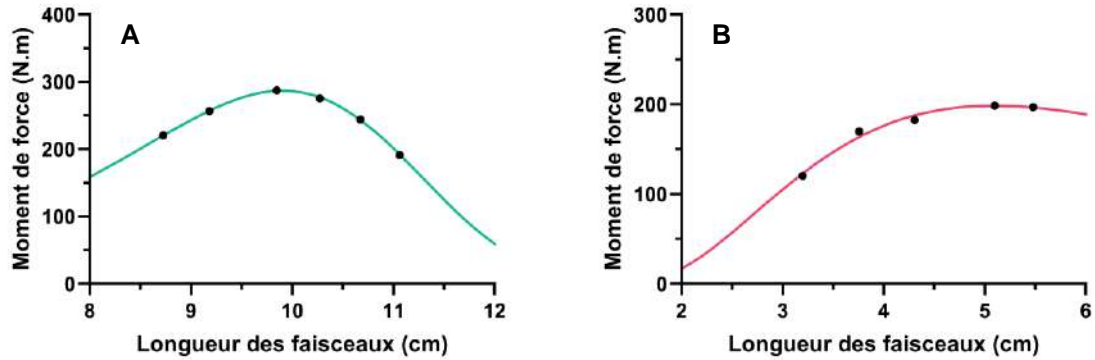


Figure 13 : Exemples de relations moment-longueur déterminées sur le vastus lateralis (A) et le gastrocnemius medialis (B), à partir de point expérimentaux (cercles noirs). Données récoltées dans le cadre de la thèse.

Dans l'ensemble, la relation moment-longueur d'un muscle sert de base pour déterminer dans quelle mesure les faisceaux musculaires sont à des longueurs plus ou moins favorables pour produire de la force dans une tâche, comme par exemple durant la locomotion (partie 2.3.2. - Bohm *et al.*, 2018 ; Monte *et al.*, 2020), le saut vertical (partie 2.4.2. - Fukashiro *et al.*, 2006 ; Nikolaidou *et al.*, 2017), ou encore le pédalage (Brennan *et al.*, 2018 ; Robin, 2022). Cependant, dans ces dernières études, la longueur des faisceaux lors de tâches dynamiques est comparée à la longueur optimale mesurée dans des conditions isométriques. Aussi, la relation moment-longueur est souvent associée à la relation moment-angle articulaire (Noorkoiv *et al.*, 2014 ; Geremia *et al.*, 2018), et plusieurs études ont mis en avant un décalage de la relation moment-angle des extenseurs de genou avec l'augmentation de la vitesse articulaire (Anderson *et al.*, 2007 ; Kawakami *et al.*, 2002 ; Thorstensson *et al.*, 1976), l'angle optimal apparaissant à des angles davantage en extension avec la vitesse. La relation moment-angle étant considérée comme reflétant en grande partie la relation force-longueur, cela impliquerait donc que l'augmentation de la vitesse articulaire modifierait la longueur optimale, et donc que l'interprétation de la longueur opératoire des faisceaux lors d'une tâche, au regard de la relation moment-longueur isométrique, est erronée. L'étude de Kawakami *et al.* (2002) suggère cependant que les faisceaux musculaires maintiennent une longueur optimale similaire avec l'augmentation de la vitesse articulaire, dû aux interactions muscle-tendon. Cela impliquerait donc un découplage entre la relation moment-angle et la relation moment-longueur. Néanmoins, cette hypothèse n'est pour le moment pas vérifiée dans la littérature, et va représenter un enjeu scientifique important dans ce travail de thèse.

2.2.2. La relation force-vitesse

Les premières études ayant analysé le comportement des faisceaux musculaires *in vivo* par échographie lors de contractions isocinétiques ont montré une diminution de la force lorsque la vitesse de raccourcissement des faisceaux augmentait, confirmant les travaux de Hill obtenus sur fibre isolée (Alcazar *et al.*, 2019 ; Ichinose *et al.*, 2000 ; Reeves et Narici, 2003). La vitesse de raccourcissement des faisceaux augmente linéairement avec la vitesse articulaire (*i.e.* corrélation avec un $R^2=0.97$ sur le GM et avec un $R^2=0.93$ sur le VL, Hauraix *et al.*, 2015 et 2017). Cependant, la détermination de la vitesse maximale (V_{max}) de raccourcissement des faisceaux musculaires ne peut pas se faire expérimentalement, car la V_{max} est atteinte lorsque la force est nulle (Hill, 1938), ce qui est en pratique impossible à réaliser *in vivo*. De plus, la mesure de vitesses élevées de raccourcissement est un défi car cela nécessite de réaliser des mesures échographiques des faisceaux musculaires, lors de contractions à grande vitesse. Considérant la fréquence faible d'échantillonnage des échographes (Cronin et Lichtwark, 2013), il est presque impossible de réaliser ces estimations sans erreur de mesure. Par exemple, dans l'étude de Kubo (2023), la vitesse articulaire maximale des extenseurs de cheville est mesurée jusqu'à $1000^\circ.s^{-1}$, tandis que la fréquence d'acquisition de l'échographe est fixée à 125 Hz. De même, l'étude de Brito Fontana *et al.* (2014) mesure la vitesse de raccourcissement des faisceaux musculaires à une vitesse articulaire d'extension de genou allant jusqu'à $500^\circ.s^{-1}$, mais avec une fréquence d'échantillonnage échographique de 49 Hz. Outre les limites de ces mesures liées à l'accélération et la décélération de l'ergomètre, il semble très difficile dans ces deux études d'estimer une vitesse instantanée de raccourcissement des faisceaux sans commettre d'erreur. Ainsi, seulement quelques études, mesurant le raccourcissement des faisceaux à haute fréquence, et lors de mouvements très rapides, ont pu déterminer la vitesse maximale de raccourcissement des faisceaux du VL (Figure 14A - Hauraix *et al.*, 2017), et du GM (Figure 14B - Hauraix *et al.*, 2015).

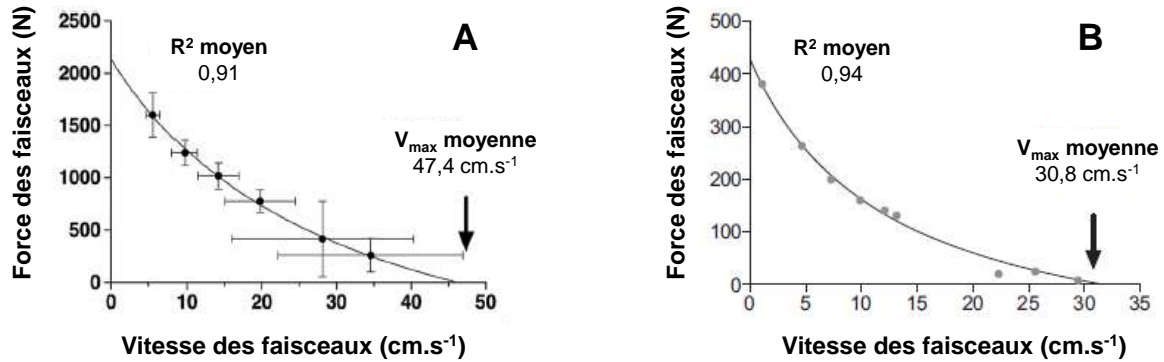


Figure 14 : Relations force-vitesse des faisceaux du vastus lateralis (A) et du gastrocnemius medialis (B), à partir de point expérimentaux (cercles noirs ou gris). Figures adaptées de Hauraix et al. (2015 ; 2017).

Un second fait intéressant concernant les études de Hauraix (2015 et 2017) est la mesure de la contribution des faisceaux musculaires et des structures tendineuses à la vitesse de raccourcissement global du SMT. Dans ces études, il a été démontré que la contribution des faisceaux était plus importante lors d'une extension de genou que lors d'une flexion plantaire (Hauraix *et al.*, 2015 ; 2017). Ces résultats sont intéressants car ils mettent en lumière le rôle important des structures tendineuses dans la vitesse de raccourcissement du SMT, déjà montré auparavant par Farcy *et al.* (2014) lors d'un *quick-release*, et peuvent être également liés aux différences de propriétés mécaniques du tendon d'Achille en comparaison avec le tendon patellaire (Partie 1.3.). Enfin, il est important de prendre en compte la rotation des faisceaux lors de l'évaluation de la relation force-vitesse. Comme nous l'avons expliqué dans la partie 1.1.1., l'angle de pennation des faisceaux augmente lors d'une contraction musculaire concentrique. Cette rotation permet aux faisceaux de diminuer leur vitesse de raccourcissement afin de pouvoir développer une force importante, selon la relation force-vitesse (Azizi *et al.*, 2008 ; Randhawa *et al.*, 2012 ; Wakeling *et al.*, 2011). Cette rotation apporte également un avantage mécanique car il permet d'amplifier la vitesse de raccourcissement du muscle. Pour mesurer l'effet de la rotation des faisceaux sur la vitesse du muscle, il est possible de calculer un indice, nommé « architectural gear ration » (AGR), correspondant au ratio entre la vitesse de la projection horizontale des faisceaux et la vitesse de raccourcissement des faisceaux (Azizi *et al.*, 2008).

D'un point de vue méthodologique, il est nécessaire que les contractions isocinétiques soient maximales tout au long de l'amplitude articulaire testée. Afin de répondre à cette problématique, certaines études ont suggéré que réaliser une pré-activation (*i.e.* contraction isométrique précédant une contraction isocinétique) permettrait d'augmenter l'activation volontaire (Brito Fontana *et al.*, 2014 ; Finni *et al.*, 2003) et de préétirer le tendon, induisant ainsi une meilleure transmission de la force produite par le muscle (Ichinose *et al.*, 2000). Cependant, nous retrouvons dans la littérature une absence de consensus concernant la méthodologie du test isocinétique, certaines études préférant utiliser une pré-activation (Brown *et al.*, 2016 ; Forrester *et al.*, 2011 ; Pain *et al.*, 2013), quand d'autres non (Drazan *et al.*, 2019 ; Noorkõiv *et al.*, 2014 ; Oranchuk *et al.*, 2019), ce qui rend difficile la comparaison de leurs résultats. Également, du point de vue des interactions muscle-tendon, la pré-activation va provoquer des modifications du comportement des faisceaux musculaires (*i.e.* raccourcissement - Beaumatin *et al.*, 2018 ; Goecking *et al.*, 2024), pouvant induire une diminution de la capacité des faisceaux musculaire à se raccourcir vite ensuite (Beaumatin *et al.*, 2018), et ainsi une différence de contribution de ce dernier à la vitesse de raccourcissement du SMT démontré par les études de Hauraix *et al.* (2015 ; 2017).

2.2.3. Comportement du système muscle-tendon lors de contractions explosives isométriques

La force explosive représente la capacité à produire une force importante en un minimum de temps. Elle est généralement mesurée en condition isométrique (Folland *et al.*, 2014 ; Hager *et al.*, 2020) au travers du taux de montée en force (RFD), ou du taux de montée en moment de force (RTD), calculé comme la dérivée temporelle de la relation force-temps (ou moment de force-temps). La mesure du RFD se fait généralement par des deltas de force (ou de moment de force) sur différentes fenêtres temporelles (*e.g.* 0-30 ms, 0-50 ms, 0-100 ms, 0-200 ms), afin de refléter les différentes qualités nécessaires à la production de force explosive (Blazevich *et al.*, 2008 ; Boccia *et al.*, 2025 ; Folland *et al.*, 2014 ; Werkhausen *et al.*, 2022). En effet, le taux de montée en force est principalement dépendant de facteurs nerveux, intervenant surtout sur la première phase du RFD (*i.e.* 0-50 ms). Durant cette phase, le RFD est fortement lié au recrutement et à la décharge des unités motrices des muscles agonistes (De Ruyter *et al.*, 2004 ; Folland *et al.*, 2014 ; Maffiuletti *et al.*, 2016). Également, la récente étude de Boccia *et al.* (2025), réalisée sur une extension de genou isométrique, nous indique que la

capacité à produire une force explosive importante à 50 ms détermine la capacité à produire une force à très haute vitesse, suggérant que la vitesse maximale articulaire du genou est fortement liée à la force explosive durant cette période. Les facteurs nerveux continuent de jouer un rôle important dans la seconde phase du RFD (*i.e.* 50-100 ms), démontré par une activation EMG plus importante durant cette phase par rapport aux autres (Hager *et al.*, 2020 ; Werkhausen *et al.*, 2022). Cependant, les facteurs nerveux sont associés au fur et à mesure aux propriétés musculo-tendineuses. En effet, Hager *et al.* (2020) sur le GM, puis Werkhausen *et al.* (2022) sur le VL, ont montré que lors de cette phase, la vitesse de raccourcissement des faisceaux était plus importante (*i.e.* environ 30% de la vitesse de raccourcissement maximale), et que la force produite par ces derniers augmentait beaucoup, leur permettant de se rapprocher de leur capacité de production de puissance maximale. Des résultats similaires ont été montrés par Boccia *et al.* (2025), d'un point de vue plus macroscopique. Cette dernière étude a mis en évidence une forte relation entre le RFD 0-150 ms et la puissance maximale des extenseurs de genou. Enfin, la troisième phase du RFD (*i.e.* 100-200 ms), et la dernière phase (*i.e.* >200 ms), semblent être davantage liées aux capacités de production de force des faisceaux musculaires, la vitesse de ces derniers diminuant lors de ces phases (Hager *et al.*, 2020 ; Werkhausen *et al.*, 2022). Également, la raideur tendineuse semble jouer un rôle important durant ces phases, permettant de mieux transmettre la force produite par le muscle (Massey *et al.*, 2017 ; Monte et Zignoli, 2020 ; Werkhausen *et al.*, 2022).

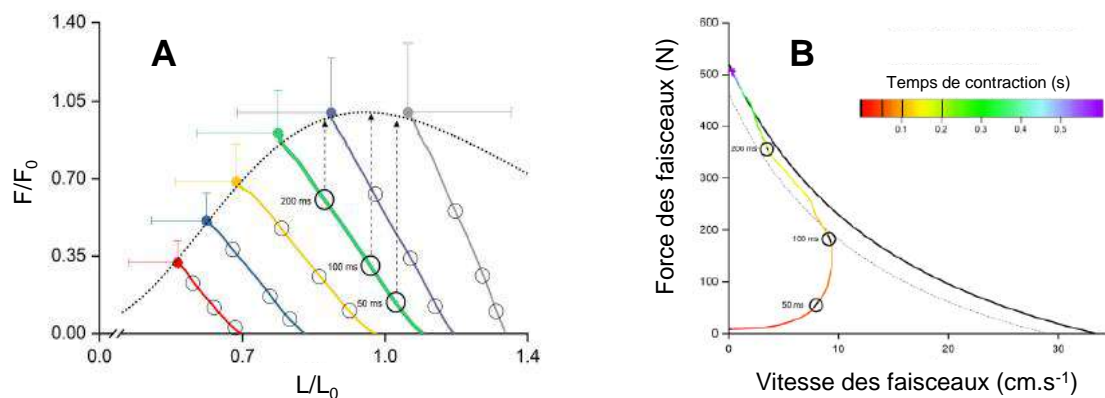


Figure 15 : Représentation des différentes phases du taux de montée en force en lien avec la relation force-longueur (A) et la relation force-vitesse (B) du gastrocnemius medialis. A : mesure du taux de montée en force à 50 ms, 100 ms et 200 ms (cercles) à différents angles de cheville (traits de couleurs différentes - de 20° à -30°), par rapport à la relation force-longueur (traits pointillés). L'angle de 0° est celui sur lequel le taux de montée en force est le plus important, car les faisceaux opèrent davantage sur le plateau de la relation force-longueur. B : relation entre la force et la vitesse des faisceaux lors d'une contraction explosive à 0° (trait de couleur), par rapport à la relation force-vitesse des faisceaux (trait noir). Les cercles noirs représentent la vitesse et la force lors des différentes fenêtres du taux de montée en force (*i.e.* 50 ms, 100 ms, et 200 ms). Figures adaptées de Hager *et al.* (2020).

Le taux de montée en force est également lié à l'angle articulaire. En effet, l'étude de Hager *et al.* (2020) nous indique que le RFD du GM est plus important à 0° d'angle de cheville (*i.e.* position neutre) qu'aux autres angles de cheville. Ce phénomène peut être expliqué par la relation force-longueur, les faisceaux musculaires opérant davantage sur le plateau de la relation à cet angle de cheville (Figure 15A). Enfin, le lien entre la rotation des faisceaux musculaires au cours de la contraction et le RFD n'est pas clair. Des résultats contradictoires ont en effet été découverts concernant le lien entre l'AGR et le RFD, allant d'une corrélation positive (Monte et Zignoli, 2020) à aucune corrélation (Werkhausen *et al.*, 2022). Ces deux études n'ayant pas analysé les mêmes muscles (GM et VL, respectivement), il est difficile de comparer leurs résultats. Une explication pourrait être liée à l'architecture différente de ces deux muscles, le GM possédant des faisceaux courts et très pennés en comparaison au VL. Considérant le fait que des faisceaux courts se raccourcissent peu et pivotent davantage que les faisceaux longs (Blazevich, 2006), il est possible que l'AGR tienne une place plus importante dans la production de force, et donc de RFD, dans le GM que dans le VL.

2.2.4. Comportement du SMT lors de contractions excentriques

Lorsqu'une force appliquée sur un muscle est supérieure à la force que le muscle produit, le SMT va s'allonger, on parle alors, lorsque le muscle est actif, de contraction excentrique (Lindstedt *et al.*, 2001). Lors d'une contraction excentrique maximale, un muscle est capable de produire des niveaux de force plus élevés qu'en condition isométrique ou concentrique (Quinlan *et al.*, 2021). Cette augmentation de production de force est en lien avec l'augmentation de la force passive de la CEP (*e.g.* titine) lors de l'allongement actif du muscle (Herzog, 2014). La première étude ayant, à notre connaissance, analysé le comportement des faisceaux musculaires *in vivo* lors de contractions excentriques est celle de Kubo *et al.* (2000). Ces auteurs ont observé, au cours de la contraction excentrique, un allongement des faisceaux musculaires du GM, accompagné d'un allongement des structures tendineuses. Ce phénomène a ensuite été confirmé dans d'autres études (Finni *et al.*, 2003 ; Holt et Mayfield, 2023 ; Tecchio *et al.*, 2024). Certains travaux ont également montré que les structures tendineuses semblaient protéger les faisceaux musculaires d'un allongement trop important (Guilhem *et al.*, 2016 ; Hicks *et al.*, 2013 ; Roberts et Konow, 2013), leur permettant de limiter

les dommages musculaires (Lieber et Fridén, 1993 ; Roberts et Konow, 2013). Cet effet protecteur est dépendant des propriétés mécaniques des structures tendineuses, comme le montre la corrélation positive entre la raideur du tendon patellaire et l'allongement des faisceaux musculaires (Hinks *et al.*, 2013), ou la corrélation positive entre la compliance du tendon et son allongement lors d'atterrissages chez le modèle animal (Konow et Roberts, 2015). Ainsi, il semble que l'effet protecteur des structures tendineuses soit plus important sur les faisceaux musculaires du GM par rapport au VL. Enfin, l'AGR semble également jouer un rôle dans la réduction de l'allongement des faisceaux musculaires lors d'une contraction excentrique, mais son niveau d'influence sur la protection des faisceaux n'est pas encore unanime (Azizi et Roberts, 2014 ; Guilhem *et al.*, 2016).

2.2.5. Le cycle étirement-détente

Lorsqu'une contraction excentrique maximale est directement suivie par une contraction concentrique, un phénomène, appelé cycle étirement-détente, apparaît et améliore la performance en comparaison à une contraction uniquement concentrique (Komi et Nicol, 2000). Cette amélioration de performance est principalement attribuée au stockage d'énergie élastique dans les structures tendineuses lors de la phase excentrique, puis à la restitution de cette énergie lors de la phase concentrique (Figure 16 - Finni *et al.*, 2003 ; Fukashiro *et al.*, 2006 ; Kubo *et al.*, 2000), accompagnée par une diminution de l'amplitude et de la vitesse de raccourcissement des faisceaux lors de la phase concentrique (Holzer *et al.*, 2023). La capacité de stockage-restitution d'énergie élastique d'un tendon est liée à sa raideur et à sa capacité de déformation, un tendon raide se déformant beaucoup emmagasinant plus d'énergie qu'un tendon compliant se déformant de manière importante, ou qu'un tendon raide se déformant peu (Kubo *et al.*, 2005). Une seconde hypothèse d'amélioration de la performance induite par un cycle étirement-détente est liée à une augmentation de l'activité nerveuse, en lien avec la production d'une boucle réflexe suite à l'étirement (Komi et Nicol, 2000 ; Sieberl *et al.*, 2021 ; Van Ingen Schenau *et al.*, 1997). Cependant, ce rôle est remis en question, car une récente étude a mis en évidence une absence d'excitabilité corticale ou spinale malgré une augmentation de la production de force suite au cycle étirement-détente (Rissmann *et al.*, 2025). Enfin, une troisième hypothèse explicative de l'amélioration de la performance lors du cycle étirement-détente serait liée au phénomène de *residual force enhancement* (partie 1.1.5.), qui permettrait au muscle de produire plus de force lors de la

contraction concentrique grâce une augmentation de la tension passive dû à l'étirement de la titine. Cette hypothèse fût démontrée dans de nombreuses publications (Fukutani *et al.*, 2017 ; Hahn et Riedel, 2018), et semble être un facteur important de l'amélioration de la performance. En effet, l'étude de Goecking *et al.* (2024) démontra que le phénomène de rFD explique environ un tiers de l'amélioration de la performance, lorsque la contribution du stockage-restitution d'énergie en explique les deux tiers restants.

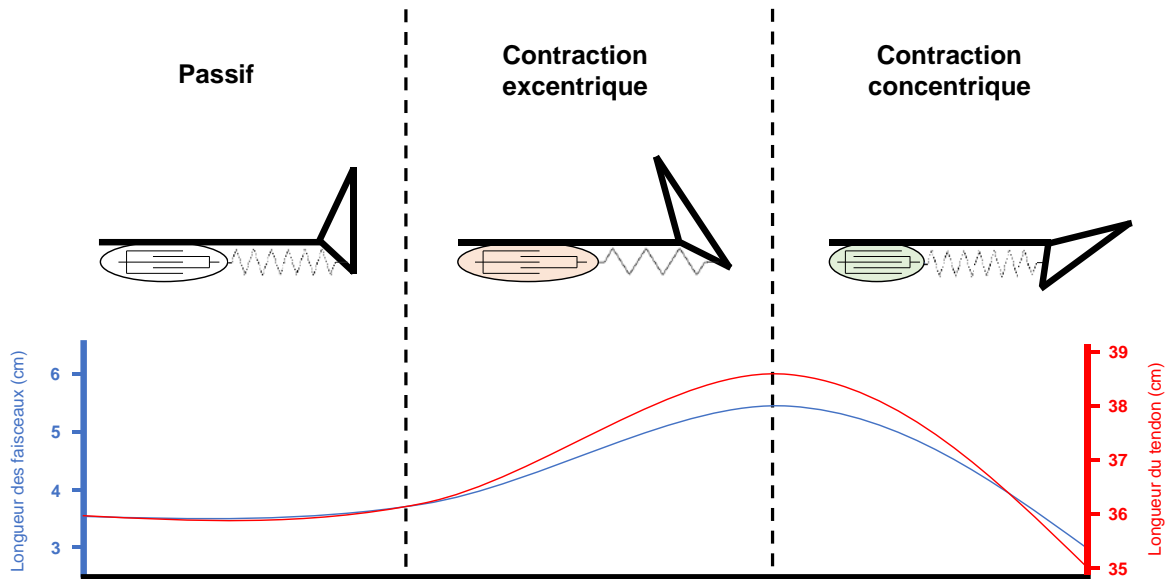


Figure 16 : Représentation schématique du cycle étirement-détente. Lors de la contraction excentrique, les faisceaux musculaires et le tendon s'allongent. Cet allongement est plus prononcé pour le tendon, qui emmagasine de l'énergie. Lors de la contraction concentrique, les faisceaux musculaires et le tendon se raccourcissent, l'énergie stockée dans les tendons est libérée et amplifie la production de force.

L'ensemble des animaux adoptent instinctivement le cycle étirement-détente pour réaliser leurs mouvements (Biewener *et al.*, 1998). Cela leur permet de réaliser différentes tâches optimalement, en diminuant la dépense énergétique de leurs muscles. Chez l'Homme, le cycle étirement-détente est aussi naturellement utilisé lors de différents mouvements, comme par exemple dans la locomotion ou le saut vertical (Komi et Nicol, 2000), dont nous allons maintenant discuter.

2.3. Interactions muscle-tendon lors de la locomotion

La locomotion bipède se réfère à l'activité de marche et de course. Ces deux tâches sont très spécifiques, puisqu'elles mobilisent les deux jambes de manière alternée, ce qui rend leur réalisation, pourtant considérée comme simple (*i.e.* une grande partie de la population marche depuis le plus jeune âge), très complexe d'un point de vue biomécanique (Zajac *et al.*, 2003). Ces tâches sont ainsi particulièrement étudiées dans la littérature. Deux phases sont généralement déterminées lors de la locomotion : une phase de contact et une phase d'envol. Les muscles distaux produisent de la force essentiellement lors de la phase de contact, tandis que les muscles plus proximaux sont activés de façon majeure à la fin de la phase d'envol et au début de la phase de contact (Zajac *et al.*, 2003). La phase de contact semble donc très importante lors de la locomotion, nous nous focaliserons uniquement sur cette dernière pour la suite de ce document.

2.3.1. Biomécanique de la marche et de la course

Les tâches de marche et de course impliquent principalement les muscles du membre inférieur, mobilisant principalement le *gluteus maximus*, le *gluteus medius*, le *rectus femoris*, les *vastii*, les ischio-jambiers, le *triceps surae* et le *tibialis anterior*. Par modélisation, Lai *et al.* (2019) ont démontré que ces muscles expliquent 68% et 69% de la puissance et du travail négatif et positif, respectivement, produit lors de la marche et de la course. La phase de contact lors de la locomotion peut se diviser en deux phases : une phase de freinage, dans laquelle les muscles impliqués produisent une force permettant de supporter la charge du tronc et l'effet de la gravité, et une phase de propulsion, lors de laquelle les muscles impliqués vont accélérer le membre inférieur et le tronc vers l'avant (Figure 17 - Hamner et Delp, 2014 ; Lai *et al.*, 2019 ; Zajac *et al.*, 2003).

Dans une tâche de marche, les principaux SMT mobilisés lors de la phase de freinage sont les fessiers (*i.e.* *gluteus maximus* et *gluteus medius*), les ischio-jambiers et les *vastii*, qui produisent un travail afin de contrer les flexions de hanche et de genou lors du contact au sol du pied (Liu *et al.*, 2006). Lorsque la vitesse de mouvement augmente et que la tâche se transforme en course, ces SMT sont rejoints par les muscles du *triceps surae*, et en particulier par le *soleus* et le *gastrocnemius medialis* (Hamner et Delp, 2014), qui vont également participer

au support du tronc et au freinage de la jambe. Concernant la phase de propulsion, que ce soit lors de la marche ou de la course, les SMT principalement impliqués sont le *soleus*, le *gastrocnemius medialis* et les ischio-jambier (pour la course), qui vont produire la quasi-intégralité des forces permettant au tronc (*soleus*), et à la jambe (*gastrocnemius medialis* et ischio-jambiers), d'accélérer vers l'avant (Farris et Raiteri, 2017 ; Lai *et al.*, 2019 ; Liu *et al.*, 2006 ; Hamner et Delp, 2014 ; Zajac *et al.* 2003).

Dans l'ensemble, lors de la marche, les articulations de la hanche et du genou contribuent principalement lors de la phase de freinage tandis que l'articulation de la cheville participe activement lors de la propulsion. Dans une tâche de course cependant, la cheville semble opérer sur une plus grande plage temporelle, participant activement lors de la phase de freinage, tout en maintenant son action lors de la propulsion. Aussi, les SMT croisant ces trois articulations ne se comportent pas de la même manière au cours de la locomotion, que ce soit lors de la marche ou de la course. Les SMT proximaux produisent un travail musculaire important et coûteux énergétiquement lors de la course, tandis que le *triceps surae* semble produire un travail plus efficient, en utilisant le cycle étirement-détente (Farris et Raiteri, 2017 ; Lai *et al.*, 2019).

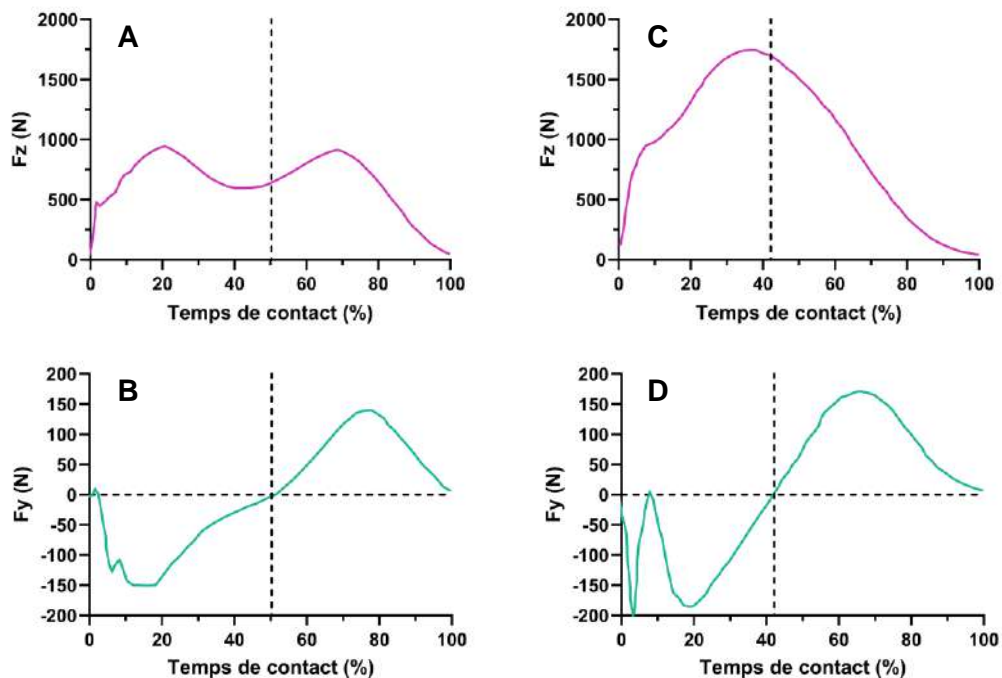


Figure 17 : Forces de réaction au sol verticales (A et C) et antéro-postérieures (B et D) lors de la phase de contact durant la marche (A et B) et la course (C et D). Pour la force antéro-postérieure, les valeurs positives représentent les forces antérieures. Le trait pointillé représente le passage de la phase de freinage à la phase de propulsion. Figure adaptée de Ishikawa *et al.* (2007).

2.3.2. Caractérisation des interactions muscle-tendon

Dans cette partie, nous allons discuter du comportement du GM au cours de la marche, et voir comment ce dernier est impacté lors de la course. Les premières études s'étant intéressées aux variations de longueur du GM au cours de la marche ont montré un découplage entre le comportement du SMT, des faisceaux musculaires, et des tissus tendineux (Fukunaga *et al.*, 2001 ; Ishikawa *et al.*, 2005). En effet, il apparaît lors de la phase de contact que les faisceaux agissent de manière quasi-isométrique lorsque le SMT, et les structures tendineuses, s'allongent puis se raccourcissent (Figure 18). Lors de la phase de freinage, les faisceaux musculaires se raccourcissent d'abord légèrement au moment du double contact, puis s'allongent lors du passage en unipodal. Suite à cela, la longueur des faisceaux ne varie pas lors de la phase de propulsion, jusqu'à la fin de cette dernière, dans laquelle ils se raccourcissent. Ce raccourcissement correspond à une phase dans laquelle l'activité EMG diminue de manière importante, il ne s'agit donc pas réellement d'un comportement concentrique de la part des faisceaux durant cette phase. Parallèlement, le SMT et les tissus tendineux vont se raccourcir également lors de la phase bipodale (en lien avec la flexion plantaire de cheville lors de cette phase), puis s'allonger progressivement sur la quasi-totalité de la phase de contact, avant de se raccourcir rapidement à la fin de la phase de propulsion. Ainsi, le comportement quasi-isométrique des faisceaux musculaires lors de la marche permet au muscle de consommer moins d'énergie, qui couplé avec le stockage-restitution d'énergie dans le tendon d'Achille permet à la SMT de produire des puissances articulaires importantes de manière efficiente.

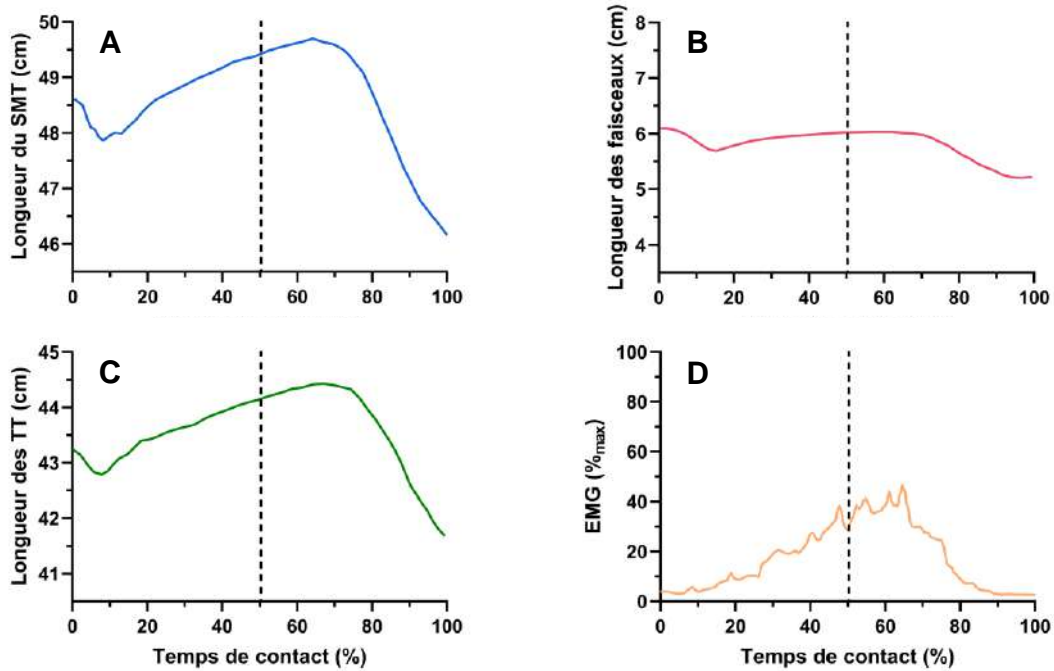


Figure 18 : Comportement du système muscle-tendon (A), des faisceaux musculaires (B) et des structures tendineuses (C), et signal électromyographique normalisé (D) du gastrocnemius medialis lors de la marche à environ 5 km.h⁻¹. Les différentes longueurs et activité électromyographiques sont présentées en fonction du temps de contact, exprimée en pourcentage. La ligne pointillée représente le passage de la phase de freinage vers la phase de propulsion. Figure adaptée de Ishikawa et al. (2007).

Lorsque la vitesse de marche augmente, le coût énergétique va s'accroître, et la réaction naturelle du corps humain est de passer à la course afin de diminuer ce dernier (Monte *et al.*, 2022). Il est alors intéressant de voir que le comportement des éléments du SMT va changer au cours de la phase de contact pour répondre aux exigences de la tâche (Farris et Sawicki, 2011 ; Monte *et al.*, 2022). Ainsi, lors de la course, les faisceaux musculaires se raccourcissent progressivement tout au long de la phase de contact. Le SMT va s'allonger puis se raccourcir de manière plus importante que lors de la marche (lié à une cinématique différente lors de la course), produisant un plus grand stockage-restitution d'énergie élastique par les structures tendineuses (Figure 19). Les différentes études ayant analysé le comportement du GM lors de la course indiquent que l'amplitude de raccourcissement des faisceaux musculaires est faible (*i.e.* ~1 cm), ce qui leur permet de produire des niveaux de force élevés à vitesse faible (Farris et Sawicki, 2011 ; Ishikawa *et al.*, 2007 ; Lai *et al.*, 2018 ; Monte *et al.*, 2022 ; Werkhausen *et al.*, 2018). Aussi, ce raccourcissement constant des faisceaux permet au GM, comme indiqué dans la partie précédente, de freiner la jambe et de supporter le tronc lors de la phase de freinage. Enfin, le plus grand allongement du SMT, et par

conséquent des structures tendineuses, permet à ces dernières de stocker plus d'énergie avant de la restituer lors du dernier tiers de la phase de propulsion.

Dans l'ensemble, les interactions muscle-tendon du GM lors de la marche et de la course permettent aux faisceaux musculaires d'être dans des conditions favorables à la production de force tout en ayant un faible coût énergétique. Le comportement isométrique des faisceaux lors de la marche, et leur faible raccourcissement lors de la course, leur permettent d'opérer à des longueurs sur le plateau (*i.e.* marche) et sur la pente ascendante (*i.e.* course) de la relation force-longueur (Ishikawa *et al.*, 2007), ainsi qu'à des vitesses très favorables pour la production de force (Monte *et al.*, 2020).

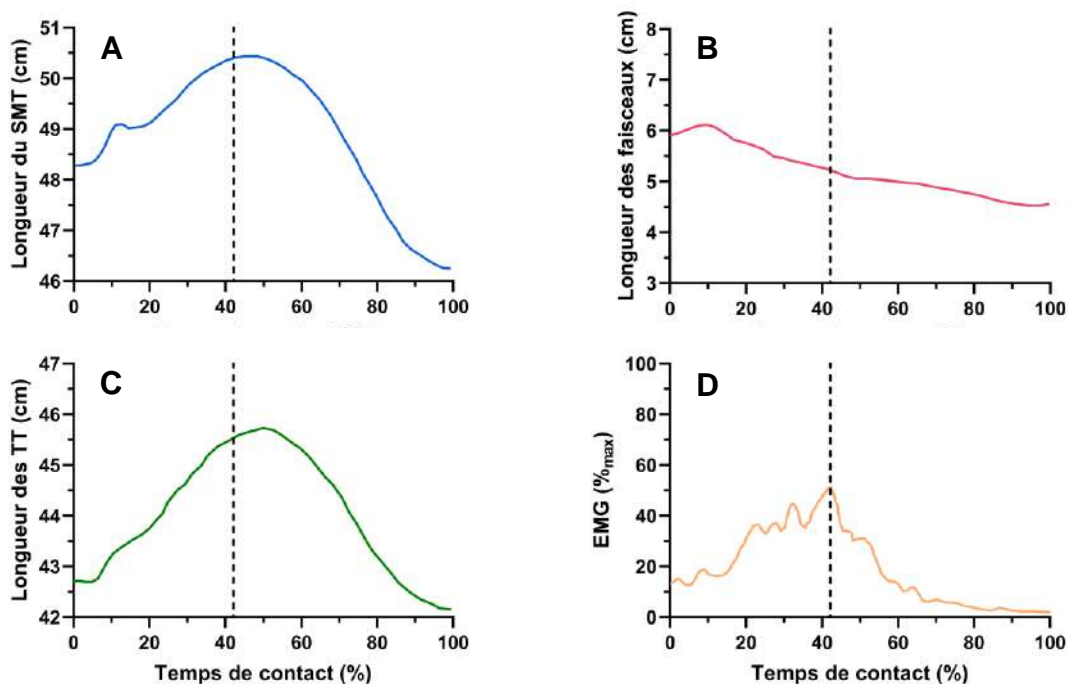


Figure 19 : Comportement du système muscle-tendon (A), des faisceaux musculaires (B) et des structures tendineuses (C), et signal électromyographique normalisé (D) du gastrocnemius medialis lors de la course à environ 10 km.h⁻¹. Les différentes longueurs et activité électromyographique sont présentées en fonction du temps de contact, exprimée en pourcentage. La ligne pointillée représente le passage de la phase de freinage vers la phase de propulsion. Figure adaptée de Ishikawa *et al.* (2007).

2.4. Interactions muscle-tendon lors du saut vertical

Le saut vertical est une tâche régulièrement utilisée afin de déterminer les capacités de production de puissance du membre inférieur (Centeno-Prada *et al.*, 2015 ; Lattier *et al.*, 2003 ; Vandewalle *et al.*, 1987). La mesure de la performance en saut vertical se fait

généralement par le biais de la hauteur atteinte par le centre de gravité du corps, ou par la puissance développée lors de la propulsion (Nishiumi *et al.*, 2023). L'outil de référence pour mesurer la performance en saut vertical est la plateforme de force. La mesure de la hauteur de saut peut se faire par différents moyen (*e.g.* temps de vol, vitesse du centre de gravité à l'envol, *impulse momentum*) dont nous discuterons dans la Méthode générale.

Parmi les sauts généralement étudiés, nous retrouvons le *squat jump* (SJ), qui consiste à réaliser une poussée uniquement verticale à partir d'une position fléchie, le *contremouvement jump* (CMJ), dans lequel le participant exécute successivement une flexion/extension du membre inférieur, et le *hopping*, qui consiste à réaliser des sauts continus, jambes tendues, le plus haut possible avec le temps de contact le plus faible possible. Il est communément admis dans la littérature que le SJ mesure les qualités concentriques du membre inférieur quand le CMJ fait intervenir le cycle étirement-détente (Van Hooren et Zolotarjova, 2017).

2.4.1. Biomécanique du *squat jump* et du *contremouvement jump*

Le SJ et le CMJ sont issus du pattern de mouvement du squat, et consistent en une tâche de triple extension du membre inférieur. Les muscles principalement impliqués (*i.e.* *gluteus maximus*, ischio-jambiers, *quadriceps femoris* et *triceps surae*) s'activent globalement au travers d'une séquence proximo-distale (Figure 20 - Giroux *et al.*, 2014 ; Pandy et Zajac, 1991 ; Van Ingen Schenau, 1989). Ainsi, lors de la phase de propulsion, le *gluteus maximus* va s'activer en premier, produisant une extension de hanche. Cette action est suivie par l'activation des muscles du *quadriceps femoris* entraînant une extension de genou, puis par l'activation du *triceps surae* (Giroux *et al.*, 2014 ; Pandy et Zajac, 1991 ; Van Ingen Schenau, 1989). L'activation de ce dernier groupe musculaire ne va toutefois pas induire une flexion plantaire immédiate, la flexion plantaire survenant à la toute fin de la phase de propulsion (Farris *et al.*, 2016). De nombreuses études se sont focalisées sur le rôle des muscles bi-articulaires lors du saut vertical (Jacobs *et al.*, 1996 ; Van Ingen Schenau *et al.*, 1987 ; Van Ingen Schenau, 1989 ; Van Soert *et al.*, 1993 ; Wong *et al.*, 2016). Se basant sur des modèles musculosquelettiques, ces études ont montré un rôle important des muscles bi-articulaires au cours du mouvement. En effet, ces derniers permettraient de transférer la puissance produite par l'articulation proximale vers l'articulation distale. Par exemple, à la fin de la phase de propulsion, la

décélération du genou par les ischio-jambiers et les *gastrocnemii* permet un transfert de moment de force produit par les *vastii* vers l'articulation de la cheville (Jacobs *et al.*, 1996 ; Van Ingen Schenau *et al.*, 1987 ; Van Ingen Schenau, 1989 ; Van Soert *et al.*, 1993 ; Wong *et al.*, 2016). Ainsi, Jacobs *et al.* (1996) ont montré que ces transferts participaient à environ 25% de la puissance totale produite par l'articulation de la cheville, ce qui pourrait expliquer en partie l'importante puissance développée par cette articulation lors de la propulsion (Figure 20). Également, les muscles bi-articulaires sembleraient avoir un rôle protecteur, les *gastrocnemii* et les ischio-jambiers diminuant la vitesse d'extension de genou à la fin de la phase de propulsion afin d'éviter une hyperextension de cette articulation (Van Ingen Schenau *et al.*, 1987 ; Van Ingen Schenau, 1989). Aussi, les ischio-jambiers participent à l'extension de hanche en chaîne cinétique fermée. Ces actions spécifiques des ischio-jambiers permettent d'expliquer en partie son activation tardive lors de la phase de propulsion (Giroux *et al.*, 2014). Plus globalement, l'analyse de la contribution de chaque articulation à la puissance totale nous montre des différences entre les tâches de squat classique, de SJ et de CMJ (Farris *et al.*, 2016 ; Jandacka *et al.*, 2014 ; Williams *et al.*, 2018). En effet, ces études ont montré que la contribution de la cheville à la puissance totale produite est de 8% en squat (Farris *et al.*, 2016), de 13% en SJ (Jandacka *et al.*, 2014), et de 31% lors du CMJ (Williams *et al.*, 2018), quand celle du genou est de 55% en squat, de 55% en SJ et de 41% en CMJ, et que celle de la hanche contribue à 37% en squat, à 32% en SJ et à 28% en CMJ. Ainsi, la variation de la contribution de la cheville observée selon le type de saut semble principalement compensée par la diminution de celles de la hanche et du genou. Ces études montrent également que l'articulation du genou est essentielle dans la production de puissance totale lors de ce mouvement.

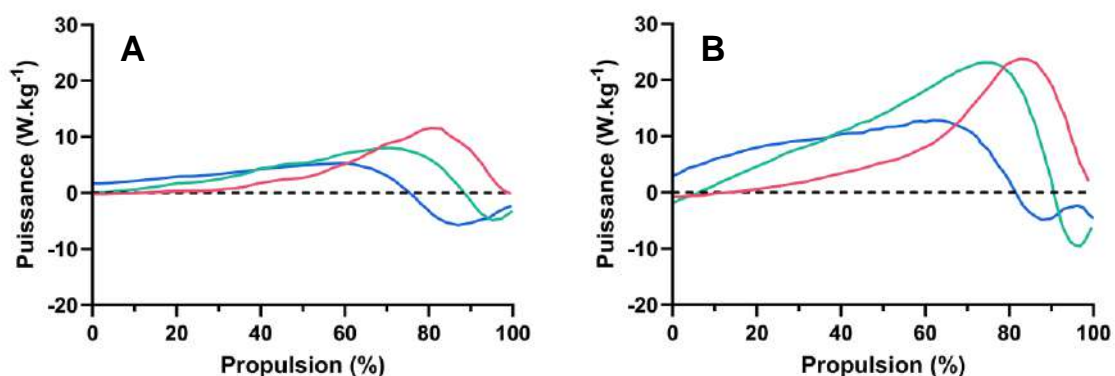


Figure 20 : Puissance articulaire relative de la hanche (bleu), du genou (vert) et de la cheville (rouge) lors de la phase de propulsion du squat jump (A) et du contremouvement jump (B). Figure adaptée des résultats de Farris *et al.* (2016) et de Williams *et al.* (2018).

Le SJ et le CMJ diffèrent sur la phase précédant la propulsion (Figure 21). Lors du SJ, le participant doit maintenir une position fléchie statique, nous observerons donc deux phases lors de ce saut : i) une phase isométrique, et ii) une phase concentrique. Lors du CMJ, le participant part d'une position debout, puis abaisse rapidement son centre de gravité avant de réaliser la propulsion, nous observerons donc trois phases : i) une phase de décharge, dans laquelle le participant va s'alléger en réalisant une rapide flexion de hanche, genou et de cheville, entraînant une chute de la hauteur de son centre de gravité, ii) une phase de maintien+freinage, lors de laquelle le participant va produire une force importante pour freiner son centre de gravité, et iii) une phase de propulsion (Harry *et al.*, 2020). Ainsi, le SJ est couramment utilisé pour refléter les capacités concentriques du membre inférieur, tandis que le CMJ est davantage lié aux capacités de cycle étirement-détente du membre inférieur.

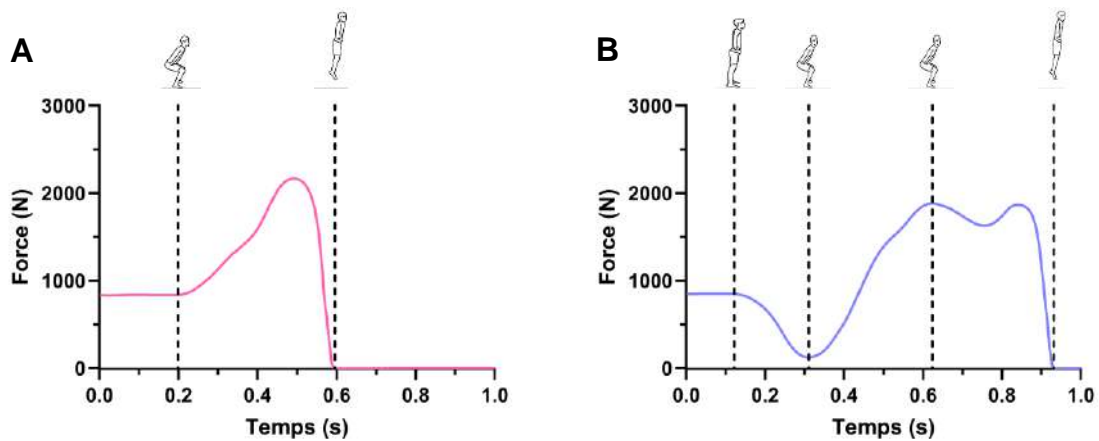


Figure 21 : Signaux de force de réaction au sol verticale (F_z) lors du squat jump (A) et du contremouvement jump (B). Pour le squat jump, les lignes pointillées correspondent au début de la propulsion et à l'envol, respectivement. Pour le contremouvement jump, les lignes pointillées représentent le début de la phase de décharge, le début de la phase de maintien+freinage, le début de la propulsion, et l'envol, respectivement. Données expérimentales recueillies dans le cadre de cette thèse.

2.4.2. Caractérisation des interactions muscle-tendon lors du squat jump et du contremouvement jump

La première étude ayant investigué le comportement *in vivo* des éléments du SMT au cours d'un SJ est, à notre connaissance, celle de Kurokawa *et al.* (2001), réalisée sur le GM. Deux phases sont alors observées lors de la propulsion (Figure 22). Lors de la première phase, s'étendant jusqu'à environ 100 millisecondes avant l'envol, la longueur du SMT reste constante (*i.e.* liée à la compensation de l'extension de genou par la flexion plantaire de cheville) tandis que les faisceaux musculaires se raccourcissent (*i.e.* diminution de 26% de leur

longueur), induisant un allongement des structures tendineuses (*i.e.* allongement de 7% de leur longueur). Lors de la seconde phase (*i.e.* de 100 millisecondes à l'envol), le SMT se raccourcit brutalement tandis que les faisceaux musculaires restent à une longueur constante, en lien avec un raccourcissement rapide des structures tendineuses. Ce comportement particulier des structures tendineuses est appelé « effet catapulte », car ces dernières sont lentement étirées par le raccourcissement des faisceaux, avant de se raccourcir brutalement à la fin de la propulsion. Ce comportement particulier du SMT permet d'accélérer l'articulation de la cheville avant l'envol. Les faisceaux produisent également une force importante du fait de leur comportement isométrique (*i.e.* plus favorable selon la relation force-vitesse), ce qui permet une production importante de puissance par l'articulation de la cheville à la fin de la phase de propulsion (Figure 20). Les observations de cette étude ont plus tard été confirmées par Farris *et al.* (2016) et par Hauraix (2015). L'étude de Farris *et al.* (2016) apporta plus d'informations sur le phénomène d'effet catapulte. Cette équipe de chercheurs révéla que les structures tendineuses du *triceps surae* réalisaient environ 70% du travail fourni par l'articulation de la cheville lors de la propulsion. De même, Farris *et al.* (2016) démontrèrent que les structures tendineuses étaient également étirées avant le début de la propulsion, lorsque les individus sont en position fléchie de squat. Enfin, la revue de littérature de Fukashiro *et al.* (2006) nous indique que les faisceaux musculaires du GM lors du SJ opèreraient principalement sur la pente ascendante de la relation force longueur.

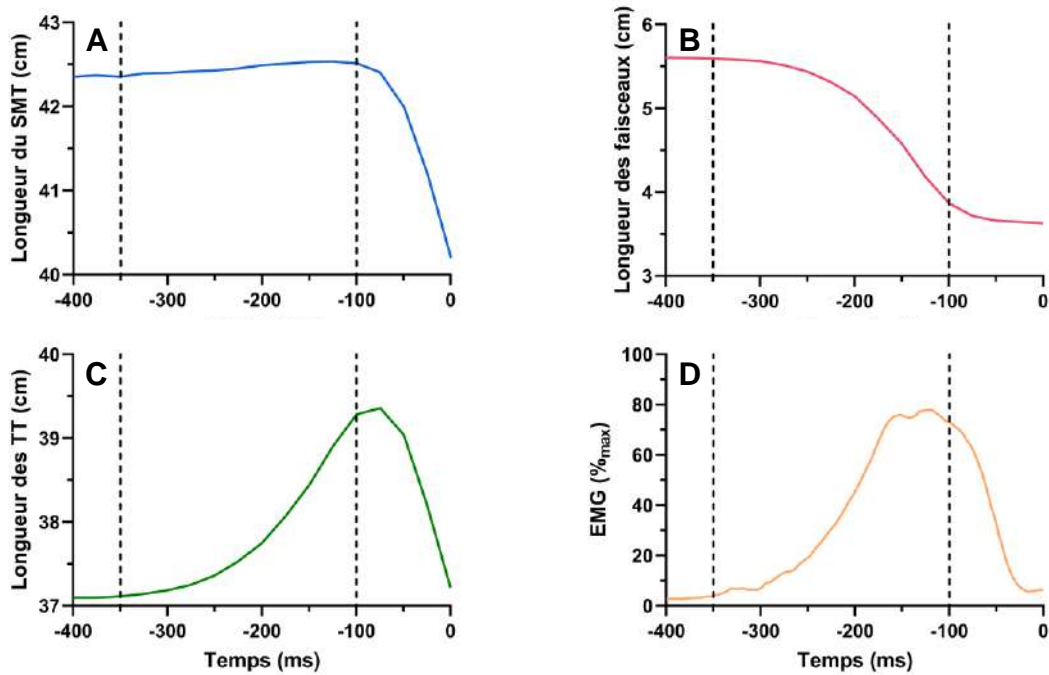


Figure 22 : Comportement du système muscle-tendon (A), des faisceaux musculaires (B) et des structures tendineuses (C), et signal électromyographique normalisé (D) du gastrocnemius medialis en fonction du temps lors du squat jump (0 correspondant à l'envol). Les lignes pointillées représentent le début de la propulsion et la phase dans laquelle les faisceaux ne se raccourcissent plus (i.e. 100 ms avant l'envol). Figure adaptée de Kurokawa *et al.* (2001).

Le comportement du VL lors du saut a peu été étudié dans la littérature. A notre connaissance, seules les études de Hauraix (2015) et de Nikolaidou *et al.* (2017) ont analysé les variations de longueur des éléments du SMT lors du SJ. Les résultats de ces études révèlent un raccourcissement tardif du SMT, lors de l'extension de genou (Hauraix, 2015). Les faisceaux ont quant à eux un comportement concentrique sur la totalité de la phase de propulsion. Les structures tendineuses seraient donc étirées au début de la phase de propulsion, avant d'être raccourcies à la fin de cette même phase, induisant un léger stockage-restitution d'énergie élastique (Hauraix, 2015). L'étude de Nikolaidou *et al.* (2017) nous indique également que les faisceaux musculaires agissent sur la pente descendante, le plateau et la pente ascendante de la relation force-longueur, et à des vitesses de raccourcissement proches de 10% de la vitesse maximale des faisceaux. Aussi, les résultats de cette dernière étude montrent que les faisceaux du VL opèrent sur la pente ascendante de la relation puissance-vitesse.

Le comportement du SMT lors du CMJ à davantage été étudié dans la littérature. Concernant le GM, la première étude ayant réalisé cette analyse est, à notre connaissance, celle de Kurokawa *et al.* (2003). Les résultats de cette étude montrent un raccourcissement des faisceaux musculaires sur la quasi-totalité de la période étudiée par ce groupe. Il est difficile de se référer aux trois phases classiquement présentées dans la littérature (*i.e.* décharge, freinage et propulsion) car la force de réaction du sol n'a pas été mesurée (mesure du déplacement du centre de gravité à la place). Néanmoins, il est possible de distinguer une phase de descente du centre de gravité, correspondant aux phases de décharge et freinage, et une phase de montée du centre de gravité, correspondant à la propulsion (Figure 23). Il semble alors que les faisceaux musculaires se raccourcissent passivement au début de la phase de descente du centre de gravité, en lien avec une flexion de genou importante et une faible flexion dorsale, puis se raccourcissent activement à la fin de la phase de descente du centre de gravité, tandis que la longueur du SMT diminue faiblement. Cela va permettre un allongement des structures tendineuses lors de cette phase, qui sera poursuivi lors du début de la phase de propulsion. En effet, lors du début de cette phase, les faisceaux musculaires se raccourcissent de manière plus importante tandis que la longueur du SMT ne varie pas (*i.e.* extension de genou concomitante à la flexion plantaire de cheville). Enfin, comme pour le SJ, le SMT se raccourcit brutalement à la fin de la phase de propulsion, tandis que la longueur des faisceaux ne varie pas, en lien avec un raccourcissement important des structures tendineuses. Dans l'ensemble, cette étude a permis de montrer que lors d'un saut induisant une flexion dorsale suivie d'une flexion plantaire, considéré comme un cycle étirement-détente, les faisceaux musculaires se raccourcissaient tout au long du mouvement. Également, les résultats de cette étude ont indiqué que les structures tendineuses participaient activement à la production de puissance de la cheville par le même processus que pour le SJ (*i.e.* effet catapulte). Ces résultats ont par la suite été confirmés par d'autres études (Hollville *et al.*, 2020 ; Jo et Lee, 2023). Enfin, lors de ce mouvement, les faisceaux musculaires agiraient également sur la pente ascendante de la relation force-longueur (Fukashiro *et al.*, 2006).

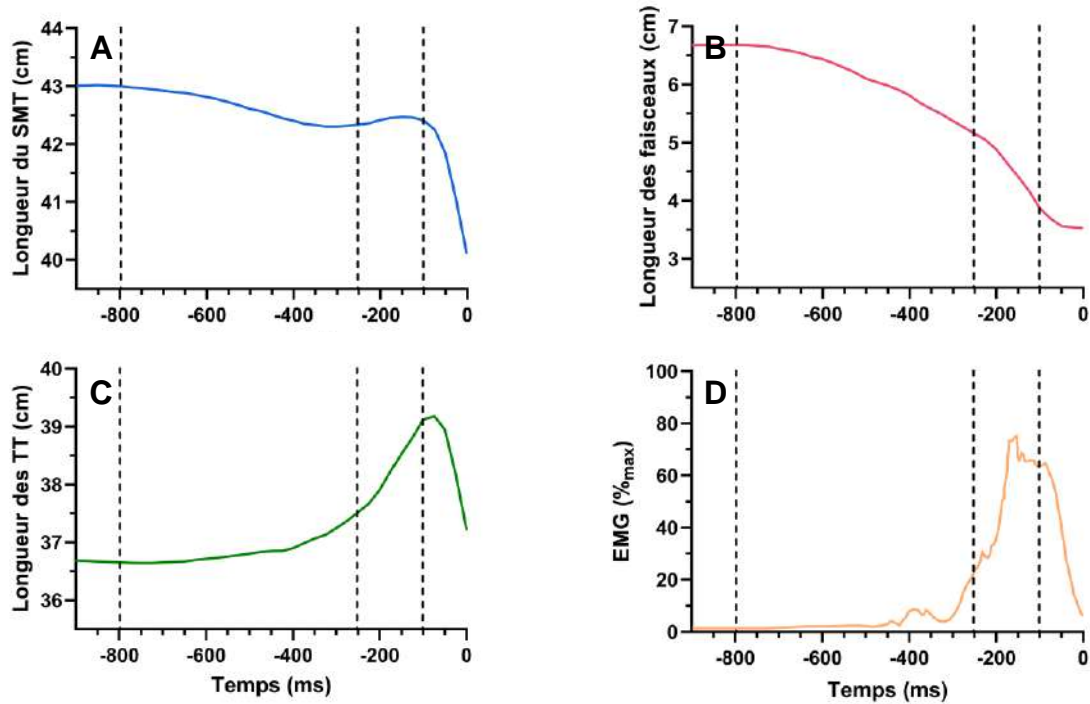


Figure 23 : Comportement du système muscle-tendon (A), des faisceaux musculaires (B) et des structures tendineuses (C), et signal électromyographique normalisé (D) du gastrocnemius medialis en fonction du temps lors du contremouvement jump (0 correspondant à l'envol). Les lignes pointillées représentent le début de la phase de décharge, le début de la propulsion, et les 100 dernières millisecondes avant l'envol. Figure adaptée de Kurokawa et al. (2003).

Concernant le VL, les études de Nikolaidou *et al.* (2017), de Hollville (2020), et de Hoffman *et al.* (2022) ont montré que les faisceaux musculaires avaient un comportement différent du GM (Figure 24). En effet, lors de la phase de décharge, le SMT va s'allonger en lien avec la flexion de genou importante. Les faisceaux musculaires vont également s'allonger passivement, induisant un faible étirement des structures tendineuses. Ensuite, lors de la phase de maintien+freinage, l'allongement du SMT va diminuer, en lien avec la diminution de la vitesse du genou, et les faisceaux vont également s'allonger de manière moins importante, car cet allongement est cette fois-ci actif. Cette action excentrique des faisceaux leur permet de produire un haut niveau de force afin de freiner le centre de gravité (le pic de force de réaction du sol est généralement atteint à la fin de la phase de freinage). Enfin, lors de la phase de propulsion, les faisceaux se raccourcissent, ainsi que le SMT et les structures tendineuses. Dans l'ensemble, ces études nous indiquent que le stockage-restitution d'énergie élastique survient également dans le VL lors du CMJ, mais dans une moindre mesure en comparaison avec le GM. Ce comportement, différent de celui observé lors du SJ,

permettrait d'expliquer l'augmentation de 66% de la puissance mécanique du genou moyenne observée lors de la phase de propulsion sur le CMJ par rapport au SJ dans l'étude de Nikolaidou *et al.* (2017). Enfin, cette dernière étude nous indique que les faisceaux du VL agissent plus proche du plateau et de la pente ascendante de la relation force-longueur que lors du SJ, mais à une vitesse moyenne similaire (*i.e.* 10% de la vitesse maximale des faisceaux).

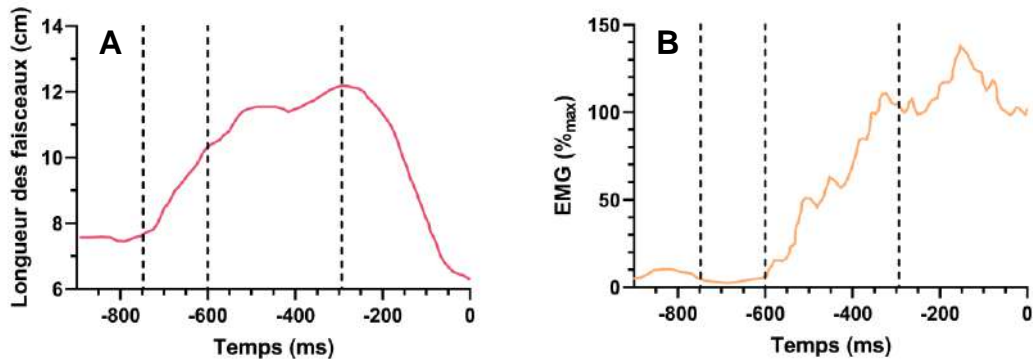


Figure 24 : Comportement des faisceaux musculaires (A) et signal électromyographique normalisé (B) du vastus lateralis en fonction du temps lors du contremouvement jump (0 correspondant à l'envol). Les lignes pointillées représentent le début de la phase de décharge, le début de la phase de freinage, et le début de la propulsion. Figure adaptée de Nikolaidou *et al.* (2017).

2.4.3. Biomécanique du hopping et interactions muscle-tendon

Peu d'études dans la littérature ont analysé une tâche de *hopping* maximal vertical, le terme « *hopping* » étant lié à des sauts horizontaux ou verticaux, et autorisant ou non l'utilisation de l'articulation du genou. Le *hopping* est une modalité de saut dont le pattern de mouvement est différent du SJ et du CMJ. En effet, cette tâche s'effectue normalement jambes tendues, limitant ainsi la puissance produite par les articulations du genou et surtout de la hanche (Lamontagne et Kennedy, 2013). On retrouve ainsi lors du *hopping* une contribution très importante de l'articulation de la cheville dans la production de puissance totale (entre 73 et 80% - Farris et Sawiki, 2012), mais qui diminue lorsque la flexion de genou est plus importante. La contribution de la cheville n'est pas égale à 100%, car la plupart des études ne fixent pas l'articulation du genou lors de cette tâche, ce qui induit des variations d'angle de genou de l'ordre de 10° (Dick *et al.*, 2021). L'angle de la cheville varie quant à lui d'environ 30° au cours du *hopping*, alternant entre la flexion plantaire et la flexion dorsale (Dick *et al.*, 2021). La puissance développée en moyenne lors du *hopping* est supérieure à celle du CMJ en raison du temps de contact très court lors de cet exercice (Sano *et al.*, 2013). De même, le travail

réalisé par le *triceps surae* est plus important lors du *hopping* que lors d'une flexion plantaire verticale uniquement concentrique (Belli et Bosco, 1992), dû à l'augmentation du travail réalisé par les structures tendineuses lors du cycle étirement-détente.

L'analyse des forces de réaction au sol lors du *hopping* révèle deux phases distinctes (Figure 25) : i) une phase excentrique, durant laquelle le participant va freiner son centre de gravité (*i.e.* augmentation de la force de réaction), et ii) une phase concentrique, correspondant à la force produite par le participant pour se propulser.

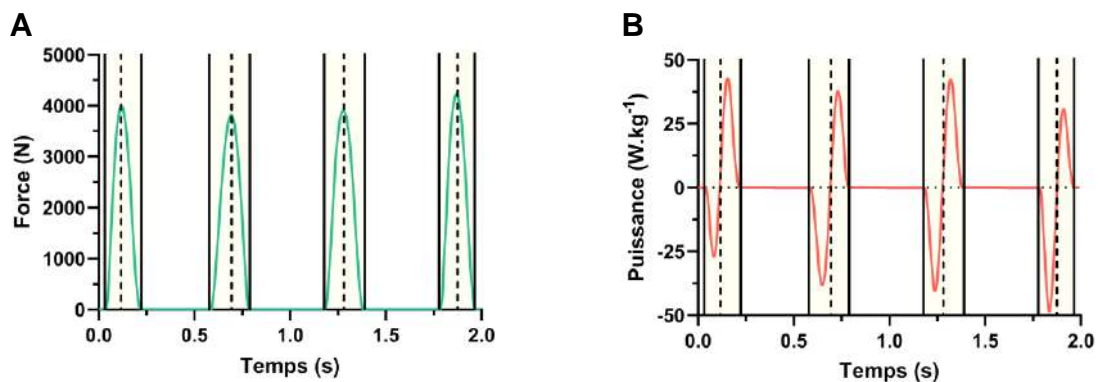


Figure 25 : Production de force (A) et de puissance (B) en fonction du temps au cours d'une série de hops. Chaque contact au sol est représenté par un rectangle jaune délimité par les traits noirs pleins. Les lignes pointillées représentent le passage de la phase excentrique à la phase concentrique. Données récoltées dans le cadre de ce travail de thèse.

Seules deux études ont, à notre connaissance, analysé les interactions muscle-tendon du GM *in vivo* lors du *hopping* maximal vertical (Dick *et al.*, 2021 ; Sano *et al.*, 2013). Ces études ont montré deux phases au cours de cette tâche, semblables à celles observées lors de l'étude des forces de réaction du sol (Figure 26). La première est la phase de freinage, durant laquelle les faisceaux musculaires vont s'allonger activement. Lors de cette phase, l'amplitude d'allongement des faisceaux est très faible (*i.e.* inférieure à 5 mm), et le niveau de force produit par les faisceaux est important (Dick *et al.*, 2021). Également, lors de cette phase, le SMT va s'allonger de manière importante, cela va donc induire un allongement des structures tendineuses, et donc un stockage d'énergie élastique. Il est intéressant de noter que l'activation du GM commence avant le contact au sol, afin d'anticiper cette phase de freinage (Dick *et al.*, 2021 ; Lamontagne et Kennedy, 2013 ; Sano *et al.*, 2013). La seconde phase est celle de la propulsion, dans laquelle les faisceaux musculaires vont se raccourcir de manière plus importante qu'ils ne s'étaient allongés lors de la première phase. De même, lors de cette

phase, le SMT et les structures tendineuses vont de se raccourcir, restituant ainsi l'énergie stockée dans le tendon. L'activation EMG quant à elle va diminuer lors de cette phase. Dans l'ensemble, les résultats de ces études nous révèlent un rôle fondamental du stockage-restitution d'énergie élastique dans les structures tendineuses dans la production de puissance lors du *hopping*. Ce phénomène est couplé avec une action excentrique des faisceaux musculaires lors de la phase de freinage, permettant la production d'un haut niveau de force au niveau du muscle.

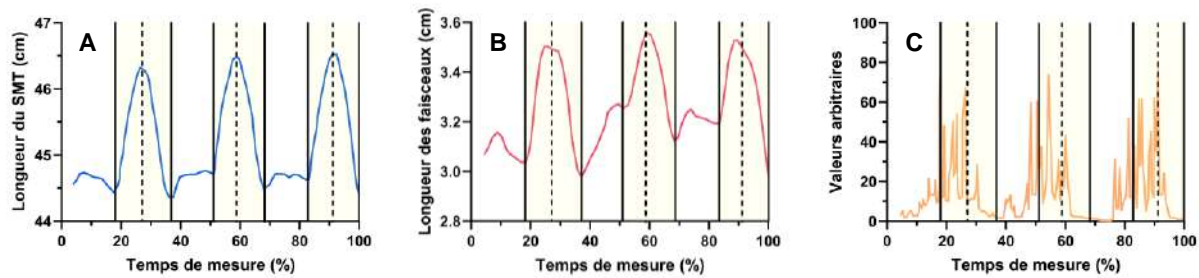


Figure 26 : Comportement du système muscle-tendon (A), des faisceaux musculaires (B), et signal électromyographique normalisé (C) du gastrocnemius medialis en fonction du temps lors du hopping. Chaque saut est représenté par un rectangle jaune entouré de traits noirs pleins. Les lignes pointillées correspondent au passage de la phase excentrique à la phase concentrique. Figure adaptée de Dick et al. (2021).

2.4.4. Différence de performance entre le squat-jump et le contremouvement jump

Il est communément admis dans la littérature que la réalisation d'un contremouvement avant de réaliser un saut vertical permet d'améliorer la hauteur de ce dernier (Van Hooren et Zolotarjova, 2017). Plusieurs études ont en effet montré que la performance était plus importante en CMJ qu'en SJ (*i.e.* différence de 4 à 18% - Finni et al., 2000 ; Kozinc et al., 2022 ; McBride et al., 2008 ; Nikolaidou et al., 2017). Cependant, les auteurs ne s'accordent pas quant aux raisons expliquant ces différences de performance. Plusieurs éléments ont été mis en cause, comme l'utilisation du cycle étirement-détente, le *residual force enhancement*, la différence de cinématique ou encore une augmentation de l'activité musculaire lors du contremouvement (Van Hooren et Zolotarjova, 2017).

Différentes études laissent à penser que les deux raisons permettant le plus d'expliquer ces différences de performance sont l'augmentation de la pré-activité due au contremouvement, et le cycle étirement-détente (Arakawa et al., 2009 ; Bobbert et Casius,

2005 ; Finni *et al.*, 2000 ; Fukashiro *et al.*, 2006 ; McBride *et al.*, 2008). McBride *et al.* (2008) ont révélé une activité EMG plus importante des muscles du *quadriceps femoris* avant la phase de propulsion lors d'un *drop jump* et d'un CMJ, en comparaison avec un SJ. Également, Bobbert et Casius (2005) ont montré par simulation que la différence entre le CMJ et le SJ était liée à une pré-activation (*i.e.* activité EMG avant la phase de propulsion), qu'ils nomment « active state », et qui permettrait d'augmenter le travail musculaire au niveau des muscles proximaux du membre inférieur. Cette activation musculaire plus précoce sur le CMJ permettrait de placer les faisceaux musculaires à des longueurs plus optimales pour produire de la force, tout en étirant les structures tendineuses, permettant ainsi aux faisceaux et aux structures tendineuses de produire une tension passive (en lien avec leur étirement – Van Hooren et Zolotarjova, 2017). Aussi, cet étirement induirait une augmentation de la raideur des structures tendineuses limitant la vitesse de raccourcissement des faisceaux, leur permettant de produire des niveaux de force importants. Les propriétés mécaniques du tendon semblent également jouer un rôle dans la différence de performance entre le SJ et le CMJ. En effet, les études de Finni *et al.* (2000) et de Fukashiro *et al.* (2006) ont mis en avant le rôle très important du stockage-restitution d'énergie élastique dans la différence de performance entre le CMJ et le SJ, observant une augmentation des forces appliquées au tendon patellaire et au tendon d'Achille lors du contremouvement (Finni *et al.*, 2000), et expliquant que le stockage-restitution d'énergie élastique contribue en très grosse partie au travail global du SMT durant le CMJ. Dans l'ensemble, il apparaît que la pré-activité musculaire et le cycle étirement-détente ne soient pas deux mécanismes totalement indissociables. En effet, la pré-activation semble induire une optimisation de la longueur des faisceaux et de la raideur tendineuse, ce qui produirait potentiellement une modification des interactions muscle-tendon et donc de la capacité de stockage-restitution d'énergie élastique.

L'étude de Arakawa *et al.* (2009) s'est penchée sur le lien entre ces deux paramètres explicatifs. Utilisant la modélisation, ils ont montré que la pré-activation joue un rôle important dans la performance uniquement sur les SMT possédant un tendon court, tandis que les SMT avec un long tendon utilisent principalement le stockage-restitution d'énergie élastique. Cette étude est intéressante, car couplée avec les propriétés architecturales du muscle et du tendon vues précédemment (Partie 1.), elle impliquerait que la pré-activation serait le mécanisme privilégié dans les muscles proximaux du membre inférieur, et que le stockage-restitution d'énergie élastique aurait un rôle central dans les muscles distaux. Considérant la contribution importante des articulations proximales dans la production de

puissance lors du saut (Partie 2.3.1.), il semblerait ainsi que la pré-activation contribue davantage à la différence de performance entre le SJ et le CMJ. Cependant, ces hypothèses n'ont pour le moment pas été vérifiées.

L'ensemble de ces éléments tend à montrer que la performance en CMJ est supérieure à celle en SJ. Pourtant, une récente étude, réalisée sur 770 participants entraînés, révèle que ce n'est pas toujours le cas (Kozinc *et al.*, 2022). En effet, leurs résultats indiquent que, même si la tendance générale montre une amélioration de performance en CMJ, seulement 48% des participants sautaient plus haut dans cette tâche en comparaison au SJ, et que 17,5% de ces derniers étaient plus performants en SJ. Il semble alors que l'ensemble des facteurs de performance lors du saut ne soit pas encore compris, et qu'il soit intéressant d'étudier plus en profondeur les facteurs influençant cette variabilité inter-individuelle.

2.4.5. Effet de l'augmentation de la charge excentrique lors du contremouvement jump

Nous avons vu dans les parties précédentes que le mouvement du CMJ mobilisait le cycle étirement-détente, produisant une force de réaction au sol ascendante lors de la phase de maintien+freinage, puis descendante lors de la phase de propulsion. Plusieurs études se sont intéressées à la phase de maintien+freinage du CMJ, et ont tenté d'améliorer la performance en saut en modifiant cette phase par l'ajout de masses externes. Ce type d'exercice est appelé dans la littérature « accentuated eccentric load » ou AEL (Moore *et al.*, 2007). La première étude ayant analysé l'effet de l'AEL sur la performance en saut vertical est celle de Sheppard *et al.* (2007). Dans cette dernière, des volleyeurs tenaient dans leurs mains des charges de 10 kg, lâchées juste avant le début de la phase de propulsion du CMJ. Cet ajout de masse lors de la phase de maintien+freinage provoqua une augmentation de la hauteur de saut de 4,3% en comparaison avec une condition sans AEL. Plusieurs études ont confirmé ce phénomène, rapportant des augmentations de la hauteur du saut vertical allant jusqu'à 9,5% (Aboodarda *et al.*, 2013 ; Lloyd *et al.*, 2022). Le CMJ AEL induit une augmentation des forces de réaction au sol lors de la phase de maintien+freinage, ainsi qu'une augmentation de la puissance produite lors de la phase de propulsion (Figure 27 – Aboodarda *et al.*, 2013). Cependant, les raisons de cette amélioration de performance sont encore méconnues, certaines études proposant un lien avec une augmentation du stockage-restitution d'énergie

élastique quand d'autres associent cela avec une amélioration de l'activation musculaire (Lloyd *et al.*, 2022 ; Su *et al.*, 2023). Afin de vérifier ces hypothèses, une équipe de chercheurs a tenté d'analyser par modélisation le stockage-restitution d'énergie des *vastii*, du *rectus femoris*, du *gluteus maximus* et des ischio-jambiers lors d'un CMJ AEL (Su *et al.*, 2023). Les résultats de cette étude n'indiquent aucune augmentation du stockage-restitution lors de l'AEL. Une seconde étude menée par la même équipe, réalisée cette fois chez l'Homme, ne montre pas de différence d'activation musculaire entre les conditions de saut classique et avec AEL (Su *et al.*, 2024). Toutefois, ces résultats ne permettent pas de conclure à la non présence de ces phénomènes, les sujets n'augmentant pas leur performance dans les deux études. A notre connaissance, aucune étude n'a pour le moment caractérisé le comportement des éléments du SMT, et les interactions muscle-tendon, lors de ce type de saut.

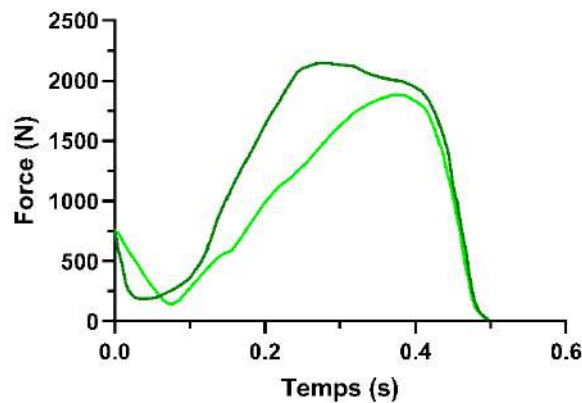


Figure 27 : Signal de force de réaction du sol observé lors d'un contremouvement jump classique (vert clair) et d'un contremouvement jump avec accentuated eccentric load (vert foncé). Figure adaptée de l'étude d'Aboodarda *et al.* (2013).

RÉSUMÉ

Le comportement des faisceaux musculaires et des tendons est découplé au sein d'un même SMT. Ces interactions muscle-tendon jouent un rôle essentiel dans les tâches mono-segmentaires. En effet, il semble que les structures tendineuses soient impliquées dans les relations moment-longueur et moment-vitesse, permettant respectivement de produire des moments de force plus importants lorsqu'elles sont étirées et contribuant à l'accélération du SMT lors de mouvements à grande vitesse. Aucune étude ne s'est cependant intéressée à l'effet de la vitesse articulaire et de la pré-activation sur la relation moment-longueur. Les tendons contribuent également à la protection des faisceaux musculaires lors de tâches excentriques, en limitant leur allongement afin de réduire les dommages musculaires. Enfin, plusieurs études ont mis en évidence une amélioration de la performance lors de tâches induisant un cycle étirement-détente. Ce mécanisme permet d'induire un stockage d'énergie élastique dans les tissus tendineux qui sera ensuite restituée à la fin du mouvement.

Lors de la marche et de la course, les faisceaux musculaires agissent de manière quasi-isométrique ou se raccourcissent légèrement, permettant de réduire leur coût énergétique. Les structures tendineuses quant à elles vont s'allonger progressivement au cours de la phase de contact, emmagasinant de l'énergie, avant de la restituer lors de leur raccourcissement à la fin de la propulsion. Ce comportement spécifique permet ainsi au GM de produire des puissances importantes à l'articulation de la cheville tout en ayant une dépense énergétique faible.

En saut vertical, le même mécanisme permet au GM de produire de hauts niveaux de puissance à l'articulation de la cheville. Que ce soit lors du SJ ou du CMJ, la plupart des études ont observé sur le GM un raccourcissement continu des faisceaux musculaires pour une même longueur de SMT, permettant ainsi un stockage progressif d'énergie dans le tendon. Cette énergie, libérée peu de temps avant l'envol, contribue de manière très importante à la production de puissance. Les faisceaux musculaires du VL ont un comportement différent de ceux du GM lors du CMJ. En effet, l'action excentrique de ces derniers lors de la phase de maintien+freinage leur permet de produire une force très importante, contribuant à la production de puissance du genou lors de la propulsion.

Il est communément admis que la performance en CMJ est meilleure que celle en SJ. Cependant, les facteurs sous-jacents ne sont pas encore tout à fait maîtrisés. Il apparaît dans

la littérature deux raisons principales à cette différence de performance : i) la pré-activation, qui serait davantage utilisée par les muscles proximaux, et ii) le cycle-étirement-détente, ayant plutôt lieu dans les muscles distaux. Cependant, ces hypothèses ne sont pas encore vérifiées dans la littérature. Enfin, il semble exister une grande variabilité dans les différences de performance entre le SJ et le CMJ, certaines personnes étant plus performantes en CMJ quand d'autres réalisent la même performance entre les deux sauts ou sont plus performants en SJ. Mieux comprendre ces variabilités inter-individuelles nous permettrait de mieux appréhender les facteurs de performance en saut vertical.

3. Effet de l'entraînement chronique

L'entraînement chronique contre résistance permet d'induire des adaptations du SMT se traduisant pas des modifications architecturales du muscle et du tendon, ainsi que par des adaptations des propriétés mécaniques et matérielles du tendon. Les adaptations musculaires observées sont généralement une augmentation du volume du muscle (*i.e.* hypertrophie – Frouin *et al.*, 2024 ; Lazarczuk *et al.*, 2024 ; Noorkõiv *et al.*, 2014 ; Quinlan *et al.*, 2021), associée ou non à une modification de la longueur des faisceaux musculaires et de l'angle de pennation (Blazevich *et al.*, 2007 ; Duclay *et al.*, 2009 ; Franchi *et al.*, 2014 ; Pincheira *et al.* 2022). Les adaptations tendineuses observées classiquement dans la littérature sont une augmentation de la raideur (Bohm *et al.*, 2014 ; Kubo *et al.*, 2017 ; Geremia *et al.*, 2018), une augmentation de la CSA (Kongsgaard *et al.*, 2007 ; Seynnes *et al.*, 2009), et par conséquent une augmentation du module de Young (car la raideur augmente plus que la CSA - Bohm *et al.*, 2015 ; Wiesinger *et al.*, 2015).

L'ensemble de ces changements, provoqué par différentes modalités d'entraînement, va induire généralement une augmentation du moment de force produit par le SMT. Aussi, ces adaptations vont provoquer des modifications des interactions muscle-tendon. Dans cette partie, nous discuterons des effets à moyen et long termes de différentes modalités d'exercice contre résistance sur les propriétés musculaires et tendineuses, et de leur impact sur les interactions muscle-tendon.

3.1. Influence des modalités d'entraînement sur les adaptations musculaires et tendineuses

3.1.1. Le régime de contraction

Cinq régimes de contraction sont couramment utilisés dans la littérature lors de protocoles d'entraînement : i) le régime concentrique, ii) le régime isométrique, iii) le régime excentrique, iv) le régime excentrique-concentrique, appelé régime traditionnel, et v) le régime pliométrique, qui est semblable au régime traditionnel mais réalisé avec une intention de vitesse maximale. Ces entraînements sont généralement effectués sur ergomètre (Blazevich *et al.*, 2007 ; Geremia *et al.*, 2019 ; Noorkõiv *et al.*, 2015) ou avec du matériel de musculation (Hoffman *et al.*, 2022 ; Seynnes *et al.*, 2007 ; Walker *et al.*, 2020), et ont été

démontrés comme induisant des modifications des propriétés musculaire et/ou tendineuse. Nous allons dans cette partie nous focaliser sur les adaptations de longueur et d'angle de pennation des faisceaux musculaires, ainsi que sur les changements de raideur et de CSA du tendon.

L'effet de l'entraînement sur la longueur des faisceaux musculaires est un sujet de recherche assez ancien dans la littérature. En effet, la longueur des faisceaux étant liée au nombre de sarcomères en série (Close *et al.*, 1972), observer des variations de longueur après entraînement nous apporte plus d'informations concernant la plasticité du système musculaire. Les premières études sur ce sujet se sont donc focalisées sur le modèle animal (Butterfield *et al.*, 2005 ; Lynn et Morgan, 1994 ; Lynn *et al.*, 1998). Dans ces études, des rats réalisaient des entraînements sur tapis inclinés soit en montée, soit en descente, le premier induisant un raccourcissement des faisceaux musculaires du *vastus intermedius* (*i.e.* contraction concentrique), et le second un allongement (*i.e.* contraction excentrique – Butterfield *et al.*, 2005). Les résultats de ces études indiquent une augmentation de la longueur des faisceaux musculaires et du nombre de sarcomères en série du *vastus intermedius* dans la condition excentrique (Butterfield *et al.*, 2005 ; Lynn et Morgan, 1994 ; Lynn *et al.*, 1998), et une diminution du nombre de sarcomères en série de ce même muscle en condition concentrique (Butterfield *et al.*, 2005). D'autres études se sont depuis intéressées aux modifications architecturales du muscle humain suite à différents types d'entraînement. Dans l'ensemble, ces études nous montrent qu'une augmentation de la longueur des faisceaux apparaît lorsque l'entraînement comporte en totalité ou partiellement un régime de contraction excentrique (Andrews *et al.*, 2024 ; Blazeovich *et al.*, 2003 ; Duclay *et al.*, 2009 ; Geremia *et al.*, 2019 ; Guex *et al.*, 2016 ; Kudo *et al.*, 2020 ; Marušič *et al.*, 2020 ; Pincheira *et al.*, 2022 ; Potier *et al.*, 2009 ; Quinlan *et al.*, 2021 ; Seynnes *et al.*, 2007 ; Walker *et al.*, 2020), en comparaison à des entraînements isométriques (Albracht et Arampatzis, 2013 ; Werkhausen *et al.*, 2019). Cependant, il n'est pas possible d'affirmer que seul le régime excentrique est capable d'induire des modifications de longueur de faisceaux. De nombreuses études ont en effet détecté des modifications de longueur fasciculaire suite à des entraînements isométriques (Hinks *et al.*, 2020 ; Noorkõiv *et al.*, 2014) ou purement concentriques (Blazeovich *et al.*, 2007 ; Franchi *et al.*, 2014). Également, certaines études, comme celle de Fouré *et al.* (2012), n'ont détecté aucun changement de longueur des faisceaux suite à 14 semaines d'entraînement excentrique du *triceps surae*. Il semble donc que les adaptations de longueur des faisceaux musculaires ne soient pas uniquement dépendantes du régime de contraction, mais

également liées à l'amplitude de mouvement à laquelle est produite la contraction musculaire (Blazevich *et al.*, 2007 ; Blazevich *et al.*, 2025 ; Guilhem *et al.*, 2010). Cet élément sera discuté plus en détail dans la partie 3.1.2.

Les modifications de l'angle de pennation semblent quant à elles être dépendantes du régime de contraction. En effet, les études ayant réalisé des entraînements à dominante concentrique ou isométrique tendent à montrer une augmentation de l'angle de pennation (Blazevich *et al.*, 2003 ; Blazevich *et al.*, 2007 ; Franchi *et al.*, 2014 ; Quinlan *et al.*, 2021 ; Seynnes *et al.*, 2007 ; Werkhausen *et al.*, 2019), même si certaines études n'ont détecté aucune modification (Albracht et Arampatzis, 2013 ; Kudo *et al.*, 2020 ; Walker *et al.*, 2020). En revanche, l'entraînement purement excentrique ne semble globalement pas modifier l'angle de pennation (Geremia *et al.*, 2019 ; Guex *et al.*, 2016 ; Kudo *et al.*, 2020 ; Potier *et al.*, 2009 ; Quinlan *et al.*, 2021), même si les résultats sont plus disparates, certaines études indiquant une augmentation (Duclay *et al.*, 2009 ; Franchi *et al.*, 2014 ; Blazevich *et al.*, 2007) et d'autres une diminution (Marušič *et al.*, 2020).

Les adaptations tendineuses à l'entraînement sont beaucoup étudiées dans la littérature. En effet, le tendon est l'élément transmettant la force produite par le muscle au segment osseux, il est donc nécessaire qu'il puisse résister à des tensions importantes. De la même manière que pour le muscle, différentes études ont tenté de comprendre quels sont les types d'entraînement favorables aux modifications de raideur et de CSA tendineuses. Dans l'ensemble, la littérature nous indique que l'augmentation de la raideur (entre 26% et 84% selon les études – Wiesinger *et al.*, 2015) n'est pas liée au régime de contraction, puisque des changements ont été observés suite à des contractions excentriques (Duclay *et al.*, 2009 ; Fouré *et al.*, 2012 ; Geremia *et al.*, 2018 ; Malliaras *et al.*, 2013 ; Quinlan *et al.*, 2021), concentriques (Kubo et Yata, 2017 ; Malliaras *et al.*, 2013 ; Quinlan *et al.*, 2021), traditionnelles (Kongsgaard *et al.*, 2007 ; Seynnes *et al.*, 2009), et isométriques (Albracht et Arampatzis, 2013 ; Bohm *et al.*, 2014 ; Burgess *et al.*, 2007 ; Kubo *et al.*, 2017 ; Werkhausen *et al.*, 2019). Ces résultats sont plutôt logiques car le tendon est étiré dans toutes les contractions musculaires, dû aux interactions muscle-tendon (partie 2.2.). En revanche, un résultat plus surprenant concerne les études réalisant des entraînements pliométriques. En effet, ces études ne s'accordent pas sur les effets de ce régime de contraction, montrant tantôt une augmentation (Burgess *et al.*, 2007 ; Fouré *et al.*, 2010 ; Hirayama *et al.*, 2017 ; Laurent *et al.*, 2020), tantôt une absence de

changement (Kubo *et al.*, 2007 ; Kubo *et al.*, 2021) de la raideur tendineuse. Dans l'ensemble, il apparait que le niveau de contrainte, plus que le régime de contraction, influence les adaptations du tendon (Kongsgaard *et al.*, 2007 ; Lazarczuk *et al.*, 2022). Ainsi une charge d'entraînement supérieure à 70% de la répétition maximale (1-RM) va induire un stimulus suffisant pour modifier les propriétés mécaniques du tendon en comparaison avec un entraînement à une charge inférieure à 70% de la 1-RM (Bohm *et al.*, 2015 ; Lazarczuk *et al.*, 2022). Le même constat peut être fait concernant les modifications de CSA tendineuse. Cependant, l'augmentation de la CSA avec l'entraînement est généralement plus faible. En effet, elle est généralement comprise entre 1,4% et 36%, avec la plupart des études montrant une augmentation inférieure à 10% (Bohm *et al.*, 2015 ; Lazarczuk *et al.*, 2022 ; Wiesinger *et al.*, 2015). Ainsi, peu d'études rapportent une modification de la CSA tendineuse (Bohm *et al.*, 2014 ; Geremia *et al.*, 2018 ; Kongsgaard *et al.*, 2007 ; Lazarczuk *et al.*, 2024 ; Seynnes *et al.*, 2009). La raison à cela est probablement liée à la durée d'entraînement proposée dans les études. Ainsi, contrairement à la raideur, qui peut augmenter dès 6 semaines d'entraînement (Wiesinger *et al.*, 2015), il semble que les adaptations de CSA soient beaucoup plus longues (Bohm *et al.*, 2015 ; Wiesinger *et al.*, 2015). Une seconde hypothèse est liée aux méthodes de mesure de la CSA. Il semble en effet que l'hypertrophie du tendon ne se produise pas de manière uniforme (Bohm *et al.*, 2014 ; Heinemeier et Kjaer, 2011 ; Kongsgaard *et al.*, 2007), ce qui expliquerait pourquoi certaines études, réalisant une mesure en un point unique, n'observent pas de différence. Également, les méthodes de mesure comme l'échographie ne sont pas assez précises pour déterminer des changements de la CSA inférieurs à 7% (Bohm *et al.*, 2016), ce qui peut expliquer en partie l'absence de modification observée dans certaines études (Kruse *et al.*, 2016).

3.1.2. Effet de l'amplitude de travail et de la longueur musculaire

De récentes études se sont intéressées à l'amplitude de mouvement lors de l'entraînement afin de mieux comprendre les mécanismes induisant des adaptations musculaires et tendineuses. Ces études comparent généralement des amplitudes complètes avec des amplitudes partielles (Kassiano *et al.*, 2022 ; Kassiano *et al.*, 2023 ; Wolf *et al.*, 2023 ; Wolf *et al.*, 2025a). L'amplitude partielle utilisée dans ces dernières consiste à réaliser les mouvements de musculation soit sur le début de l'amplitude, permettant de travailler à de courtes longueurs du SMT, soit sur la fin de l'amplitude, à de grandes longueurs du SMT. Les

études ayant analysé l'effet de l'amplitude de mouvement, ou de l'angle articulaire, ont montré dans leur majorité une augmentation plus importante de la longueur des faisceaux musculaires suite à un entraînement à grande longueur du SMT en comparaison avec une courte longueur de SMT (Akagi *et al.*, 2020 ; Hinks *et al.*, 2020 ; McMahon *et al.*, 2014a ; McMahon *et al.*, 2014b). D'autres études ont montré une augmentation similaire entre les deux conditions (Guex *et al.*, 2016 ; Noorkõiv *et al.*, 2014), ou une absence de changement (Alegre *et al.*, 2014). Ces entraînements étaient réalisés dans un régime isométrique (Akagi *et al.*, 2020 ; Alegre *et al.*, 2014 ; Hinks *et al.*, 2020 ; Noorkõiv *et al.*, 2014), traditionnel (McMahon *et al.*, 2014a ; McMahon *et al.*, 2014b), ou purement excentrique (Guex *et al.*, 2016). Cette dernière étude est la seule, à notre connaissance, à avoir évalué l'effet d'un entraînement excentrique à deux longueurs du SMT différentes. Enfin, l'étude de Marušič *et al.* (2020) a montré une augmentation de la longueur des faisceaux (+6,9%) du biceps femoris grande portion lors d'un entraînement excentrique à grande longueur. Cette amélioration, plus importante que celle de Guex *et al.* (+4,9%), peut être liée à une durée d'entraînement doublée (*i.e.* 6 semaines) par rapport à cette dernière étude (*i.e.* 3 semaines). Il est donc possible que l'entraînement mis en place dans l'étude de Guex *et al.* (2016) n'ait pas duré assez longtemps pour observer des différences d'adaptation entre la grande et la courte longueur. Dans l'ensemble, cette augmentation de la longueur des faisceaux suite à un entraînement réalisé à grande longueur du SMT peut s'expliquer par une plus grande tension mécanique lors de l'exercice induisant une déformation des faisceaux plus importante, se concluant par une augmentation de leur longueur (Blazevich *et al.*, 2025 ; Kassiano *et al.*, 2023).

Les modifications des propriétés mécaniques du tendon sont également liées à la déformation du tendon (Lazarczuk *et al.*, 2022). Il a en effet été démontré par Arampatzis *et al.* (2006) qu'une déformation minimale du tendon est nécessaire afin d'induire une augmentation de sa raideur. Dans cette étude, deux entraînements (*i.e.* contractions isométriques à 55% de la MVC vs. à 90% de la MVC) induisant des déformations différentes du tendon (*i.e.* 2,8% et 4,5%, respectivement) ont été réalisés sur une durée de 14 semaines. Les résultats indiquent une augmentation de la raideur uniquement dans le groupe réalisant des contractions avec une grande déformation du tendon. Lorsque le SMT est à grande longueur, le découplage du comportement du muscle et du tendon induit une plus grande déformation du tendon afin de protéger les faisceaux musculaires (Guilhem *et al.*, 2016). Ainsi, il est probable que l'entraînement à grande longueur induise une déformation importante du

tendon, provoquant des modifications de sa raideur. Cette hypothèse est confirmée par les résultats obtenus dans l'étude de Kubo *et al.* (2006). Cette équipe a mis en évidence une augmentation de la raideur du tendon patellaire suite à 12 semaines d'entraînement isométrique à grande longueur de SMT, sans augmentation pour le groupe s'entraînant à courte longueur. Il semble donc que l'amplitude ou l'angle articulaire jouent également un rôle dans les adaptations tendineuses.

3.2. Effet de l'entraînement chronique sur les interactions muscle-tendon

L'objectif principal des études réalisant un entraînement contre résistance est d'améliorer *in fine* la performance sportive. Ainsi, plusieurs études se sont intéressées à l'effet de l'entraînement traditionnel, isométrique, pliométrique ou excentrique sur la capacité de production de force explosive (Blazevich *et al.*, 2009 ; Cadore *et al.*, 2014 ; Oliveira *et al.*, 2016) ou sur la performance en saut vertical (Blazevich *et al.*, 2003 ; Fouré *et al.*, 2010 ; Kubo *et al.*, 2007 ; Kubo *et al.*, 2017 ; Laurent *et al.*, 2020). Ces études émettent l'hypothèse que l'augmentation de la raideur des tendons peut être responsable des différences de performance observées suite à ces entraînements, suggérant des modifications des interactions muscle-tendon au cours de ces tâches. Cependant, ceci n'est que spéculation car aucune de ces études n'a analysé le comportement du muscle et/ou du tendon lors de ces exercices. À notre connaissance, seules sept études ont évalué les effets d'un entraînement chronique sur les interactions muscle-tendon lors de tâches explosives mono-segmentaires (Hager, 2019), de la course à pied (Albracht et Arampatzis, 2013 ; Bohm *et al.*, 2021 ; Werkhausen *et al.*, 2019) et du saut vertical (Hirayama *et al.*, 2017 ; Hoffman *et al.*, 2022 ; Kubo *et al.*, 2021). Nous allons détailler dans les prochaines parties leurs principaux résultats.

3.2.1. Les tâches mono-segmentaires

Comme nous avons pu le voir, l'entraînement contre résistance peut induire des adaptations architecturales du muscle (*i.e.* augmentation de la longueur des faisceaux), et des modifications des propriétés mécaniques du tendon (*i.e.* augmentation de la raideur). Ces changements sont susceptibles de provoquer des ajustements des interactions muscle-tendon. Par exemple, lors de contractions maximales isométriques, l'entraînement induit des

modifications de la relation moment-angle. Cette relation est considérée dans la littérature comme reflétant en grande partie la relation force-longueur (Blazevich *et al.*, 2009 ; Brughelli et Cronin, 2007 - Partie 2.1.1.). Il est communément admis que l'entraînement induit des adaptations spécifiques aux angles auxquels les participants se sont entraînés (*i.e.* spécificité de l'entraînement – Goubel et Linsel-Corbeil, 2003 ; Kubo *et al.*, 2006). Ainsi, certaines études ont montré un décalage de la relation moment-angle vers des angles articulaires davantage en extension, et donc à de plus courtes longueurs du SMT, suite à un entraînement concentrique (Quinlan *et al.*, 2021). D'autres ont mis en évidence un décalage vers des angles articulaires davantage en flexion, et donc à des longueurs du SMT plus importantes, suite à un entraînement excentrique (Blazevich *et al.*, 2009 ; Clark *et al.*, 2005 ; Quinlan *et al.*, 2021) ou réalisé à grande longueur du SMT (Alegre *et al.*, 2014). Dans ces dernières études, le changement de l'angle optimal (*i.e.* angle correspondant au moment maximal produit) est expliqué par l'augmentation de la longueur des faisceaux musculaires induisant un décalage dans la relation force-longueur. Tandis que ce phénomène a été démontré chez l'animal (Crawford, 1961 ; Lynn *et al.*, 1998), il n'a pour l'instant pas été prouvé chez l'Homme. Aussi, plusieurs études n'ont observé aucune modification de l'angle optimal suite à un entraînement induisant une augmentation de la longueur des faisceaux (Akagi *et al.*, 2020 ; Marušič *et al.*, 2020 ; Noorkõiv *et al.*, 2015). Il semble donc nécessaire d'avoir plus d'informations à ce sujet afin de mieux comprendre les mécanismes adaptatifs du SMT suite à l'entraînement.

Seule l'étude de Hager (2019) s'est focalisée, à notre connaissance, sur les effets de l'entraînement chronique sur les interactions muscle-tendon lors de contractions maximales explosives. Dans cette étude, les participants réalisaient un entraînement isométrique explosif (groupe force) ou un entraînement isocinétique à très grande vitesse (groupe vitesse) sur le GM pendant 12 semaines (30 sessions). Aucun de ces deux entraînements n'a modifié la longueur des faisceaux musculaires, la longueur optimale, ni l'angle de pennation. En revanche, la raideur tendineuse a augmenté significativement uniquement dans le groupe s'entraînant en force (*i.e.* +15%). Les résultats de cette étude montrent également une augmentation de la force maximale uniquement dans le groupe force (*i.e.* +20%), et une augmentation de la vitesse maximale articulaire dans les deux groupes. Aucun changement de vitesse maximale des faisceaux musculaires n'a été détecté dans les deux groupes, mais la vitesse pic de raccourcissement des faisceaux lors des contractions explosives a été

augmentée dans le groupe vitesse. De même, l'entraînement n'a induit aucune modification du RFD sur les différentes fenêtres temporelles mesurées (*i.e.* 0-50 ms, 0-100 ms, 0-200 ms, 50-100 ms, 100-200 ms) sauf pour le groupe entraîné en force, dont le RFD augmente sur la fenêtre 100-200 ms (*i.e.* +40%). Ce résultat est expliqué par les auteurs par l'augmentation de la force maximale et de la raideur dans ce groupe. Également, au regard de la relation force-vitesse des faisceaux, les faisceaux musculaires des participants du groupe force sont capables de produire des niveaux de force plus importants pour une même vitesse fasciculaire sur cette fenêtre temporelle qu'avant entraînement (Figure 28A). Au contraire, le groupe vitesse semble lui être capable de produire des niveaux de force supérieurs suite à l'entraînement sur la fenêtre 50-100 ms, mais sans que cela ne soit significatif (Figure 28B).

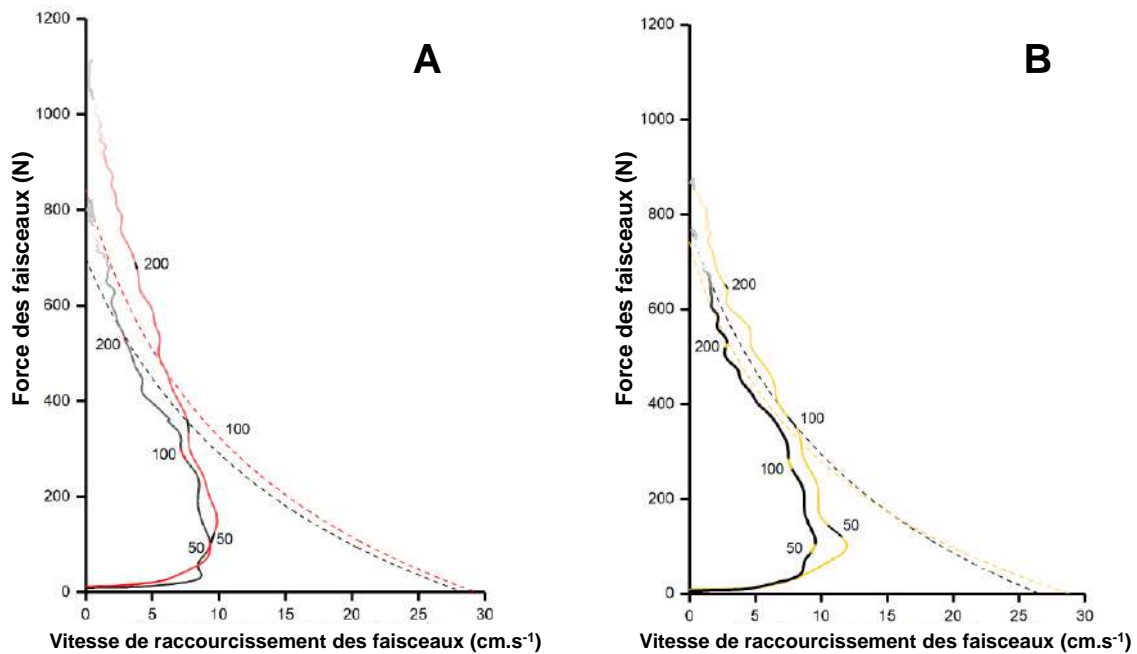


Figure 28 : Force et vitesse de raccourcissement des faisceaux musculaires du *gastrocnemius medialis* lors d'une contraction explosive (traits pleins), en comparaison avec la relation force-vitesse des faisceaux (traits pointillés). A : résultats obtenus pour le groupe force avant entraînement (noir) et après entraînement (rouge). B : résultats obtenus pour le groupe vitesse avant entraînement (noir) et après entraînement (jaune). Les indications 50, 100 et 200 indiquent la force et la vitesse des faisceaux lors du taux de montée en force à 50 ms, 100 ms et 200 ms après le début de la contraction. Figure adaptée de Hager (2019).

Dans l'ensemble, il semble que l'entraînement en force favorise le RFD tardif (*i.e.* 100-200 ms), dont les facteurs de performance sont liés à la force maximale et à la raideur du tendon. En revanche, le groupe vitesse n'a pas réussi à modifier les capacités de production de force explosive. Aucun de ces deux groupes n'a augmenté la vitesse maximale de

raccourcissement des faisceaux. Ce résultat semble plutôt logique car aucune modification de la longueur des faisceaux n'a été observée dans cette étude. Il serait donc intéressant de voir comment un entraînement permettant à la fois d'augmenter la longueur des faisceaux (et donc probablement la vitesse maximale de raccourcissement de ces derniers), la raideur tendineuse, et la force maximale, influence le RFD.

3.2.2. La course à pied

Trois études à notre connaissance se sont focalisées sur les effets de l'entraînement chronique sur les interactions muscle-tendon lors de la course à pied (Albracht et Arampatzis, 2013 ; Bohm *et al.*, 2021 ; Werkhausen *et al.*, 2019). Ces études ont toutes réalisé un entraînement isométrique des fléchisseurs plantaires, durant une période de 10 semaines (3 sessions par semaine – Werkhausen *et al.*, 2019), ou de 14 semaines (3 à 4 sessions par semaine – Albracht et Arampatzis, 2013 ; Bohm *et al.*, 2021). Les SMT analysés étaient le GM (Albracht et Arampatzis, 2013 ; Werkhausen *et al.*, 2019) et le *soleus* (Bohm *et al.*, 2021 ; Werkhausen *et al.*, 2019). La vitesse de course analysée était de 9 km.h⁻¹ pour Bohm *et al.* (2021), entre 8 et 10 km.h⁻¹ pour Werkhausen *et al.* (2019), et de 11 et 12,5 km.h⁻¹ pour Albracht et Arampatzis (2013).

L'entraînement isométrique n'a pas modifié la longueur des faisceaux musculaires (Albracht et Arampatzis, 2013 ; Werkhausen *et al.*, 2019) et a augmenté l'angle de pennation uniquement sur le GM dans l'étude de Werkhausen *et al.* (2019). L'étude de Bohm *et al.* (2021) n'a pas analysé l'architecture musculaire mais n'a démontré aucun changement de la relation force-longueur et de la relation force-vitesse suite à l'entraînement. Cependant, ces études ont montré une augmentation de la raideur tendineuse et du moment de force. La raideur a augmenté de 16% (Albracht et Arampatzis, 2013), de 31% (Bohm *et al.*, 2021) et de 18% (Werkhausen *et al.*, 2019), et le moment de force a augmenté de 7% (Albracht et Arampatzis (2013), de 10% (Bohm *et al.*, 2021), et de 15% (Werkhausen *et al.*, 2019).

Concernant les interactions muscle-tendon lors de la course à pied, aucune des études n'a relevé de différence de cinématique et de comportement du SMT au cours de la phase de contact au sol. Également, le comportement des faisceaux musculaires du GM lors de cette phase n'a pas été modifié (Albracht et Arampatzis, 2013 ; Werkhausen *et al.*, 2019). En revanche pour le *soleus*, l'étude de Bohm *et al.* (2021) a indiqué une diminution du

raccourcissement des faisceaux musculaires (*i.e.* -23%) lors de la seconde phase du temps de contact (*i.e.* phase de raccourcissement du SMT) quand l'étude de Werkhausen *et al.* (2019) n'a relevé aucune différence de comportement (Figure 29A). Les études d'Albracht et Arampatzis (2013), et de Bohm *et al.* (2021), n'ont pas analysé le comportement du tendon lors de la course mais ont mesuré le coût énergétique des participants, relevant une diminution de ce dernier d'environ 4%. Albracht et Arampatzis (2013) ont attribué cette diminution du coût énergétique à un meilleur stockage-restitution d'énergie élastique au niveau du tendon d'Achille, ainsi qu'à une possible redistribution de la contribution des articulations du genou et de la cheville dans la production de puissance. En effet, le *triceps surae* présente une architecture permettant de limiter le coût énergétique (Partie 1.3.1.). Ce phénomène serait amplifié par une amélioration du stockage-restitution d'énergie élastique du tendon d'Achille, induisant une augmentation de la contribution de la cheville dans la production de puissance afin de diminuer le coût énergétique global. Selon Bohm *et al.* (2021), la diminution du coût énergétique observée est liée à une augmentation du stockage-restitution d'énergie élastique dans le tendon, additionnée à une diminution de la vitesse de raccourcissement des faisceaux musculaires lors de la seconde phase du temps de contact. Ces éléments permettraient au muscle de se raccourcir avec un coût énergétique plus faible tout en produisant une puissance articulaire similaire. L'étude de Werkhausen *et al.* (2019) est la seule ayant mesuré directement la longueur du tendon d'Achille tout au long de la tâche de course. Les résultats indiquent une diminution du raccourcissement du tendon lors de la seconde phase du temps de contact (*i.e.* -31% - Figure 29C) qui, couplé avec la raideur plus importante de ce dernier, permettrait une restitution d'énergie élastique similaire aux valeurs d'avant entraînement (Werkhausen *et al.*, 2019), nuanciant ainsi les hypothèses de Albracht et Arampatzis (2013), et de Bohm *et al.* (2021).

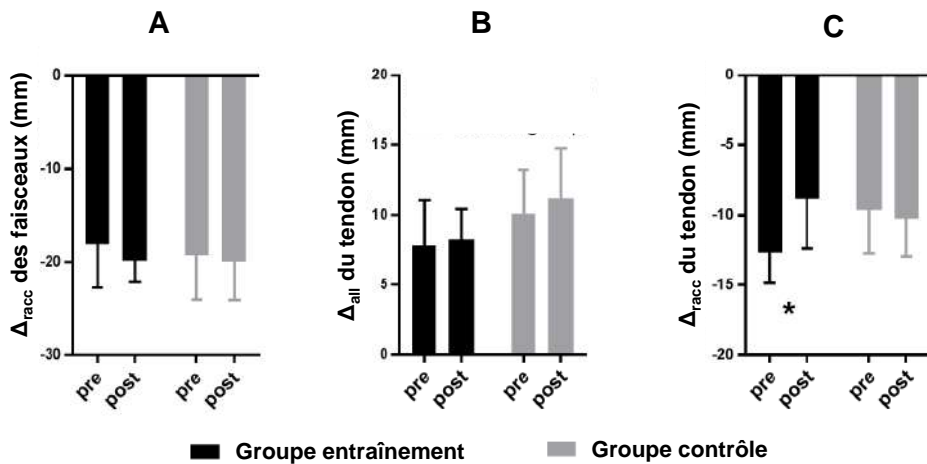


Figure 29 : Deltas de raccourcissement des faisceaux musculaires du gastrocnemius medialis (A), d’allongement du tendon d’Achille (B) et de raccourcissement du tendon d’Achille (C) lors de la course à environ 10 km.h^{-1} , avant (PRE) et après (POST) avoir suivi un entraînement isométrique durant 10 semaines. Les données noires concernent le groupe s’étant entraîné, et les données grises le groupe contrôle. * représente une différence significative entre PRE et POST inférieure à 0,05. Figure adaptée de Werkhausen et al. (2019).

Dans l’ensemble, ces trois études nous révèlent que l’entraînement pourrait modifier les interactions muscle-tendon lors de la course à pied. Ces modifications sont en grande partie liées à une amélioration des capacités de stockage-restitution d’énergie élastique, permises par une augmentation du moment de force et de la raideur du tendon d’Achille. Enfin, ces ajustements des interactions muscle-tendon semblent induire une diminution du coût énergétique, facteur important de la performance sportive (Albracht et Arampatzis, 2013).

3.2.3. Le saut vertical

Trois études, à notre connaissance, se sont focalisées sur les effets de l’entraînement chronique sur les interactions muscle-tendon lors du saut vertical (Hirayama et al., 2017 ; Hoffman et al., 2022 ; Kubo et al., 2021). Ces études ont réalisé un entraînement pliométrique unilatéral avec la jambe tendue de 12 semaines (3 sessions par semaine – Hirayama et al., 2017 ; Kubo et al., 2021), ou un entraînement combiné (*i.e.* pliométrie + haltérophilie) de 10 semaines (3 sessions par semaine – Hoffman et al., 2022). Les SMT étudiés étaient le GM (Hirayama et al.,

2017 ; Kubo *et al.*, 2021) et le VL (Hoffman *et al.*, 2022). Enfin, les tâches analysées étaient différentes entre les études, Hirayama *et al.* (2017) et Kubo *et al.* (2021) s'intéressant une tâche de *hopping* unilatéral avec jambe tendue sur *sledge*, tandis que Hoffman *et al.* (2022) ont évalué un CMJ.

Aucune de ces études n'a mesuré les adaptations architecturales musculaires de repos. Néanmoins, deux études ont évalué les modifications de raideur du tendon d'Achille suite à l'entraînement, révélant une augmentation de cette dernière d'environ 35% (Hirayama *et al.*, 2017) et une absence de changement pour Kubo *et al.* (2021). Kubo *et al.* ont également analysé la dissipation d'énergie du tendon d'Achille lors d'une contraction balistique, et ont montré une diminution de cette dernière après entraînement, indiquant une meilleure capacité de restitution d'énergie élastique. Enfin, seule l'étude de Hirayama *et al.* (2017) a mesuré le moment maximal des fléchisseurs plantaires, révélant une absence de modification suite à l'entraînement.

Dans l'étude d'Hirayama *et al.* (2017), l'analyse de la longueur moyenne des faisceaux musculaires du GM lors du *hopping* n'a révélé aucune différence sur les quatre phases testées (*i.e.* première moitié de la phase excentrique, deuxième moitié de la phase excentrique, première moitié de la phase concentrique, deuxième moitié de la phase concentrique). Néanmoins, les résultats indiquent que le comportement des faisceaux a été modifié lors de ces phases. En effet, avant entraînement, les faisceaux s'allongeaient lors de la phase excentrique, tandis qu'après entraînement, ils se raccourcissent. Ce comportement est également couplé avec une augmentation de l'activité EMG du GM (Figure 30C), et une diminution de celle du *tibialis anterior* (*i.e.* muscle antagoniste) lors de cette phase. Lors de la première moitié de la phase concentrique, la vitesse de raccourcissement des faisceaux a significativement diminué, et celle du tendon a augmenté (Figure 30). Ces éléments indiquent que l'entraînement a permis de modifier le comportement du GM et d'améliorer la performance. En effet, l'augmentation de l'activité EMG dans la phase excentrique a permis au muscle de produire une force supérieure, induisant un raccourcissement plus important des faisceaux. Ce raccourcissement des faisceaux a permis d'étirer les structures tendineuses, permettant ainsi un stockage d'énergie plus important dans ces dernières. Cette énergie est restituée lors de la première moitié de la phase concentrique, et est additionnée avec la plus grande force produite par le muscle du fait de sa diminution de vitesse de raccourcissement. Ainsi, ces éléments permettent d'expliquer partiellement l'augmentation de la performance, la diminution du temps de contact et l'augmentation des forces de réaction observées dans

cette étude. Nous pouvons observer des adaptations similaires dans l'étude de Kubo *et al.* (2021). En effet, les résultats de cette étude indiquent une augmentation du raccourcissement des faisceaux musculaires lors de la phase excentrique du *hopping*, couplée avec une augmentation de la longueur des tissus tendineux. Cependant, en l'absence de modification de l'activité EMG, Kubo *et al.* (2021) émettent l'hypothèse que l'augmentation de la performance observée dans cette étude est liée à l'amélioration du stockage d'énergie élastique permise par le raccourcissement plus important des faisceaux lors de la phase excentrique, et par l'augmentation de la capacité du tendon à restituer l'énergie lors de la phase concentrique, suggérant le même mécanisme qu'Hirayama *et al.* (2017).

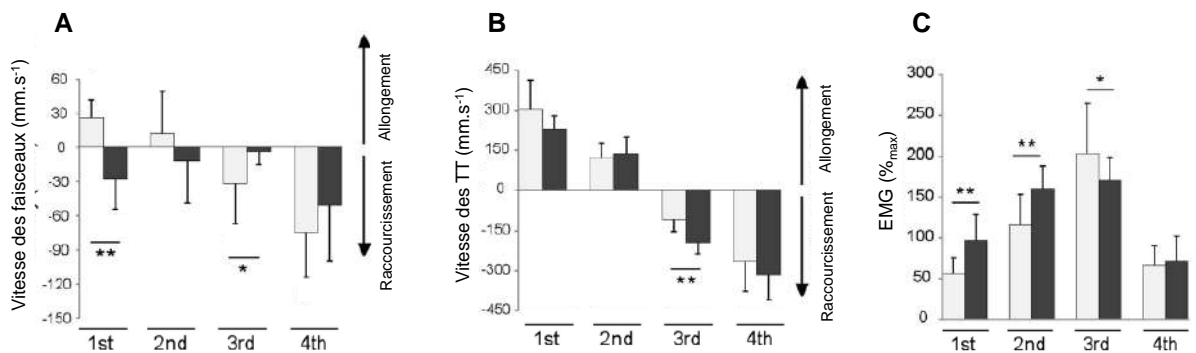


Figure 30 : Vitesses d'allongement et de raccourcissement des faisceaux musculaires du gastrocnemius medialis (A), des structures tendineuses, ou TT (B) et activité électromyographique du gastrocnemius medialis (C) lors des quatre phases du hopping, PRE (gris) et POST (noir) entraînement pliométrique. La première et la seconde phase correspondent à la partie excentrique du saut, et la troisième et la quatrième phase correspondent à la partie concentrique du saut. * et ** représentent une différence significative entre PRE et POST inférieure à 0,05 et à 0,01, respectivement. Figure adaptée de Hirayama *et al.* (2017).

Concernant l'étude de Hoffman *et al.* (2022), l'analyse du comportement des faisceaux du VL lors du CMJ a révélé une absence de changement significatif après entraînement, malgré une tendance de diminution de la vitesse de raccourcissement de ces derniers lors de la phase de propulsion. Néanmoins, un résultat majeur de cette étude est la modification de la cinématique de saut après entraînement (*i.e.* augmentation de l'angle de genou), induisant une augmentation de l'allongement du SMT (quoique non significative) et des structures tendineuses lors de la phase de décharge du saut, et une augmentation du raccourcissement de ces derniers lors de la propulsion associée à une diminution du temps de freinage et une augmentation des forces de réaction lors de cette phase et de la propulsion. Ils émettent alors l'hypothèse que le muscle est davantage activé lors de la phase de freinage, lui permettant de

produire plus de force et de réduire l'allongement des faisceaux musculaires, induisant un plus grand stockage d'énergie dans les structures tendineuses. Enfin lors de la propulsion, l'augmentation de la vitesse de raccourcissement du SMT et des structures tendineuses permet d'augmenter la vitesse de l'articulation du genou, et additionné avec la diminution de la vitesse de raccourcissement des faisceaux musculaires, permet de produire une puissance plus importante.

Dans l'ensemble, ces trois études nous informent que l'entraînement chronique peut modifier les interactions muscle-tendon lors du saut vertical, en changeant le comportement des faisceaux musculaires afin de permettre une augmentation du stockage-restitution d'énergie élastique des structures tendineuses. Nous avons aussi pu voir que ces modifications de comportement des faisceaux pouvaient ou non être accompagnées de changements d'activité EMG du muscle étudié. Ainsi, la modulation des interactions muscle-tendon semble jouer un rôle important dans l'amélioration de la performance lors du saut vertical.

3.2.4. Effet de l'expertise sur les interactions muscle-tendon lors du saut vertical

Comme nous venons de le voir dans les parties précédentes, l'entraînement chronique à moyen ou long terme est susceptible de modifier les propriétés architecturales et mécaniques du muscle et/ou du tendon, induisant potentiellement des ajustements des interactions muscle-tendon. Dans cette partie, nous allons nous intéresser à l'effet à très long terme de l'entraînement et tenter de voir si les adaptations du SMT à ce dernier se retranscrivent dans des interactions muscle-tendon plus optimales. Nous appellerons ici « expert » les personnes suivant un entraînement sur une très longue période et/ou ayant une performance sportive supérieure au reste de la population.

À notre connaissance, une seule étude s'est intéressée aux différences d'interactions muscle-tendon lors d'une tâche plurisegmentaire (Jo et Lee, 2023). Cette étude, se focalisant sur le GM, visait à comparer deux groupes de sauteurs répartis selon leur hauteur de saut maximale en CMJ, les experts sautant en moyenne à 53,3 cm et les non-experts à 45,2 cm. Les résultats indiquent que les experts démarrent le mouvement de flexion plantaire plus tardivement lors de la phase de propulsion. Aussi, la puissance développée à l'articulation de

la hanche est plus importante chez les experts (*i.e.* +6%). Concernant le comportement du SMT, cette étude a montré une diminution du raccourcissement des faisceaux musculaires du GM chez les experts avant la phase de propulsion, et une augmentation du raccourcissement des structures tendineuses lors de la propulsion. Dans l'ensemble, ces résultats nous indiquent que la différence de performance en saut vertical observée ici est liée à une augmentation de la production de force des faisceaux musculaires, opérant à des vitesses plus favorables et sur une période plus longue (flexion plantaire retardée lors de la propulsion) que les non-experts. Cela va permettre aux experts d'étirer le tendon d'Achille, et donc de stocker de l'énergie élastique, sur une période plus longue (*i.e.* le stockage d'énergie dans les structures tendineuses lors du CMJ se fait jusqu'au début de la flexion plantaire – Kurokawa *et al.*, 2003), avant de la restituer très rapidement. Enfin, Jo et Lee (2023) concluent que les experts parviennent mieux à transférer la puissance produite par les muscles proximaux à la cheville, permettant ainsi un gain de puissance sur cette articulation, et une augmentation de la force produite à la fin de la phase de propulsion.

Les résultats de cette étude sont intéressants car ils montrent une différence de comportement du SMT entre des personnes expertes et non expertes. Il serait intéressant de réaliser la même analyse sur un muscle participant davantage à la production de puissance lors du saut vertical (*i.e.* le VL). Également, aucune information ne nous est fournie dans cette étude concernant les propriétés mécaniques du muscle et du tendon des deux groupes, il serait donc intéressant de voir si les experts sautent à des longueurs musculaires plus favorables à la production de force (*i.e.* relation force-longueur), et emmagasinent une plus grande quantité d'énergie dans leur tendon. Enfin, les deux groupes évalués montrent des niveaux de performance très importants en comparaison à une population sportive générale (*i.e.* moyenne de 33,3 cm chez 526 sportifs (Kozinc *et al.* (2022)) et moyenne de 43,7 cm chez 353 sportifs (Centeno-Prada *et al.* (2015))), suggérant que les non experts sont déjà très entraînés.

RÉSUMÉ

L'entraînement chronique induit des adaptations architecturales du muscle et du tendon, ainsi que des changements des propriétés mécaniques du tendon. Dans l'ensemble, la littérature rapporte que le régime de contraction induisant le plus de modifications de la longueur des faisceaux musculaires semble être le régime excentrique. Il apparaît également qu'au-delà du régime de contraction, l'amplitude de travail et la longueur des faisceaux lors de l'entraînement jouent également un rôle très important pour provoquer des adaptations. En effet, plusieurs études ont révélé que l'entraînement à grande longueur musculaire induisait des changements des propriétés architecturales du muscle similaires, voire plus importantes que l'entraînement réalisé sur une amplitude totale. Aussi, l'entraînement à courte longueur musculaire ne semble pas favorable pour les adaptations. Concernant les structures tendineuses, il apparaît que l'entraînement, peu importe le régime de contraction, induit des augmentations de la raideur à court terme, et de la CSA à plus long terme. Nous avons également vu que ces adaptations ne peuvent se faire que lorsque la charge de l'entraînement est élevée, et que la déformation du tendon est importante.

Dans l'ensemble, les modifications des propriétés du muscle et du tendon semblent influencer sur les interactions muscle-tendon. Cependant, la plupart des études évaluent les conséquences de ces interactions (*e.g.* relation moment-angle, hauteur de saut), et au final très peu d'études ont montré une réelle modification des interactions muscle-tendon lors de tâches mono-segmentaires et plurisegmentaires, et leur rôle dans l'amélioration de la performance. Concernant ce dernier point, il semble que l'augmentation de la raideur, associée à l'augmentation du moment de force suite à l'entraînement permette une meilleure capacité de stockage-restitution d'énergie élastique lors de la tâche, améliorant la performance en saut ou permettant de diminuer le coût énergétique lors de la course. Cependant, aucune étude n'a pour le moment analysé l'effet de l'augmentation de la longueur des faisceaux musculaires sur leur comportement et leur capacité de production de force lors de tâches mono-segmentaires et plurisegmentaires.

Certains individus, appelés « experts », sont plus performants en saut vertical que le reste de la population. Cette différence de performance pourrait peut-être s'expliquer par des différences d'interactions muscle-tendon, optimisées chez les experts. La seule étude ayant analysé cela montre en effet une différence de comportement des faisceaux musculaires du GM au cours de la phase de freinage du CMJ, permettant un plus grand stockage d'énergie

dans le tendon d'Achille. Cependant, la population analysée dans cette étude ne nous permet pas de distinguer réellement les différences de comportement entre experts et non-experts, les deux groupes testés étant tous les deux de haut niveau. Également, peu d'informations nous sont fournies concernant les propriétés mécaniques du muscle et du tendon, et leur lien avec la performance en saut vertical. Enfin, le groupe musculaire testé n'est pas représentatif du groupe musculaire principalement responsable de la puissance lors du saut (*i.e.* quadriceps *femoris*). Il semble donc intéressant de pousser l'analyse réalisée dans cette étude afin de mieux comprendre les facteurs de performance en saut vertical.

Objectifs et hypothèses

Au cours de cette revue de littérature, nous avons pu voir que les interactions muscle-tendon jouent un rôle majeur dans la réalisation de mouvements sportifs et de la vie de tous les jours. Elles permettent de réaliser des tâches en consommant peu d'énergie métabolique et amplifient la production de puissance articulaire, permettant de maximiser la performance (parties 2.3. et 2.4.). Les interactions muscle-tendon sont intimement liées aux propriétés mécaniques du muscle et du tendon, et nous avons pu montrer que ces dernières étaient liées à la performance sportive (parties 1.1. et 1.2.). Dans cette revue, nous avons également appris que l'entraînement contre résistance permettait de modifier la capacité de production de force des muscles et d'augmenter la raideur tendineuse. Toutefois, les effets de l'entraînement sur les interactions muscle-tendon restent mal connus. À notre connaissance, sept études ont démontré que ces adaptations à l'entraînement induisaient des ajustements des interactions muscle-tendon lors de contractions explosives mono-segmentaire, de la course à pied, ou du saut vertical (partie 3.2.). Cependant, ce petit nombre d'études se sont focalisées sur l'entraînement isométrique ou pliométrique, et aucune étude ne s'est intéressée aux modifications des interactions muscle-tendon suite à l'entraînement excentrique, pourtant couramment réalisé dans le milieu de la préparation physique. Cette modalité d'entraînement est intéressante car, en plus des adaptations précédemment citées, nous avons pu voir qu'elle était susceptible d'induire une augmentation de la longueur des faisceaux musculaires lorsque l'entraînement était réalisé à grande longueur du SMT (partie 3.1.). Cette modification d'architecture musculaire pourrait être susceptible d'induire des changements du comportement des faisceaux lors de la contraction, et donc des modifications d'interactions muscle-tendon.

Ainsi, **l'objectif de l'Étude 1 était d'analyser l'effet d'un protocole d'entraînement excentrique à grande ou à courte longueur du SMT sur le comportement des faisceaux musculaire du GM lors de différentes tâches représentant un large spectre d'interactions muscle-tendon.** Nous avons émis l'hypothèse que seul l'entraînement à grande longueur modifierait la longueur des faisceaux musculaires, et que ce changement de longueur, couplée avec l'augmentation de force et de raideur classiquement observée dans la littérature, induirait des ajustements des interactions muscle-tendon. Afin de tester notre hypothèse, nous avons mesuré le comportement des faisceaux musculaires du GM lors de contractions explosives, de la course à pied, du *hopping*, et du CMJ. Nous avons également pour objectif de déterminer les relations moment de force-angle et moment de force-longueur des faisceaux suite à l'entraînement, afin de déterminer si l'augmentation de

longueur des faisceaux s'accompagne d'un décalage de l'angle optimal, et d'une modification de la longueur optimale, comme classiquement inféré dans la littérature (partie 3.2.1.).

Les résultats de cette dernière étude nous ont amené à penser que la méthode généralement utilisée pour déterminer les relations moment-angle et moment-longueur via des contractions isométriques (partie 2.2.1.) n'était peut-être pas la plus appropriée pour évaluer les longueurs opératoires des faisceaux musculaires au cours de tâches dynamiques. En effet, il a déjà été observé un décalage de la relation moment-angle avec l'augmentation de la vitesse angulaire (Kawakami *et al.*, 2002), mais nous ne savons pas cependant si cela est associé à un décalage concomitant de la longueur optimale. Si tel est le cas, cela signifierait que l'interprétation des longueurs opératoires des faisceaux au regard de la relation moment-longueur isométrique, comme réalisé dans de précédentes études, pourrait ne pas être optimal afin d'estimer les capacités de production de force des faisceaux en condition dynamique. Parallèlement, nous avons vu qu'il n'existe pas de consensus concernant les modalités d'évaluation de la production de force en isocinétique, certaines études préconisant la réalisation d'une pré-activation afin d'être plus performant (partie 2.2.2.). Ainsi, **l'Étude 2 avait deux objectifs : i) analyser l'effet de la vitesse articulaire du genou sur les relations moment-angle et moment-longueur des faisceaux musculaires du VL, et ii) déterminer si la pré-activation influençait la capacité de production de force concentrique, et si cela était lié à une modification de la relation moment-longueur.** Nous avons émis l'hypothèse que le décalage de l'angle optimal vers des angles davantage en extension avec l'augmentation de la vitesse articulaire ne serait pas accompagné par une modification de la longueur optimale, du fait des interactions muscle-tendon. Nous avons également suggéré que la pré-activation permettrait d'augmenter la production de force, en lien avec une meilleure activation associée à un ajustement du comportement des faisceaux dû à leur raccourcissement initial induit par la pré-activation. Afin de tester ces hypothèses, nous avons mesuré le comportement des faisceaux du VL lors de contractions isocinétiques à différentes vitesses ainsi que lors de contractions isoinertielles à grande vitesse, puis nous avons modélisé les relations moment-angle et moment-longueur. Concernant notre deuxième objectif, nous avons choisi de tester deux types de pré-activation, une contraction maximale isométrique, généralement recommandée par les études réalisant de la pré-activation, et une contraction maximale excentrique, se référant au cycle étirement-détente, proche de celui mobilisé lors de sauts avec contre mouvement.

Nous avons pu voir au cours de la revue de littérature que les facteurs de performance lors du saut vertical, et en particulier ceux en lien avec les différences de détente entre le SJ et le CMJ, ne sont pas encore totalement connus. Il existerait deux facteurs principaux permettant d'expliquer la différence de performance entre ces deux sauts : la pré-activation, jouant un rôle important sur les muscles proximaux du membre inférieur, et le cycle étirement-détente, apparaissant davantage sur les muscles distaux (partie 2.4.3.). Selon la littérature, ces deux éléments permettraient d'expliquer en grande partie l'augmentation de la hauteur de saut en CMJ par rapport au SJ. Pourtant, il apparaît qu'une grande variabilité inter-individuelle soit présente sur la différence de performance entre ces deux sauts (Kozinc *et al.*, 2022), sans que cette variabilité soit bien comprise (partie 2.4.3.). Nous avons vu également lors de cette revue de littérature que l'entraînement induisait une modification des interactions muscle-tendon, en lien avec des changements de propriétés mécaniques et d'architecture du muscle et du tendon (partie 3.1.). Aussi, il semble que les individus entraînés, dits « experts », optimisent les interactions muscle-tendon du GM lors du CMJ, leur permettant d'améliorer leur performance (partie 3.2.4.). Néanmoins, ces premiers résultats nécessitent d'être approfondis afin de déterminer l'effet de l'expertise et les facteurs de performance lors du saut vertical. Ainsi, **l'objectif de l'Étude 3 était de mieux comprendre les facteurs influençant la performance lors du CMJ et du SJ.** Pour cela, nous avons évalué l'activation musculaire et les interactions muscle-tendon du VL et du GM chez des individus « experts » et « non experts », et nous avons tenté d'associer ces résultats aux différences inter-individuelles de performance entre le CMJ et le SJ. Nous avons émis l'hypothèse que l'augmentation de la performance en CMJ était grandement liée à une augmentation de la pré-activation du *quadriceps femoris*, ainsi qu'à une optimisation des interactions muscle-tendon du VL et du GM.

Dans l'ensemble, ce travail vise à mieux comprendre les liens entre l'architecture, les propriétés mécaniques du muscle et du tendon, les interactions muscle-tendon, et la performance. Notre objectif ultime était de comprendre comment il serait possible d'optimiser les interactions muscle-tendon afin d'améliorer la performance, permettant ainsi d'apporter des préconisations pour l'entraînement.

Méthodologie générale

1. Caractéristiques des participants

Pour ce travail de thèse, nous avons recueilli les données de 33 participants lors de l'Étude 1, et de 21 participants lors des Étude 2 et 3, dont les caractéristiques sont présentées dans le Tableau 3. En raison d'abandon (n=3) ou de blessure (n=2) au cours de l'entraînement de l'Étude 1, nous avons analysé les données de 27 participants. Pour l'Étude 3, nous n'avons pour le moment analysé les données que de 14 participants. L'ensemble des participants testés était des étudiants de l'UFR STAPS de Nantes, actifs physiquement, et ne présentant aucune lésion du membre inférieur au cours de l'année précédant les mesures. Ils ont tous accepté de participer volontairement à ces études. Lors de l'Étude 1, les participants ont également rempli un questionnaire (IPAQ) afin de déterminer leur niveau d'activité physique. Ce questionnaire révéla un niveau d'activité physique élevé avec en moyenne $12,5 \pm 7,3$ heures d'activité physique par semaine. L'ensemble des études présentées dans le cadre de cette thèse a été approuvé par le comité d'éthique de l'Université de Nantes (CERNI #06122023 et CEDIS #22042024-1).

Tableau 3 : Caractéristiques des participants des différentes études présentées dans ce manuscrit. Les données présentées sont des moyennes \pm écart-type.

	Étude 1	Étude 2	Étude 3
Nombre	33 (27 pour analyse)	21	21 (14 pour analyse)
Sexe	9 Femmes et 18 Hommes	7 Femmes et 14 Hommes	Hommes
Age (années)	$19,8 \pm 1,5$	$20,9 \pm 2,3$	$20,6 \pm 2,1$
Masse (kg)	$65,5 \pm 10,8$	$68,8 \pm 13,4$	$75,9 \pm 9,2$
Taille (cm)	$173,2 \pm 11,2$	$177,0 \pm 11,1$	$183,5 \pm 6,2$

2. Outils de mesure

2.1. Ergomètre isocinétique

Un ergomètre isocinétique (Con-Trex MJ, CMV AG, Dubendorf, Switzerland) a été utilisé dans l'ensemble des études de cette thèse, afin de mesurer le moment de force produit par les fléchisseurs plantaires (Étude 1 et Étude 3), et par les extenseurs de genou (Étude 2 et Étude 3).

Pour les évaluations de la cheville dans les Étude 1 et 3, les participants étaient assis sur l'ergomètre avec un angle de hanche de 50° , et le genou droit étendu de manière à ce que le tibia soit parallèle au sol. L'axe de rotation du moteur de l'ergomètre était aligné avec l'axe

de rotation de la cheville, défini par la malléole latérale. Les participants étaient attachés à la chaise de l'ergomètre au niveau du tronc et sur la cuisse à l'aide de ceintures et de sangles. De même, le pied droit des participants était fixé à la pédale de l'ergomètre afin de limiter au maximum le décolllement du talon au cours des contractions (Figure 31A). Dans l'Étude 1, les réglages de l'ergomètre ont été notés afin de reproduire les mêmes conditions de mesure entre les tests PRE et POST entraînement.

Pour les évaluations du genou dans les Étude 2 et 3, les participants étaient assis sur l'ergomètre avec un angle de hanche de 80°. L'axe de rotation du moteur de l'ergomètre était aligné avec l'axe de rotation du genou, défini par le condyle fémoral latéral. Les participants étaient attachés à la chaise de l'ergomètre au niveau du tronc et de la cuisse à l'aide de ceintures et de sangles. Également, la jambe était fixée au bras de l'ergomètre (Figure 31B).

Dans l'ensemble des études, seule la jambe droite fut évaluée, la jambe gauche restant au repos, le genou fléchi à environ 90°. Les données de moment de force et d'angle articulaire récoltées par l'ergomètre étaient directement transmises à un convertisseur analogique vers digital (LockLab, Vicon Motion System Ltf, Oxford, UK) à une fréquence de 5000 Hz (partie 2.6.).

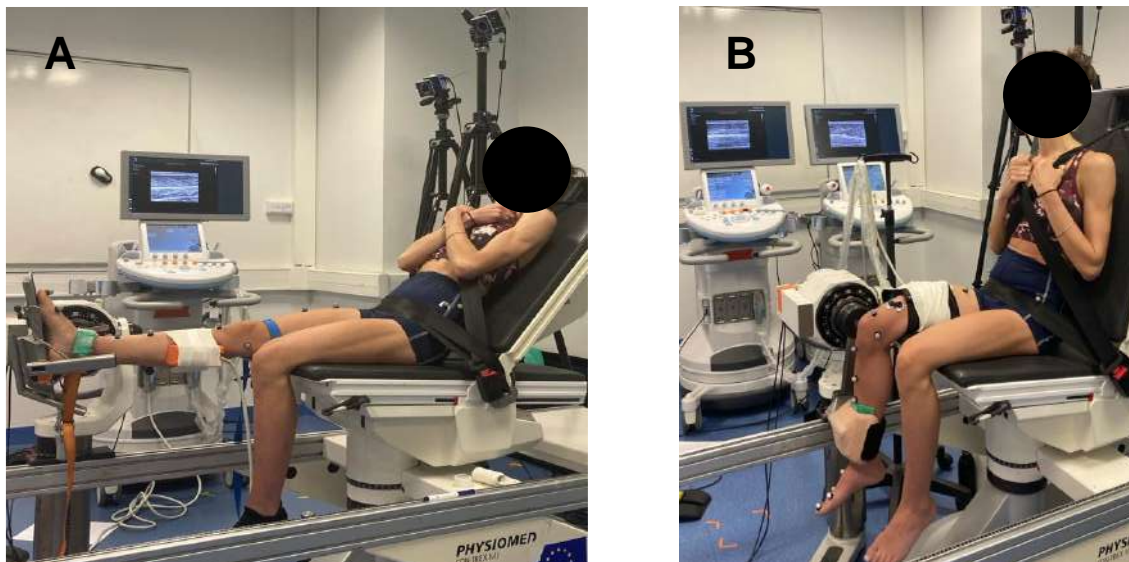


Figure 31 : Représentation des positionnements des participants lors de l'évaluation des fléchisseurs plantaires (A), et des extenseurs de genou (B).

2.2. Échographie

L'utilisation de l'échographie est au centre de ce travail de thèse. En effet, le comportement des faisceaux musculaires était mesuré à l'aide de l'échographie ultrarapide (SuperSonic Imagine, v12, Aix-en-Provence, France) dans toutes les études présentées dans ce manuscrit. De plus, le déplacement de la jonction myotendineuse était mesuré dans l'Étude 1 et dans l'Étude 3 à l'aide de l'échographe Telemed (ArtUS, Telemed, Vilnius, Lithuania).

2.2.1. Échographie ultrarapide

L'analyse du comportement des faisceaux musculaires du GM dans l'Étude 1 et dans l'Étude 3 était réalisée à l'aide d'une sonde (15-4 MHz, 55mm, Vermon, Tours, France) placée sur le muscle, au tiers proximal de la jambe (*i.e.* distance entre la malléole médiale et le condyle fémoral médial). Lors de ces études, la sonde échographique utilisée était customisée. Le transducteur était plat de façon à ne pas gêner les participants lors de la course ou du saut (*i.e.* contact avec l'autre jambe), et le câble de connexion entre le transducteur et l'appareil était de six mètres afin de ne pas obstruer le champ de vision des caméras à capture de mouvement avec les échographes. Lors des Études 2 et 3, le comportement du VL était étudié à l'aide de deux sondes (15-4 MHz, 55mm, Vermon, Tours, France) placées en série à l'aide d'un porte sonde imprimé en 3D, et permettant d'observer les faisceaux musculaires dans leur entièreté. Ce système bi-sonde permet de diminuer l'erreur d'estimation de la longueur des faisceaux musculaires dû à l'extrapolation (Brennan *et al.*, 2017). Les sondes étaient placées sur le ventre musculaire, à environ 50% de la longueur de la cuisse (*i.e.* distance entre le grand trochanter et le condyle fémoral latéral). Dans l'ensemble des études, les sondes étaient placées selon les recommandations de Bolterlee *et al.* (2015 ; 2016) et de Van Hooren *et al.* (2020), afin d'éviter l'apparition de veines ou le changement de plan au cours de la contraction. Les sondes étaient placées lorsque le participant était en place sur l'ergomètre, au repos. Du gel était déposé sur le ventre musculaire mesuré afin de favoriser la propagation des ondes ultrasonores. Le placement de la sonde était ajusté afin de trouver le meilleur plan permettant de visualiser les faisceaux musculaires. Nous demandions ensuite au participant de réaliser une contraction musculaire afin de voir si les faisceaux étaient toujours visibles en condition active. La sonde était ensuite placée dans un support en polystyrène fabriqué par moi-même, et était fixée à la peau des participants à l'aide de scotch double-face. Pour

assurer une fixation parfaite lors des contractions, l'ensemble sonde-jambe était enroulé à l'aide de straps. Afin de ne pas comprimer le muscle, ce qui modifierait le comportement des faisceaux musculaires au cours de la contraction (Wakeling *et al.*, 2013), les straps étaient appliqués tout en essayant de ne pas altérer l'image échographique au repos. Enfin, l'image échographique était vérifiée une dernière fois à la fin de l'échauffement des participants, lors d'une contraction maximale volontaire.

Une méthodologie spéciale était utilisée lors de l'Étude 1, afin de placer la sonde échographique au même endroit sur le muscle entre les sessions PRE et POST entraînement. La distance du bord proximal de la sonde avec le condyle fémoral médial, ainsi que la distance entre le bord distal de la sonde avec la malléole médiale étaient mesurées. Également, une image échographique de repos lors de la session expérimentale PRE entraînement était conservée et utilisée afin de retrouver au mieux le placement de la sonde lors de la session POST entraînement.

Dans l'ensemble des études, les images échographiques étaient enregistrées à l'aide de séquences ultrarapides, permettant d'aller à des fréquences d'échantillonnage beaucoup plus importantes que le B-mode classique (Cronin et Lichtwark, 2013). Ce mode spécifique des échographes nous permet d'enregistrer 1000 images, à des fréquences allant de 100 Hz à 5000 Hz. Dans le cadre de ce travail, les données échographiques étaient recueillies à 100 Hz, 500 Hz et 1000 Hz, nous permettant d'enregistrer 10 secondes, 2 secondes, et 1 seconde du comportement des faisceaux musculaires, respectivement. Généralement, la fréquence de 100 Hz était utilisée pour mesurer des mouvements lents (*e.g.* cycle passif, contraction isocinétique à $50^{\circ}.s^{-1}$), la fréquence de 1000 Hz était utilisée pour les mouvements très rapides (*e.g.* contractions isoinertielles) ou nécessitant une grande précision du comportement des faisceaux (*i.e.* contractions explosives). La fréquence de 500 Hz était la plus utilisée, permettant de mesurer le comportement des faisceaux lors de contractions isométriques, lors de la course, ou lors du saut vertical. Lors des expérimentations, les enregistrements du comportement des faisceaux étaient déclenchés à l'aide d'une pédale branchée en trig-in sur l'échographe (partie 2.6.).

Dans l'Étude 3, nous avons également mesuré la surface de section transversale (CSA) du tendon d'Achille. Pour cela, nous avons placé une sonde (15-4 MHz, 55 mm, Vermon, Tours, France) dans le plan transversal à la moitié et au quart distal de la longueur du tendon, nous

permettant de mesurer la CSA du tendon des *gastrocnemii*, et la CSA du « free tendon ». Afin d'augmenter le champ de vision de l'échographe, nous avons placé un gel pad sur la sonde.

2.2.2. *Telemed*

Lors de l'Étude 1 et de l'Étude 3, nous avons mesuré le déplacement de la MTJ lors de contractions en rampe (Maganaris et Paul, 2002), à l'aide d'une sonde Telemed (8 MHz, LV8-5N60A-2, 60 mm, ArtUS, Telemed, Vilnius, Lithuania). La sonde était placée sur la partie distale du GM ou du VL de manière à observer la jonction myotendineuse. De la même manière que pour les faisceaux musculaires, la sonde était d'abord placée au repos, lorsque le sujet était en position sur l'ergomètre, et de manière à observer le déplacement total de la MTJ lors de la contraction. Le placement de la sonde était ajusté afin de trouver le meilleur plan permettant de voir la MTJ, puis une contraction musculaire était demandée aux participants afin d'observer si l'image restait de bonne qualité en condition active. La sonde était ensuite placée dans un support en polystyrène, puis fixé à la peau à l'aide de scotch double-face. Le support de sonde comprenait également un rigid-body fait de 4 marqueurs rétro réfléchissants, nous permettant de détecter les déplacements de la sonde dans l'espace au cours de la contraction (Seynnes *et al.*, 2015). Pour finir, la sonde était attachée à la jambe à l'aide de straps.

L'échographe Telemed permet d'enregistrer des vidéos à des fréquences d'échantillonnage différentes, mais la qualité de l'image se détériore avec l'augmentation de la fréquence, nécessitant le besoin de trouver un compromis entre qualité d'image et fréquence d'échantillonnage élevée. Dans l'Étude 1, la fréquence était fixée à 137 Hz, et nous avons pu augmenter cette fréquence à 150 Hz dans l'Étude 3 sans modifier la qualité d'image. Cette fois ci, le nombre d'images enregistrées n'était pas limité, et lors des expérimentations, les enregistrements de déplacement de la MTJ étaient synchronisés avec l'aide du LockLab (partie 2.6.).

2.3. *Système optoélectronique*

La position du bassin et de la jambe droite des participants était mesurée en trois dimensions lors de toutes les études de cette thèse, sur toutes les conditions expérimentales,

à l'aide d'un système optoélectronique (Vicon Motion System, UK). 8 puis 12 caméras ont été utilisées lors de l'Étude 1, puis 2 caméras supplémentaires nous ont permis d'avoir 14 caméras lors des Études 2 et 3. Ces caméras permettaient d'enregistrer la position dans les trois dimensions de 26 marqueurs placés sur le bassin et la jambe droite des participants (Figure 32). Les marqueurs, d'un diamètre de 14 millimètres, étaient placés sur des points anatomiques du corps et sur des points techniques afin de créer des *clusters* de marqueurs. Ainsi, 8 marqueurs créaient le segment bassin (*i.e.* 2 sur les épines iliaques antéro-supérieures, 2 sur les épines iliaques postéro-supérieures, 4 sur les crêtes iliaques), 6 marqueurs constituaient le segment cuisse (*i.e.* condyles fémoraux médial et latéral, 4 sur la cuisse), 7 marqueurs composaient le segment jambe (*i.e.* tubérosité tibiale antérieure, malléole médiale et latérale, 4 sur la jambe), et enfin 5 marqueurs formaient le segment pied (*i.e.* 1^{er} métatarse, 5^e métatarse, hallux, point latéral du calcaneum, cuboïde). Les marqueurs étaient fixés sur la peau des participants à l'aide de scotch double-face, puis sécurisés à l'aide de scotch. Les données de position de ces marqueurs étaient enregistrées à 200 Hz, et synchronisées au reste des mesures à l'aide du LockLab (partie 2.6.).

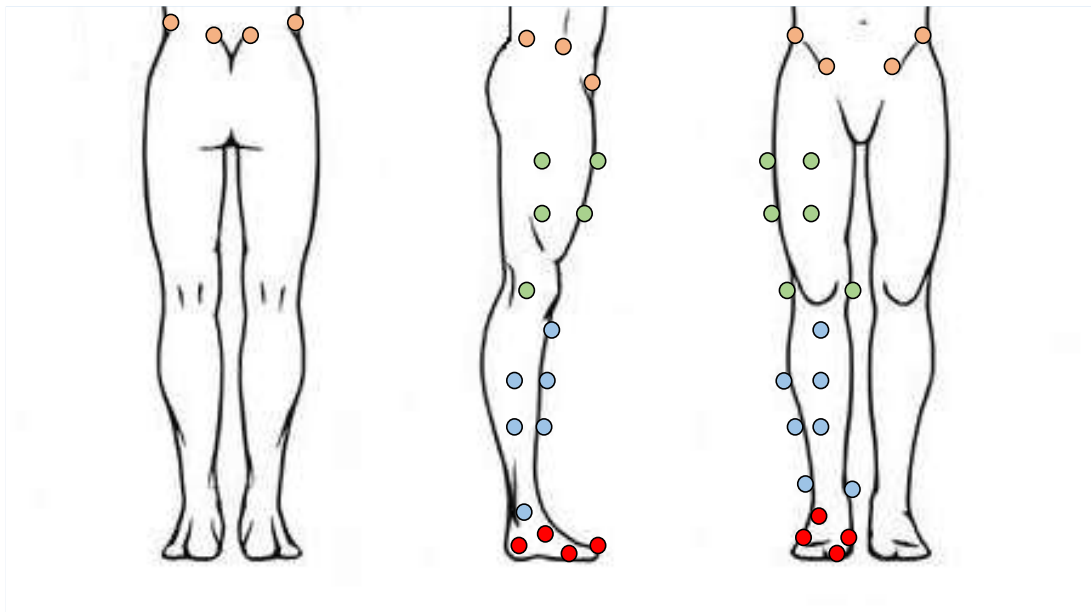


Figure 32 : Placement des marqueurs rétro réfléchissants sur le bassin (orange), la cuisse (vert), la jambe (bleu) et le pied (rouge) lors des expérimentations.

2.4. Électromyographie de surface

L'activité EMG du VL, du *vastus medialis* et du *rectus femoris* fut enregistrée lors de l'Étude 2 à l'aide d'électrodes de surface (PicoEMG, Cometa, Bareggio, Italy). Lors de l'Étude 3,

ces mêmes muscles furent étudiés, mais également le GM, le *gastrocnemius lateralis*, et le *soleus*. La peau était rasée et nettoyée, puis les électrodes étaient placées sur le ventre musculaire de chaque muscle, selon les recommandations SENIAM (<http://www.seniam.org>), et après palpation des muscles en contraction. Seules les électrodes du VL et du GM ne correspondaient pas tout à fait aux recommandations, les sondes échographiques étant sur le ventre musculaire. Néanmoins, ces électrodes étaient placées au plus près des sondes échographiques, limitant le *cross-talk*. Les signaux EMG étaient enregistrés à une fréquence de 2000 Hz, et synchronisés à l'aide du LockLab (partie 2.6.).

2.5. Plateforme de force

Une plateforme mesurant la production de force dans les trois dimensions (Sensix, Poitiers, France) fut utilisée lors des Études 1 et 3. La fréquence d'échantillonnage était fixée à 1000 Hz et les données enregistrées étaient synchronisées avec le LockLab (partie 2.6.). Aussi, une plateforme en bois entourant la plateforme était placée afin de sécuriser l'atterrissage des participants lors des sauts, et ainsi leur permettre de produire une performance maximale.

2.6. Synchronisation des outils

L'ensemble des outils était synchronisé à l'aide du LockLab (LockLab, Vicon Motion System Ltf, Oxford, UK), permettant de convertir les signaux analogiques en signaux digitaux (Figure 33). Les signaux de moment de force et d'angle de l'ergomètre étaient envoyés directement sur le LockLab, et la position des marqueurs rétro réfléchissants était enregistrée sur cet outil également. Le logiciel d'enregistrement des signaux EMG était synchronisé avec le LockLab, de façon à ce que le départ et la fin de l'enregistrement de l'EMG soient identiques au départ et à la fin de l'enregistrement du LockLab. Concernant l'échographie, le Teleméd était directement connecté au LockLab, envoyant des signaux sous forme de Dirac à chaque image enregistrée. En revanche, les échographes ultrarapides n'étaient pas synchronisés de la même manière. Une pédale permettait d'envoyer à la fois un signal aux échographes et au LockLab. Ainsi, l'arrivée du signal sur les échographes démarraient leur enregistrement, et l'arrivée du signal sur le LockLab produisait un Dirac, permettant ainsi de savoir à quel

moment les échographes démarraient leur acquisition de données. De la même manière, la plateforme de force était synchronisée avec l'aide de la même pédale, démarrant son enregistrement de données.

L'ensemble des données était ensuite rééchantillonné à la fréquence du LockLab (i.e. 5000 Hz), et coupé au départ de l'échographie, permettant de synchroniser l'ensemble.

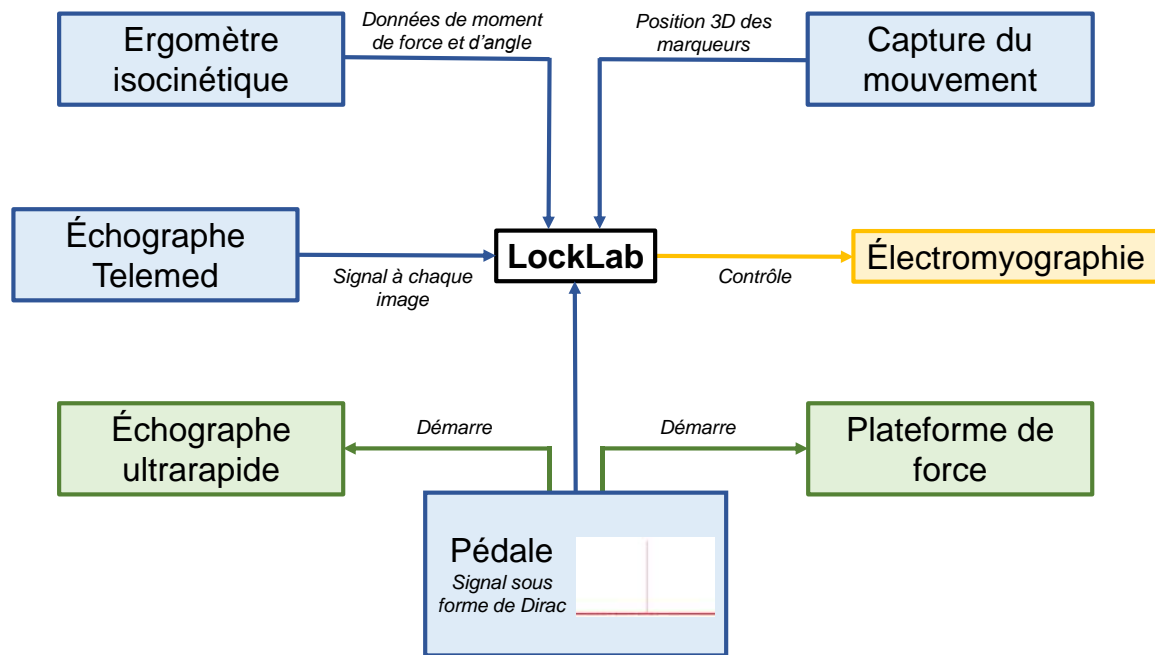


Figure 33 : Représentation schématique de la synchronisation des données récoltées au cours de ce travail de thèse. L'ensemble des données est synchronisé à l'aide du LockLab, au centre. En bleu, sont représentés les outils envoyant directement des signaux au LockLab (i.e. ergomètre isocinétique, capture du mouvement, Telemed et la pédale). En vert, sont représentés les outils n'étant pas directement connectés au LockLab, mais démarrés par la pédale (i.e. échographes ultrarapides et plateforme de force). En jaune, est représenté l'outil dont le départ et l'arrêt de l'enregistrement est contrôlé par le LockLab (i.e. électromyographie).

3. Traitement des données

3.1. Échographie

3.1.1. Longueur des faisceaux musculaires

Les images échographiques récoltées lors des différentes expérimentations furent traitées à l'aide du logiciel de traitement du signal Matlab (The MathWorks, Natick, MA, USA).

La première étape du traitement est de reconstruire les images échographiques exportées du mode recherche afin de pouvoir les analyser par la suite. Pour les Études 2 et 3, nous avons utilisé un algorithme permettant de combiner les images échographiques des deux sondes. L'espace entre les cristaux piézo-électriques des deux sondes (*i.e.* 16 mm) était représenté par une zone de pixels noirs (Figure 34). La suite du traitement consiste à analyser la longueur et l'orientation des faisceaux musculaires au cours de l'acquisition.

Depuis une dizaine d'années, le développement d'algorithmes semi-automatiques (Farris et Lichtwark, 2016 ; Marzigler *et al.*, 2017 ; Van der Zee *et al.*, 2025) ou automatiques (Cronin, 2011 ; Drazan *et al.*, 2019 ; Gillet *et al.*, 2013 ; Seynnes et Cronin, 2020 ; Van der Zee et Kuo, 2022 ; Zhou et Zheng, 2015) permet de simplifier le traitement des images échographiques, auparavant réalisé manuellement (Cronin et Lichtwark, 2013). Le principe de fonctionnement de ces algorithmes repose sur la détection des aponévroses superficielle et profonde, et d'un ou plusieurs faisceaux musculaires entre ces dernières (Figure 34). Nous avons testé, au début de cette thèse, trois algorithmes de traitement de données échographiques en libre accès, les plus couramment utilisés ou qui semblaient les plus prometteurs : l'UltraTrack (Farris et Lichtwark, 2016), le Simple Muscle Architecture analysis (SMA - Seynnes et Cronin, 2020), et le TimTrack (Van der Zee et Kuo, 2022).

UltraTrack est un algorithme semi-automatique développé sur Matlab, et basé sur le traitement d'une image échographique à partir de la précédente. La principale limite de l'utilisation de cet algorithme est l'effet de dérive, qui peut entraîner des erreurs importantes de détermination de longueur de faisceaux musculaires. Il est possible de contrer cette dérive en corrigeant l'orientation des faisceaux au cours de l'acquisition, mais cette solution prend du temps. Une seconde solution est d'augmenter la fréquence d'acquisition des échographes afin d'avoir peu de changements du comportement des faisceaux d'une image à l'autre, et ainsi diminuer le risque de dérive.

Le SMA est un algorithme automatique utilisant le logiciel ImageJ, détectant les aponévroses et un faisceau musculaire sur chaque image échographique, indépendamment de la précédente. Le TimTrack est également un logiciel automatique disponible sur Matlab, détectant les aponévroses et l'orientation moyenne de l'ensemble des faisceaux dans une région d'intérêt, sur chaque image indépendamment de la précédente. Ces deux algorithmes ont ainsi l'avantage de ne pas avoir de phénomène de dérive comme sur l'UltraTrack, mais nécessitent un filtrage important des données post-traitement, dû à l'irrégularité de

l'estimation de la longueur des faisceaux. Aussi, il n'est pas possible de corriger l'orientation des faisceaux dans ces deux algorithmes. Également, dans le cadre de l'utilisation du système bi-sonde dans les Études 2 et 3, la détection des faisceaux musculaires avec ces deux algorithmes n'est pas du tout optimisée, en lien avec la zone noire présente entre les deux images échographiques (Figure 34).

Nous avons donc décidé d'utiliser l'algorithme UltraTrack pour l'ensemble des études de cette thèse, en corrigeant l'orientation des faisceaux lorsque cela était nécessaire. Il est intéressant de noter qu'au cours de cette thèse, un nouvel algorithme semi-automatique hybride, appelé UltraTimTrack (Van der Zee *et al.*, 2025) fut publié. Cet algorithme combine l'UltraTrack et TimTrack, permettant d'analyser l'orientation des faisceaux automatiquement et indépendamment de l'image précédente, tout en permettant une correction manuelle si nécessaire.

La longueur des faisceaux musculaires était calculée par trigonométrie, comme la distance entre les deux points de croisement entre le tracé du faisceau et les aponévroses superficielles et profondes (Cronin et Lichtwark, 2013). Lorsque cela était nécessaire, une extrapolation des faisceaux permettait d'estimer la longueur réelle des faisceaux (Franchi *et al.*, 2018). Dans le cas de l'analyse du VL, nous avons fait le choix de tracer l'aponévrose superficielle principalement sur l'image de droite, et de tracer l'aponévrose profonde principalement sur l'image de gauche. Le faisceau était quant à lui tracé uniquement sur l'image de gauche. Ce choix fut motivé par la difficulté de déterminer le prolongement exact du faisceau tracé sur l'image de droite, dû à l'espace entre les deux sondes (Werkhausen *et al.*, 2022). Nous avons donc décidé d'extrapoler le faisceau, tout en traçant l'orientation de l'aponévrose superficielle sur l'image de droite, afin de diminuer le risque d'erreur (Figure 34). Pour finir, l'angle de pennation était lui calculé comme étant l'angle entre l'aponévrose profonde et le faisceau musculaire.

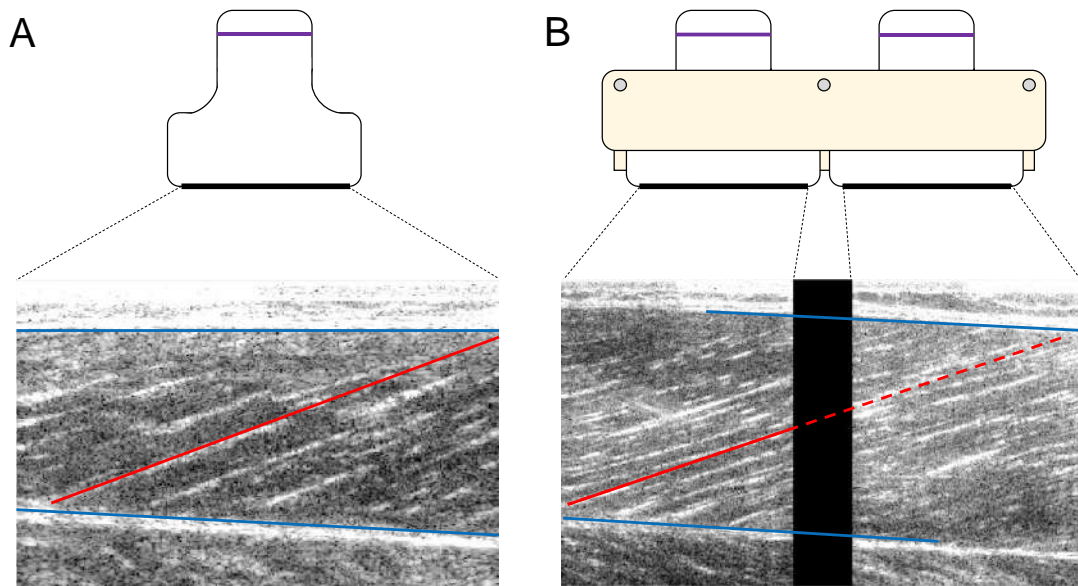


Figure 34 : Exemples d'images échographiques obtenues en mono-sonde sur le gastrocnemius medialis (A) et en bi-sonde sur le vastus lateralis (B). Sur les deux images, les aponévroses superficielle et profonde sont représentées en bleu et le faisceau musculaire est représenté en rouge. En bi-sonde, l'aponévrose superficielle fut tracée sur l'image de droite, et l'aponévrose profonde ainsi que le faisceau ont été tracés sur l'image de gauche. La ligne rouge pointillée représente l'extrapolation du faisceau.

Les données de longueur de faisceaux et d'angle de pennation obtenues suite au traitement ont ensuite été filtrées à l'aide d'un filtre passe-bas Butterworth de second ordre ne créant pas de décalage temporel (*dual pass*), et dont la fréquence de coupure était adaptée à la vitesse de mouvement (Tableau 4 – Hauraix, 2015). La dérivée du signal de longueur des faisceaux nous a ensuite permis de déterminer la vitesse des faisceaux musculaires au cours des conditions expérimentales, puis un nouveau filtre passe-bas Butterworth de second ordre *dual pass* était appliqué.

Tableau 4 : Fréquences d'échantillonnage et fréquences de coupure des filtres utilisés au cours de ce travail de thèse. MVC : force maximale volontaire, RFD : contractions explosives.

Études	Condition	Fréquence d'échantillonnage (Hz)	Fréquence de coupure du filtre (Hz)
1, 2 et 3	MVC	500	10
	Passif	100	5
1 et 3	RFD	1 000	30
	CMJ	500	20
1	Course et Hop	500	20
2	Isocinétique 50°.s-1	100	5
	Isocinétique 100°.s-1	100	10
	Isocinétique 200°.s-1	500	15
	Isocinétique 300°.s-1	500	20
	Isocinétique 450°.s-1	1 000	25
	Isoinertiel	1 000	30
3	SJ	500	20

3.1.2. Mesures échographiques du tendon

Le déplacement de la JMT était mesuré à l'aide d'un algorithme manuel développé sur Matlab. Le traitement consistait à tracker le point regroupant l'aponévrose superficielle et l'aponévrose profonde du muscle (Figure 35) au cours de contractions en rampe et lors des déplacements passifs des articulations. Les signaux traités étaient ensuite filtrés à l'aide d'un filtre passe-bas Butterworth de second ordre, *dual pass*, et à une fréquence de coupure de 10 Hz.

La mesure de la surface de section transversale fut également réalisée à l'aide d'un algorithme développé sur le logiciel Matlab. Le traitement consistait à entourer les limites du tendon sur les images afin de déterminer une surface, en mm² (Figure 35). Le traitement fut réalisé deux fois par le même opérateur, et révéla un coefficient de corrélation intra-classe élevé (*i.e.* entre 0,94 et 0,97 pour 14 participants).

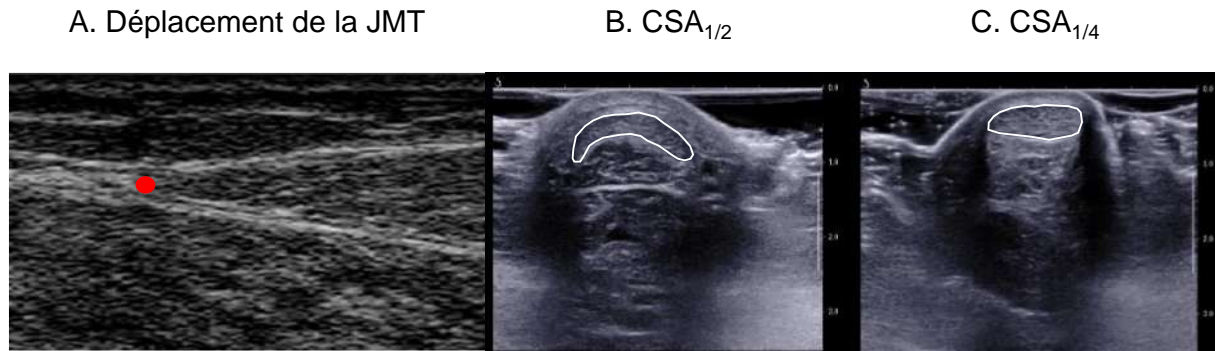


Figure 35 : Exemple d'images échographiques de la jonction myotendineuse (A) et de la surface de section transversale du tendon d'Achille à $\frac{1}{2}$ (B) et $\frac{1}{4}$ (C) de sa longueur. Sur l'image A, le point rouge représente la jonction myotendineuse trackée lors du traitement des données. Sur les images B et C, la zone entourée en blanc représente la surface du tendon d'Achille. Sur l'image B, nous observons une forme en croissant de lune car le soleus est présent en dessous du tendon, contrairement à l'image C qui représente le « free tendon ».

3.2. Cinématique

Les angles articulaires étaient calculés à l'aide de la cinématique sur toutes les conditions de mesure lors des expérimentations. À la fin de chaque session expérimentale, deux acquisitions spécifiques supplémentaires étaient réalisées : une acquisition statique, et une acquisition, appelée « mouvements fonctionnels » au cours de laquelle les participants réalisaient des flexions/extensions, adductions/abductions, et circumductions de hanche, jambe tendue. Le traitement des données cinématiques se réalisait en deux phases. Dans la première, l'ensemble des marqueurs rétro réfléchissants étaient manuellement renommés sur le logiciel Nexus (Vicon Motion System, UK) afin qu'ils correspondent aux repères anatomiques. Les phases au cours desquelles les marqueurs disparaissaient étaient comblées selon le modèle du « rigid-body » proposé par le logiciel Nexus, triangulant la position du marqueur manquant à l'aide de trois autres marqueurs du même segment.

Pour les tâches plurisegmentaires (Études 1 et 3), la deuxième phase du traitement cinématique se déroulait à l'aide du logiciel Matlab et du logiciel de modélisation musculosquelettique OpenSim (Delp *et al.*, 2007). Dans un premier temps, les centres articulaires de la hanche, du genou et de la cheville étaient estimés sur Matlab à l'aide de l'acquisition statique et des mouvements fonctionnels réalisés auparavant. La détermination du centre articulaire de la hanche se basait sur la méthode d'Halvorsen *et al.* (1999), tandis que les centres articulaires du genou et de la cheville représentaient la mi-distance entre les

condyles médial et latéral, et les malléoles médiale et latérale, respectivement. Nous utilisons ensuite le logiciel OpenSim, synchronisé avec Matlab pour la suite du traitement. Nous avons utilisé le modèle musculosquelettique proposé par Catelli *et al.* (2019), que nous avons modifié afin que ses marqueurs anatomiques correspondent aux nôtres. Le modèle de Catelli fut choisi car il a été développé pour le mouvement de squat, nous permettant ainsi de limiter l'erreur d'estimation des longueurs musculaires lors de mouvements à grande flexion de genou (*e.g.* CMJ). Le modèle musculosquelettique était mis à l'échelle pour chaque participant sur OpenSim à l'aide de l'acquisition statique et des centres articulaires calculés précédemment. Suite à cela, la cinématique du membre inférieur, ainsi que la longueur du SMT d'intérêt (*i.e.* VL ou GM) était calculée pour toutes les acquisitions. Les signaux étaient ensuite filtrés à l'aide d'un filtre passe-bas Butterworth, *dual pass*, à une fréquence de coupure de 30 Hz.

Pour les tâches mono-segmentaires (Études 1, 2 et 3), la cinématique était calculée seulement à l'aide de Matlab. En effet, les tâches réalisées sur ergomètre isocinétique ne permettaient pas de distinguer l'ensemble des marqueurs placés sur le bassin. Ce segment osseux étant la racine de la modélisation sur OpenSim, il ne nous était pas possible de déterminer la cinématique en utilisant ce logiciel. Les angles articulaires de genou et de cheville ont donc été calculés à l'aide des matrices de rotation d'Euler. Pour cela, cinq repères locaux étaient créés sur la cuisse, le centre articulaire du genou, la jambe, le centre articulaire de la cheville, et le pied. Nous déterminions ensuite les coordonnées de la cuisse et de la jambe par rapport à l'axe de rotation du genou, ou de la jambe et du pied par rapport à l'axe de rotation de la cheville, afin de calculer les matrices de rotation d'Euler. L'angle du genou ou de la cheville était ensuite défini comme la rotation d'Euler selon l'axe x.

3.3. Relations moment-angle et moment-longueur

Les relations moment-angle (MA) et moment-longueur (ML) ont été déterminées dans toutes les études réalisées dans le cadre de ce travail de thèse, que ce soit lors de contractions isométriques (Études 1, 2 et 3) et/ou avec mouvement (Étude 2).

Pour le GM (Études 1 et 3), les relations MA et ML isométriques étaient déterminées à partir de 2 contractions maximales volontaires de 2 secondes à 5 angles de cheville différents (*i.e.* 15° de flexion plantaire, 0°, 10° de flexion dorsale, 20° de flexion dorsale, et à la flexion

dorsale maximale du participant), dans un ordre aléatoire. Également, la relation MA et ML passive était mesurée au cours de cycles passifs à $5^{\circ}.s^{-1}$ sur une amplitude de 30° de flexion plantaire à la flexion dorsale maximale des participants. Pour l'ensemble de ces conditions, le moment de force produit, l'angle articulaire, et la longueur des faisceaux musculaires étaient enregistrés. Le signal de moment de force était filtré à l'aide d'un filtre passe-bas Butterworth de second ordre, *dual pass*, à une fréquence de coupure de 10 Hz (Robin, 2022). Le moment de force maximal était calculé sur une fenêtre glissante de 200 ms. Nous avons utilisé la méthode de Hoffman *et al.* (2012) pour déduire le moment de force actif du moment de force total, enregistré lors des contractions. Selon cette méthode, le moment de force actif est calculé comme étant le résultat de la soustraction du moment de force total et du moment de force passif à une longueur de faisceaux musculaires identique (voir partie 2.2.1. de la Revue de littérature).

Pour le VL (Études 2 et 3), nous avons déterminé les relations MA et ML lors de contractions isométriques mais également lors de contractions avec mouvement. Pour les relations isométriques, il était demandé aux participants de réaliser 2 contractions maximales volontaires de 2 secondes à 6 angles de genou différents (*i.e.* 45° , 60° , 70° , 80° , 95° , 110° - 0° correspondant à l'extension complète de genou), dans un ordre aléatoire. Contrairement au GM, le moment de force passif enregistré lors des cycles passifs à $5^{\circ}.s^{-1}$ était essentiellement dû au poids de la jambe, du pied, et du bras de l'ergomètre. Nous avons donc soustrait cette fois-ci le moment de force total au moment passif pour un même angle de genou. De la même manière que pour le GM, les signaux de moment de force ont été filtrés à l'aide d'un filtre passe-bas Butterworth de second ordre, *dual pass*, à une fréquence de 10 Hz, et le moment de force maximal était calculé sur une fenêtre glissante de 200 ms. Pour les relations non-isométriques, il était demandé aux participants de réaliser 2 contractions maximales isocinétiques à $50^{\circ}.s^{-1}$, $100^{\circ}.s^{-1}$, $200^{\circ}.s^{-1}$, $300^{\circ}.s^{-1}$, $450^{\circ}.s^{-1}$, ainsi que 2 contractions isoinertielles sans charge et avec une charge de 3 kg attachée à la cheville. L'amplitude de mouvement était comprise entre 120° et 15° de flexion de genou. Lors de ces contractions, le moment de force actif était corrigé en soustrayant le moment de force mesuré au moment d'inertie et à la force gravitationnelle de la jambe, du pied, et du bras de l'ergomètre. Pour les conditions isoinertielles, le moment de force était calculé à partir du moment d'inertie (produit de l'accélération angulaire et de la somme des inerties) et du poids de la jambe et du pied (Eq. 2 – Hauraix, 2015).

$$M_{ext} = \ddot{\omega} \times \Sigma I + C_p \quad \text{Eq. 2}$$

Où M_{ext} est le moment de force final, $\ddot{\omega}$ est l'accélération angulaire, ΣI est la somme des inerties présentes au sein du système (jambe et pied) par rapport au centre de rotation du genou, et C_p est le poids de la jambe et du pied.

L'inertie de la jambe et du pied ont été calculées (Eq. 3) par rapport à l'articulation du genou selon le théorème des axes parallèles (de Leva, 1996).

$$I_{J+P} = (m_j \times d_{G-CMj}^2 + m_j \times r_g^2) + (m_p \times d_{C-CMp}^2 + m_p \times r_{cg}^2) \quad \text{Eq. 3}$$

Où I_{J+P} est l'inertie de la jambe et du pied, m_j est la masse de la jambe par rapport à la masse du participant (*i.e.* 4,33% de la masse totale), d_{G-CMj} est la distance entre le centre de rotation du genou et le centre de masse de la jambe (*i.e.* 43,95% de la longueur de la jambe), r_g correspond au rayon de giration de la jambe par rapport au centre de l'articulation du genou (*i.e.* 24,6 % de la longueur de la jambe), m_p est la masse du pied par rapport à la masse totale du participant (*i.e.* 1,37% de la masse totale), d_{C-CMp} est la distance entre le centre de rotation de la cheville et le centre de masse du pied (*i.e.* 44,15% de la longueur du pied), et où r_{cg} correspond au rayon de giration du pied par rapport au centre de l'articulation du genou (El Hélou, 2011).

Le moment de force lors de la contraction isoinertielle avec une charge de 3 kg était calculé en ajoutant l'inertie de cette dernière (Eq. 4) à l'équation précédente.

$$I_{CA} = m_{CA} \times r_{CA}^2 \quad \text{Eq. 4}$$

Où I_{CA} correspond à l'inertie de la charge additionnelle, m_{CA} à la masse de la charge additionnelle, et r_{CA} au rayon de giration de la charge additionnelle par rapport à l'articulation du genou.

Enfin, que ce soit pour le GM ou pour le VL, les relations MA et ML ont ensuite été modélisées à l'aide des Eq. 5 et 6 (Brennan *et al.*, 2018 ; Hoffman *et al.*, 2012 ; Werkhausen *et al.*, 2022) :

$$M_{actif} = M_{max} \times e^{\frac{-\left|\left(\frac{\theta}{\theta_0}\right)^b - 1\right|^2}{s}} \quad \text{Eq. 5}$$

Où M_{actif} est le moment de force issu des données expérimentales, M_{max} est le moment de force maximal théorique, θ est l'angle articulaire issu des données expérimentales, θ_0 est l'angle optimal théorique articulaire, b est l'asymétrie de la courbe, et s est la largeur de la courbe.

$$M_{actif} = M_{max} \times e^{\frac{-\left|\left(\frac{L}{L_0}\right)^b - 1\right|^2}{s}} \quad \text{Eq. 6}$$

Où M_{actif} est le moment de force issu des données expérimentales, M_{max} est le moment de force maximal théorique, L est la longueur des faisceaux musculaires issue des données expérimentales, L_0 est la longueur optimale théorique des faisceaux musculaires, b est l'asymétrie de la courbe, et s est la largeur de la courbe.

3.4. Raideur tendineuse

La raideur tendineuse était évaluée lors de contractions sous forme de 2 rampes isométriques de 2 secondes, à 0° d'angle de cheville ou 80° d'angle de genou, au cours desquelles il était demandé aux participants d'augmenter progressivement leur production de force jusqu'à atteindre leur force maximale volontaire. Les signaux de moment de force recueillis étaient ensuite filtrés à l'aide d'un filtre passe-bas Butterworth de second ordre, *dual pass*, à une fréquence de coupure de 10 Hz. Le calcul de la raideur tendineuse était basé sur les recommandations de Seynnes *et al.* (2015). Comme indiqué précédemment, la JMT était traquée lors des contractions en rampe mais également lors des cycles passifs. Ainsi, le déplacement de la JMT lié à un changement d'angle articulaire (*e.g.* décollage du talon lors de

la contraction) était soustrait au déplacement de la JMT lors de la contraction. Également, la position de la sonde par rapport au repère global était enregistrée afin de corriger le déplacement de cette dernière au cours de la contraction.

La force produite par le groupe musculaire étudié (*i.e.* fléchisseurs plantaires et/ou extenseurs de genou) était ensuite calculée en divisant le moment de force par le bras de levier moyen mesuré dans d'autres études (Bakenecker *et al.*, 2019 ; Hauraix, 2015). Nous tracions ensuite la relation force-déplacement de la JMT. La raideur était enfin calculée comme la pente linéaire de cette relation, entre 50% et 100% de la force maximale volontaire produite par les participants (Figure 36 – Kubo *et al.*, 2007).

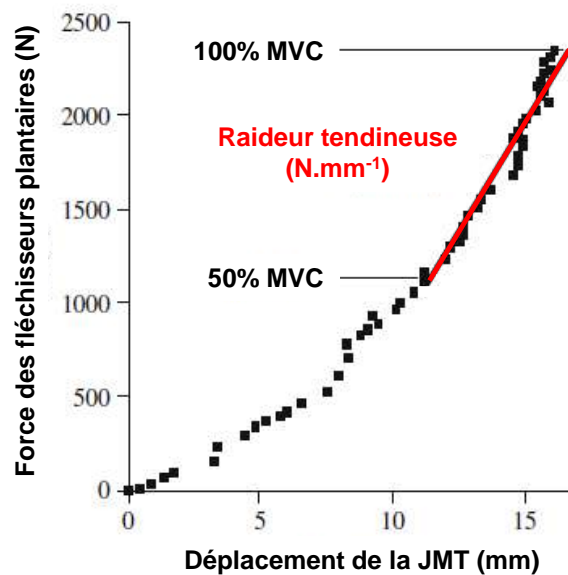


Figure 36 : Relation force-déplacement de la jonction myotendineuse (JMT) du gastrocnemius medialis. La raideur tendineuse est calculée comme la pente linéaire de cette relation, entre 50% et 100% de la force maximale volontaire mesurée lors d'une contraction en rampe. Figure adaptée de Kubo *et al.* (2007).

3.5. Taux de montée en force

Nous avons mesuré le taux de montée en force dans les Études 1 et 3. Les participants réalisaient 5 contractions explosives de 1 seconde, avec comme consigne de « contracter le plus fort et le plus vite possible » (Maffiuletti *et al.*, 2016). Les signaux de moment de force étaient ensuite filtrés à l'aide d'un filtre passe-bas Butterworth de second ordre, *dual pass*, à une fréquence de coupure de 30 Hz. Le départ de la contraction explosive était mesuré à partir du moment de force, de manière automatique, avec la possibilité de réaliser une correction

manuelle si besoin. Pour la détection automatique, un algorithme développé sur Matlab nous permettait de trouver le dernier point de la courbe de moment de force à partir duquel la dérivée du signal était égale à zéro. Après vérification, si la détection automatique n'était pas satisfaisante, une détection manuelle du début du RTD était réalisée, selon les recommandations de Tillin *et al.* (2013). La courbe de moment de force-temps était zoomée à une échelle constante de 500 ms sur l'axe des abscisses et de 1 N.m sur l'axe des ordonnées, avec la ligne de base représentée en pointillé. Nous calculions ensuite le RTD sur les fenêtres temporelles 0-50 ms, 0-100 ms, 0-200 ms, 50-100 ms, 100-200 ms (Figure 37), ainsi que le RTD maximal sur 50 ms. Les trois meilleurs essais, sur la base du RTD le plus important sur la fenêtre 0-200 ms (Hager *et al.*, 2020), ont été sélectionnés pour analyse, et moyennés.

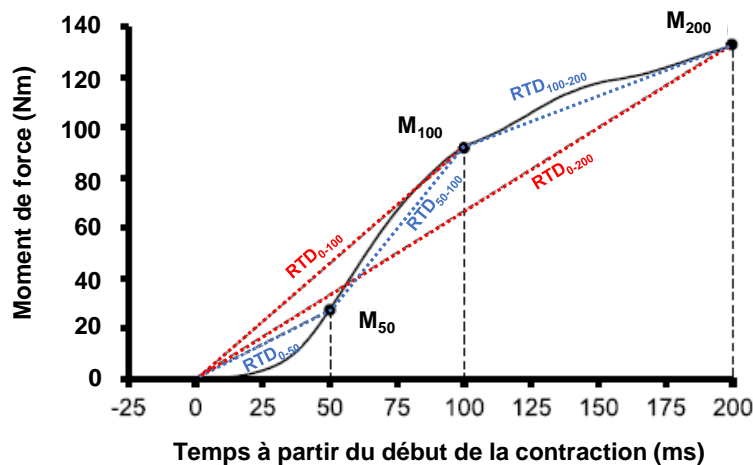


Figure 37 : Signal de moment de force lors d'une contraction explosive en fonction du temps, 0 étant le départ de la contraction. La pente linéaire de la relation moment de force-temps entre différentes fenêtres temporelles nous permet de calculer le taux de montée en moment de force. Ici sont représentées en rouge les fenêtres temporelles 0-100 ms (RTD_{0-100}) et 0-200 ms (RTD_{0-200}), et en bleu les fenêtres temporelles 0-50 ms (RTD_{0-50}), 50-100 ms (RTD_{50-100}), et 100-200 ms ($RTD_{100-200}$).

3.6. Signaux électromyographiques

Les signaux EMG enregistrés lors des Études 2 et 3 étaient premièrement filtrés à l'aide d'un filtre passe-bande Butterworth de second ordre, dual pass, à des fréquences de coupure de 20 Hz et 500 Hz, selon les recommandations de McManus *et al.* (2021). Les signaux étaient ensuite rectifiés, puis filtrés à l'aide d'un filtre passe-bas Butterworth de second ordre, *dual pass*, à une fréquence de coupure allant de 10 Hz à 25 Hz, augmentant avec la vitesse de

mouvement afin d'avoir une puissance de filtre similaire. Le signal EMG maximal de chaque muscle était déterminé à l'aide d'une fenêtre glissante comprise entre 200 ms et 25 ms, diminuant avec la vitesse de mouvement. Les données étaient ensuite normalisées par rapport à ce signal EMG maximal.

3.7. Force de réaction au sol

Les signaux de force verticale (F_z) recueillis sur la plateforme de force lors des Études 1 et 3 étaient filtrés à l'aide d'un filtre passe-bas Butterworth de second ordre, *dual pass*, à une fréquence de coupure de 80 Hz dans l'Étude 1, et de 100 Hz dans l'Étude 3. L'accélération verticale du centre de masse était calculée selon la seconde loi de Newton (Eq. 7).

$$a_z = \frac{F_z}{m} - g \quad \text{Eq. 7}$$

Où a_z est l'accélération verticale du centre de masse, m la masse du participant, et g correspond à l'accélération de la pesanteur.

L'accélération verticale du centre de masse était ensuite intégrée afin d'obtenir la vitesse du centre de masse (v_z - Eq. 8), puis cette dernière était de nouveau intégrée afin d'obtenir le déplacement du centre de masse (Z - Eq. 9).

$$v_z = \int a_z dt + v_z(0) \quad \text{Eq. 8}$$

$$Z = \int v_z dt + Z(0) \quad \text{Eq. 9}$$

La puissance verticale était calculée comme le produit de la force verticale de réaction au sol (F_z) et de la vitesse du centre de masse. La hauteur de saut était calculée à l'aide de l'*impulse momentum* (Linthorne, 2001). L'impulsion était calculée comme l'intégrale de la force de réaction nette entre le début du saut et l'envol (Eq. 10 – Eythorsdottir *et al.*, 2024 ; Xu *et al.*, 2023).

$$Imp = \int_{début}^{envol} (F_z - P)$$

Où Imp est l'impulsion, et P le poids du participant. La vitesse du centre de masse à l'envol (v_{envol}) était ensuite calculée en divisant l'impulsion à l'envol par la masse du participant. Enfin, la hauteur de saut était calculée selon l'Eq. 11 :

$$Hauteur (cm) = \frac{v_{envol}^2}{2 \times g} \times 100 \quad \text{Eq. 11}$$

Les signaux de force de réaction au sol furent divisés en trois phases pour le CMJ, selon la méthode de Harry *et al.* (2020) : une phase de décharge, une phase de maintien+freinage, et une phase de propulsion. La phase de décharge était définie comme la période entre première valeur de F_z en dessous de la ligne de base et la valeur minimale de F_z . La phase de maintien+décharge combinait deux phases, appelées phases de « yielding » et de « braking » selon Harry *et al.* (2020). Elle était déterminée comme le temps entre la valeur minimale de F_z et l'instant durant lequel la vitesse du centre de masse est égale à zéro. Nous avons fait le choix d'ajouter la phase de maintien à la phase de freinage car ces deux phases présentent un RFD positif (Harry *et al.*, 2020), mais également parce que l'activité musculaire des extenseurs de genou commence dès la phase de maintien (Nikolaidou *et al.*, 2017). Enfin, la phase de propulsion était définie comme la période entre l'instant durant lequel la vitesse du centre de masse est égale à zéro et l'envol. Pour le *hopping*, nous avons déterminé deux phases lors du temps de contact : une phase excentrique et une phase concentrique. Ces deux phases étaient déterminées par les signaux de puissance, la puissance négative étant associée à la phase excentrique, et la puissance positive à la phase concentrique.

Contributions expérimentales

Étude 1

Effet d'un entraînement excentrique à différentes longueurs musculaires du *gastrocnemius medialis* sur le comportement des faisceaux lors de tâches mono- et plurisegmentaires

Publication associée :

Tallio T., Dorel S., Bizet B., Colard J., Betus Y., Cattagni T., Nordez A. (in revision). Effect of eccentric training at different muscle lengths on the gastrocnemius medialis fascicle behaviour during single and multi-joint tasks. *European Journal of Applied Physiology*.

Communication associée :

Tallio T., Dorel S., Bizet B., Colard J., Betus Y., Cattagni T., Nordez A. (2024). Effect of eccentric training at different muscle lengths on muscle-tendon interactions. *29^e Congrès de l'European College of Sport Sciences*. Glasgow, Écosse.

ABSTRACT

Purpose: The aim of this study was to investigate the effect of eight weeks of eccentric training at short versus long muscle lengths on the gastrocnemius medialis fascicle behaviour during single and multi-joint tasks.

Methods: Twenty-seven participants were assigned to two groups and performed eccentric training for eight weeks at short (30° of plantar flexion to 0°) or at long (0° to maximal dorsiflexion) muscle lengths, which led to an increase in passive fascicle length for the latter group. Achilles tendon stiffness, maximal eccentric and maximal and explosive isometric plantar flexion torques were recorded before and after the training period. We also analysed the effect of training on the fascicle dynamic behaviour of the gastrocnemius medialis muscle during single-joint isometric tasks, and during various multi-joint tasks: submaximal running, maximal countermovement jumps and hopping.

Results: An increase of isometric ($13.0 \pm 22.6\%$ and $9.7 \pm 15.6\%$ $p < 0.01$ for short and long length groups) and eccentric maximal torque ($7.2 \pm 21.9\%$ and $15.4 \pm 23.3\%$ $p < 0.05$ for short and long length groups) were obtained for both groups, while Achilles tendon stiffness increased in the long muscle length group ($54 \pm 42.3\%$ $p < 0.05$) only. Training did not significantly alter fascicle dynamic behaviour in either single- or multi-joint tasks for both groups.

Conclusion: While eccentric training at long muscle lengths appeared more effective in altering the muscle and tendon mechanical properties of the gastrocnemius medialis, it did not induce substantial changes in fascicle operating length during single- and multi-joint tasks.

Keywords: Ultrasonography, Fascicle length, Strength training, Achilles tendon stiffness, *Triceps surae*

Abbreviations:

1-RM	One maximal repetition
ANCOVA	Analysis of co-variance
CMJ	Countermovement jump
ECC _{peak}	Peak eccentric torque
Fl _{50ms}	Fascicle length at 50ms
Fl _{100ms}	Fascicle length at 100ms
Fl _{200ms}	Fascicle length at 200ms
GM	Gastrocnemius medialis
ISOM _{peak}	Peak isometric torque
LL	Long muscle length group
MTJ	Muscle-tendon junction
MTU	Muscle-tendon unit
MVIC	Maximal voluntary isometric contraction
RFD	Rate of force development
RFD ₀₋₅₀	Rate of force development in the 0-50ms time window
RFD ₅₀₋₁₀₀	Rate of force development in the 50-100ms time window
RFD ₁₀₀₋₂₀₀	Rate of force development in the 100-200ms time window
SL	Short muscle length group
Vf ₀₋₅₀	Fascicle velocity in the 0-50ms time window
Vf ₅₀₋₁₀₀	Fascicle velocity in the 50-100ms time window
Vf ₁₀₀₋₂₀₀	Fascicle velocity in the 100-200ms time window

INTRODUCTION

The dynamic interactions between muscle and tendon play a major role in dynamic tasks (for reviews, see Fukashiro *et al.* (2006) and Ishikawa & Komi (2008)). For instance, these interactions are responsible for the quasi-isometric behaviour of gastrocnemius medialis (GM) during walking and running, which promotes the storage-release mechanism of elastic energy in tendons and induces an efficient locomotion (Lai *et al.*, 2018). During jumping, muscle-tendon interactions facilitate the catapult effect, which amplifies muscle-tendon unit power primarily through increased tendon shortening (Farris *et al.*, 2016). Concerning single-joint tasks, the non-isometric behaviour of fascicles observed during isometric contractions (Ito *et al.*, 1998), as well as the relationship between fascicle length and shortening velocity (Blazevich, 2006), also influences the rate of force development and thus the force production during explosive isometric contractions (Hager *et al.*, 2020).

Only few studies have analysed the changes in fascicles behaviour during functional tasks following training. Two studies investigated isometric training of the *triceps surae* and reported alterations in the Achilles tendon behaviour during running (Albracht & Arampatzis, 2013; Werkhausen *et al.*, 2019), which was closely linked to an increase in energy storage. Three other studies focused on hopping tasks following plyometric training (Hirayama *et al.*, 2017; Kubo *et al.*, 2021), or on countermovement jumps (CMJs) after a combined ballistic training (Hoffman *et al.*, 2022). Hirayama *et al.* (2017) found a decrease of fascicle shortening velocity in the GM during the concentric phase of hopping, generating an increase in force production. This was coupled with an increase in tendon shortening velocity, revealing a larger catapult effect following training. The same alteration in tendon velocity was also found in vastus lateralis in the study of Hoffman *et al.* (2022). Considering all these results, isometric and plyometric trainings, by modifying torque production capacities and tendon stiffness (Albracht & Arampatzis, 2013; Hirayama *et al.*, 2017; Werkhausen *et al.*, 2019), alter muscle-tendon behaviour by reducing fascicle shortening and enabling greater energy storage in tendinous tissues.

Eccentric training is a commonly used training modality that can induce acute and chronic neuromuscular adaptations (Quinlan *et al.*, 2021), which stems from high muscle force production. Eccentric training is regularly performed to improve physical fitness (Geremia *et al.*, 2018a), prevent injury (Andrews *et al.*, 2025), or in a rehabilitation process (Frizziero *et al.*, 2014). Several studies reported an increase in fascicle length following eccentric training of

the quadriceps femoris (Blazevich *et al.*, 2007; Franchi *et al.*, 2014), hamstrings (Guex *et al.*, 2016; Pincheira *et al.*, 2022; Potier *et al.*, 2009) and *triceps surae* (Duclay *et al.*, 2009; Geremia *et al.*, 2019). This change in fascicle length (measured in resting muscle) is mainly attributed to changes in muscle-tendon mechanical properties (Hinks *et al.*, 2023) and/or an increase of serial sarcomere number (Andrews *et al.*, 2025). However, to our knowledge, no previous study has investigated the impact of eccentric training on muscle-tendon interactions. Indeed, an increase fascicle length, coupled with the alterations usually found following training (*i.e.* increase in maximal torque and tendon stiffness) could be advantageous for performance, since longer fascicles for a same physiological cross sectional area and a stiffer Achilles tendon has been demonstrated as advantageous for running efficiency (Lichtwark & Wilson, 2008), and more sarcomeres in series increase fascicle shortening velocities during explosive contractions (Blazevich, 2006).

Therefore, the aim of the present study was to analyse the effects of an eccentric training protocol on the dynamic behaviour of the gastrocnemius medialis fascicles during various functional tasks. This study was a part of a larger project in which we trained two groups of participants at two muscle lengths (*i.e.* short length vs. long length). In a recent publication of this project (Bizet *et al.*, 2025), an increase in passive fascicle length (+8.5%) was found for plantarflexed angles (between 40° and 37° of plantar flexion, *i.e.* at muscle lengths shorter than the slack length) after eccentric training at long, but not short, muscle length. In addition to the lack of changes in passive mechanical properties, these results suggest that an increase in sarcomere in series could explain the increase in fascicle length induced by our long muscle length protocol. Hence, we hypothesize that this change in muscle architecture observed after eccentric training at long muscle lengths, coupled with an increase of maximal torque and tendon stiffness, would induce alterations of the fascicle behaviour. To test our hypothesis, we focused on four different single-joint and multi-joint tasks supposed to provide a large range of tasks with different muscle-tendon interactions. Firstly, we analysed single-joint explosive contractions corresponding to the rate of force development procedure, and liable to change due to the possible increase of torque and fascicle shortening velocity with training. Secondly, we tested a submaximal running task, in which longer fascicles for a same muscle-tendon unit length are advantageous for running efficiency (Lichtwark et Wilson, 2008). Thirdly, we studied maximal hopping, a multi-joint task with a high joint work contribution from the ankle joint. Fourthly, we tested a maximal

CMJ, that involves a lower ankle joint work contribution (Williams *et al.*, 2018), but which is often performed to evaluate lower limb energy storage-restitution capacities.

METHOD

Participants

Thirty-three adults (10 females and 23 males) participated in a single blind randomised study (age 20 ± 2 years, height 174 ± 12 cm, weight 66 ± 11 kg). Participants were Sport Science students recruited from the University. They were free of any musculoskeletal injury of the lower limbs for the last three years and they did not participate in any strength training program of the lower limbs in the last year. Participants were randomly assigned into two distinct eccentric training length conditions: short length (SL; $n = 16$, age 19.3 ± 2 years, height 175.1 ± 12 cm, weight 66.4 ± 11 kg) and long length (LL; $n = 17$, age 20.2 ± 2 years, height 173.4 ± 12 cm, weight 66.1 ± 11 kg). With the help of G*Power software (Kiel University, Germany), we calculated the required sample size for an ANCOVA (with fixed effects, main effects and interactions) based on an effect size of 0.90 for GM fascicle length adaptations (Geremia *et al.*, 2019), a two-tailed significance level of 0.05, and a power of 0.80. This type of analysis required 13 participants in each group. The study was approved by the local Institutional Review Board of the University (CERNI #06012023), and written informed consent was obtained from all participants prior to participation in the study.

Experimental setup

Torque and angle measurements. Participants were seated in an isokinetic dynamometer (Con-Trex MJ, CMV AG, Dubendorf, Switzerland) with their hips flexed at 50° , the right knee fully extended, and the right shank parallel to the floor. All measurements were performed on the right leg. The foot was fixed to the ergometer footplate, with the joint centre (lateral malleolus) of the ankle aligned with the ergometer axis of rotation at 0° of plantar flexion (*i.e.* perpendicular angle between the shank and the footplate), at rest. The foot and the thigh were both firmly attached with straps to the footplate (to minimize heel displacement) and to the chair, respectively. Ankle torque and angle were recorded at 5 kHz using an analog-to-digital converter (LockLab, Vicon Motion System Ltf, Oxford, UK). The left leg remained passive in a flexed position (*i.e.* $\sim 90^\circ$ of knee flexion) during the measurements.

Force platform. A three-dimensional force platform (Sensix, Poitiers, France) was used to measure ground reaction forces during hopping and CMJ tasks. The offset was removed before any tests were performed, and the sampling frequency was set to 1 kHz. Participants jumped barefoot on the force platform, and a handmade wooden platform was placed around the force platform to ensure a stable landing if they did not land directly on the force plate.

Ultrasound. We used ultrasound (SuperSonic Imagine, v12, Aix-en-Provence, France) to visualize fascicles of the GM using ultrafast sequences (plane waves) set at 500 Hz or 1000 Hz, depending on the task. The probe (15-4 MHz, width of 55 mm, depth of 37 mm, Vermon, Tours, France) was placed at the proximal third of the shank length (*i.e.* distance between the medial malleolus and the femur's medial epicondyle), on the muscle belly (Figure 38A). To ensure good reliability between sessions, we measured the exact position of the probe based on anatomical markers detected with ultrasound (*i.e.* tibial plateau and medial malleolus), and we used each participant's PRE ultrasound image to locate the same probe position in POST. The imaging plane was aligned according to the recommendations of Bolsterlee *et al.* (2015), and adjusted to avoid any blood vessels (Figure 38C). Additionally, muscle-tendon junction (MTJ) displacement of the GM was recorded during isometric ramp contractions with another ultrasound apparatus (8 MHz, LV8-5N60A-2, depth of 40 mm, ArtUS, Telemed, Vilnius, Lithuania) at 137 Hz (Figure 38B). To prevent any displacement of the probes during contractions, transducers were attached to the skin using customised holders, with double-sided tape and straps.

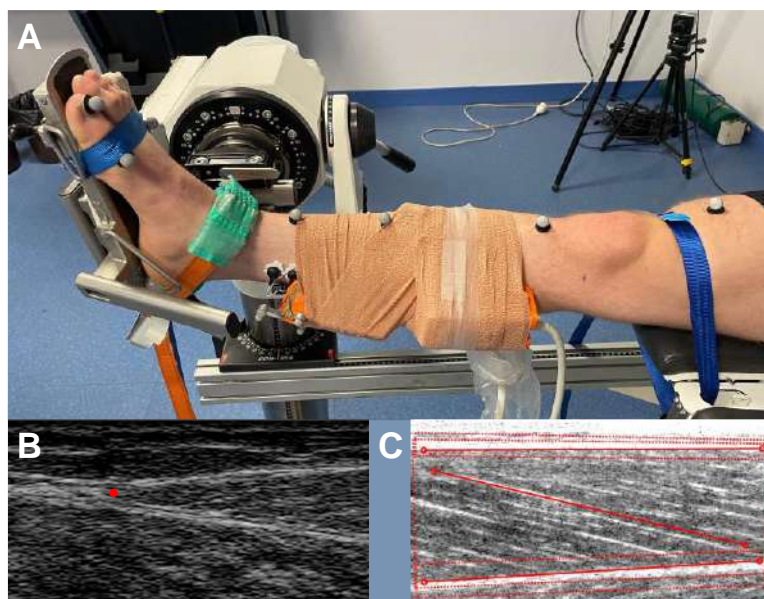


Figure 38: Experimental setup and ultrasound measurements. A- Participants were lying supine with the right leg positioned in the ergometer. Two ultrasound probes were placed on the participant's shank to track both medial gastrocnemius fascicles and its distal myotendinous junction. B- Typical ultrasound image of the myotendinous junction (represented with the red dot). C- Typical ultrasound image of the gastrocnemius medialis muscle, with fascicle lengths between superficial and deep aponeuroses, processed with UltraTrack software (Farris & Lichtwark, 2016).

Motion capture. A 12-camera motion-capture system (Vicon Motion System, UK) was used to record lower limb kinematics. Body segments of the pelvis, right thigh, right shank, and right foot were defined by 26 reflective markers (diameter of 14 mm). Reflective markers were placed on anatomical (anterior and posterior superior iliac spines, iliac crests, femur's medial and lateral epicondyle, anterior tibial tuberosity, medial and lateral malleolus, 1st and 5th metatarsal bone and hallux) and technical (4 markers on the thigh, 4 markers on the shank and two others on the foot) landmarks of the body. A modified lower limb musculoskeletal model (Catelli *et al.*, 2019) was used in OpenSim software (Delp *et al.*, 2007) to calculate kinematics and muscle-tendon unit (MTU) lengths during tasks. Finally, the position of the MTJ ultrasound probe in the global coordinate system was captured by a 4-marker rigid body fixed to the probe holder.

Synchronization. Torque and angle data from the ergometer were recorded using the analog-to-digital converter. Torque and angle signals were synchronized with both ultrasound apparatuses and the force platform with the help of a pedal sending a Dirac signal to the analog-to-digital converter (*i.e.* see Supplementary material). All measurements were then

cropped from the start of the Dirac signal. For data processing, all measurements were resampled to the analog-to-digital converter frequency (5 kHz).

Protocol

Experimental sessions. Participants were tested 1 or 2 days before the training intervention (PRE) and 4 to 5 days after the last training session (POST). PRE- and POST-tests were conducted during the same period of time in the day (\pm 4h). The experimental session was separated into two parts: first participant's muscle-tendon properties were measured on a single-joint ergometer (Figure 39A), then they performed maximal vertical jumps and submaximal running (Figure 39B).

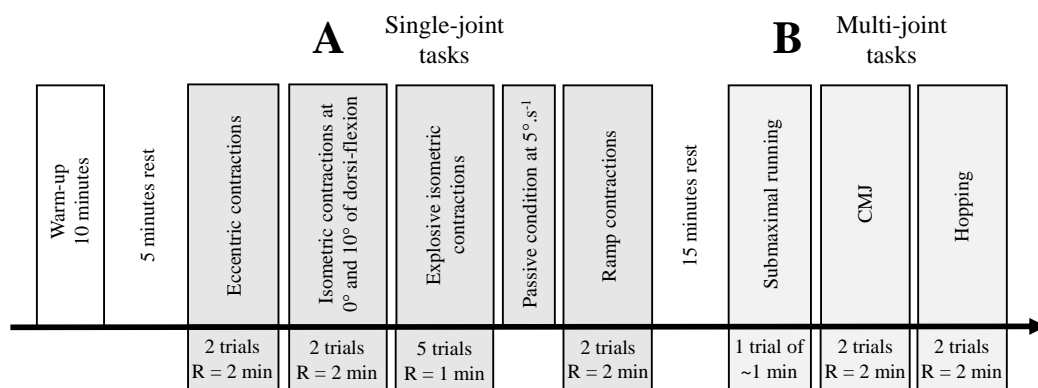


Figure 39: Experimental protocol PRE- and POST-training with two phases: single-joint measurements (A) and multi-joint tasks (B). All conditions throughout phases were randomly assessed for each participant. CMJ is countermovement jump and R is rest time between trials and conditions.

Participants performed a standardised warm-up on the dynamometer, consisting 5 contractions at 50% of the estimated maximal voluntary contraction, 3 contractions at 70%, 2 contractions at 80%, 2 contractions at 90%, and 1 maximal voluntary contraction, at 0° of plantar flexion for all contractions. A 2 min rest period was respected between each set of contractions. Then, participants were asked to perform different contraction tasks, all assigned randomly. Participants performed two maximal eccentric contractions over the full ankle range of motion (*i.e.*, 40° of plantar flexion to the maximal dorsiflexion) at 30°·s⁻¹ to evaluate peak eccentric torque. They produced two maximal voluntary isometric contractions (MVICs) at two ankle angles (*i.e.* 0° and 10° of dorsiflexion). We measured active fascicle length at maximal torque during each MVIC. These angles were chosen because the fascicle length during MVIC was close to the range of the ones observed in the multi-joint tasks (Fukashiro *et al.*, 2006; Ishikawa *et al.*, 2007). For each of the isometric and eccentric

contractions, two trials were performed, and a third trial was done if the discrepancy between the two trials was superior to 5%. In addition, participants performed 5 isometric explosive contractions to measure the rate of force development (RFD), with one minute of rest between contractions. These contractions were performed at 0° of plantar flexion as it was demonstrated as the angle maximising the plantar flexion RFD (Hager *et al.*, 2020). Participants were asked to push “the fastest and the strongest as possible”, trying to reach 100% of MVIC in one second (Maffiuletti *et al.*, 2016). Torque and fascicle behaviour were registered during every explosive contraction, and the three best trials, resulting in the highest RFD₀₋₂₀₀, were considered for analysis (Hager *et al.*, 2020). Fascicle length and MTJ displacement were also measured in a passive condition at 5°.s⁻¹ over the full range of motion to determine length changes after training and to correct heel displacement in the ergometer (Seynnes *et al.*, 2015). Finally, participants were asked to develop a gradually increasing force at 0° of plantar flexion from rest to maximal voluntary effort in approximately 2 seconds to estimate tendon stiffness (Kubo *et al.*, 2005). This task was repeated at least twice with two minutes rest between trials. For each ramp contraction, torque and MTJ displacement were measured to calculate Achilles tendon stiffness. Also, ankle angles were measured in each task using motion capture to correct for heel displacement during the contractions. All tasks were randomly assigned to participants, and two minutes of rest was set between conditions. After this first part, participants were asked to run barefoot on a treadmill. Participants gradually increased their speed until reaching 10 km.h⁻¹. After around thirty seconds at this running speed, two measurements of approximately two seconds in a row were made. Later, participants were invited to randomly perform maximal CMJs and hops. For the CMJs, they were asked to jump “as high as possible” with their hands on their hips and at preferred knee angle depth. Two trials were realized with 2 minutes of rest in between. For the hops, participants were instructed to perform continuous jumps (~10 jumps) with their feet together while keeping their knees as straight as possible. Their objective was to jump “as high as possible, with the least contact time as possible”. Measurements were taken only from the third jump onward. Two trials for both jumps were realized with 2 minutes of rest in between. In every running and jumping task, we used motion capture to calculate joint angles and spatial-temporal parameters for running, and ultrasound to track GM fascicle behaviour. Running phases and parameters were calculated from motion capture analysis, and GM fascicle behaviour was recorded with the ultrasound probe fixed on the muscle belly.

Training intervention. Between PRE- and POST-tests, all participants performed 24 training sessions of plantar-flexor eccentric exercises, three times per week over a period of eight weeks. The training protocol is described in Table 5. Participants executed three different exercises over the sessions (*i.e.* the three exercises are shown in Supplementary materials): i) eccentric plantar flexion on an inclined leg press (10 sessions, every two sessions), ii) eccentric heel drop on a Smith machine (10 sessions, every two sessions) and iii) eccentric plantar flexions on an ergometer (sessions 6, 12, 18 and 24). For the inclined leg press exercise, participants were seated, with the hip flexed at 90° and the knee extended without hyperextension. In the Smith machine exercise, participants stood upright with the knees and hips straight. The load was on a bar fixed on the participant's shoulders. Participants of the LL group stood on a raised platform to perform maximal dorsiflexion, whereas participants of the SL group performed the exercise on the floor, to ensure they could not exceed the neutral 0° position at the end of the contraction. For these two exercises, the training load was monitored by measuring the maximal concentric repetition (1-RM) of the right leg every two sessions for each exercise. The 1-RM was defined as the highest load mobilized by participants over the range of motion tested. It was measured based on an increasing load range (*i.e.* from 1 kg to 5 kg, depending of the participant's rate of perceived exertion), with 2 minutes of rest in between trials, until failure. Participants had to perform a concentric plantar flexion over the whole range of motion corresponding to their training group to validate the 1-RM. Participants had to realize 4 or 5 sets (depending if the 1-RM was measured the same day or not) of 10 eccentric repetitions on each leg at the concentric 1-RM. Participants had to do the concentric part with two legs then switch to one leg to start the eccentric part, alternating left and right leg. Tempo was controlled with a metronome. Participants performed the eccentric plantar flexion with a maximal involvement from the very beginning of contraction, and then at an almost constant high force, allowing them to cover the 30° range of motion over a period of 3 seconds (*i.e.* at a constant velocity). Then, the eccentric contraction was followed by 1 second of bilateral rest, 1 second of bilateral heel raise and 1 second of isometric hold (to go from the bilateral to the unilateral position). For the ergometer exercise, participants were seated with the knee straight like in the experimental protocol. For these sessions, participants realized 5 sets of 10 maximal eccentric repetitions at 10°.s⁻¹ and at the range of motion corresponding to their group. Sets were separated by 90 seconds of rest in each exercise.

Contributions expérimentales : Étude 1

Exercise	Number of sessions	Sets x Reps	Load	Tempo (Ecc-Iso-Con-Iso)	Rest (s)
Smith Machine	5	*4 x 10	100% 1-RM	3-1-1-1	90
	5	5 x 10			
Inclined Leg Press	5	*4 x 10	100% 1-RM	3-1-1-1	90
	5	5 x 10			
Ergometer	4	5 x 10	100% Eccentric	3-1-1-1	90

Table 5: Summary of the eccentric training. Ecc, eccentric; Iso, isometric; Con, concentric; s, seconds 1-RM, concentric one-legged one-repetition maximum. Con was performed with two legs, Ecc with one leg. * indicates the assessment of the 1-RM before the sets.

The only difference in the training for both groups was the ankle range of motion. It was set from 30° of plantar flexion to 0° for the SL group, and from 0° to the maximal dorsiflexion, which corresponded to approximately 30° of dorsiflexion for the LL group (*i.e.* see Supplementary materials). Range of motion for each participant was measured at the start of the training with a manual goniometer. During the exercise, investigators used a graduated rule adapted to each participant's range of motion with the manual goniometer on the inclined leg press and the Smith machine to check if the range of motion was respected. Practically, investigators measured the distance the participants needed to reach to perform the targeted range of motion (*i.e.* vertical distance of the barbell for the Smith machine, and displacement of the platform on the inclined structure for the leg press), and controlled it every repetition. Investigators gave verbal encouragements but also corrections (*e.g.* “You need to go lower/higher at the start/end of the movement”, “You need to go slower/faster in the eccentric phase”) to participants during repetitions if necessary, ensuring the good realisation of the exercises.

Data processing

Mechanical data from on the single-joint ergometer. Torque and angle data were filtered with a 10 Hz dual low-pass (2nd order) Butterworth filter. Torque was corrected for gravitational forces for each trial. Maximal torque in eccentric (ECC_{peak}) trials was calculated during PRE-

test. ECC_{peak} in the POST-test was measured at the same angle as the peak eccentric torque in PRE-test. Peak torque in MVIC ($ISOM_{peak}$) contractions at 0° and 10° of dorsiflexion was calculated using a 200 ms moving time window. Determination of the onset of RFD contractions was manually done using the method described by Tillin *et al.* (2013). RFD was calculated as the torque divided by the time windows: 0 to 50 ms (RFD_{0-50}), 50 to 100 ms (RFD_{50-100}) and 100 to 200 ms ($RFD_{100-200}$).

Force platform. Ground reaction forces collected on the force platform were filtered with an 80 Hz dual low-pass (2nd order) Butterworth filter. For the jump height analysis, we only processed the vertical force component (*i.e.*, Fz). We calculated take-off velocity and used impulse momentum to estimate jump height (Nishiumi *et al.*, 2023). Data were then verified with the displacement of pelvis markers during jumps. For the CMJs, the jump phases were defined according to the definition of Harry *et al.* (2020). The unloading phase was calculated as the time between the first value below the body weight baseline and the minimal value of Fz, the yielding+braking phase as the time between the minimal value of Fz and the moment at which the centre of mass velocity reaches zero (including the yielding and the braking phases), and the propulsion phase as the time between the moment at which the velocity of the centre of mass reaches zero and the take-off. The attempt with the higher jump performance was kept for analysis. For the hopping task, relative power was calculated as the product of vertical force and centre of mass velocity. The eccentric phase was defined as the time during which relative power was negative, and the concentric phase as the time during which relative power was positive (Dick *et al.*, 2021). The two jumps with the highest positive peak relative power were used for data processing.

Fascicle behaviour during the single-joint exercises. Investigators were blinded to the participant's training group and time of measurement for the ultrasound data processing (fascicle length and MTJ displacement). Fascicle length was measured using a semi-automated software (Farris & Lichtwark, 2016) and was then filtered using a dual low-pass (2nd order) Butterworth filter depending of the ultrasound frequency (*i.e.* 20 Hz and 30 Hz for ultrasound frequencies at 500 Hz and 1 kHz, respectively - Hauraix *et al.*, 2015). Fascicle length during the passive condition was measured over the whole range of motion and is depicted in detail in another study by our group (Bizet *et al.*, 2025). For RFD trials, fascicle length was

measured over the same time windows as torque ($F_{l_{50ms}}$, $F_{l_{100ms}}$ and $F_{l_{200ms}}$). We also calculated mean fascicle velocity during the different time windows as $V_{f_{0-50}}$, $V_{f_{50-100}}$ and $V_{f_{100-200}}$.

MTJ displacement during ramp contractions was calculated using a manual algorithm. Data were then filtered with a 10 Hz dual low-pass (2nd order) Butterworth filter. Ankle angle was verified with motion capture analysis, and MTJ displacement during ramp contractions was corrected for the MTJ displacement measured in the passive condition at the same ankle angle, as described by Seynnes *et al.* (2015). Torque was divided by moment arm corresponding to 3.1 cm (Hauraix *et al.*, 2015) to calculate plantar flexor force, then we drew a force-displacement relationship. For PRE, values above 50% of MVIC (stress >30 MPa, Seynnes *et al.*, 2015) were fitted to a linear regression equation and we defined Achilles tendon stiffness as the slope of this equation (Kubo *et al.*, 2005). In POST, we calculated stiffness in the same force range as in PRE. Finally, we drew the relationship between *triceps surae* muscle force and tendon elongation at every 10% of MVIC during the ramp contraction.

Fascicle behaviour during the functional multi-joint tasks. Investigators were blinded to the participant's training group and time of measurement for the ultrasound data processing. Fascicle length was filtered using a 20 Hz dual low-pass (2nd order) Butterworth filter. Joint kinematics (knee and ankle angles) and muscle-tendon unit (MTU) lengths were obtained from OpenSim software. For the running task, stance phase was defined as the time between the first and the last right foot contact on the treadmill. The mean of three cycles per participant was used for analysis. We calculated stance time, swing time and distance for the right leg to see any changes in running pattern. Fascicle length at the start and end of the stance phase was calculated, along with fascicle shortening, fascicle shortening velocity, and MTU lengthening/shortening during stance. For the latter, phase 1 and phase 2 were respectively defined as the lengthening and shortening of the MTU during the stance phase. For CMJ, ultrasound, force platform and motion capture data were analysed until take-off. Fascicle length at the start of unloading phase and at take-off, and also fascicle shortening, fascicle velocity, and MTU length during the unloading, the yielding+braking and the propulsion phases of jump were determined. Additionally, for the MTU, Propulsion 1 and Propulsion 2 phases were defined as the lengthening and the shortening of MTU during the concentric phase. Finally, in the hopping task, only contact time was processed. We calculated fascicle length at the start and at the end of contact time, fascicle and MTU

lengthening/shortening, and fascicle velocity during the eccentric and concentric phase of the contact time.

Statistical analysis

Normality of all data was checked with the Shapiro-Wilk test. T-tests were used to test the Time effect (PRE vs. POST), and thus of the training intervention in each group separately. To test the effect of the intervention type (*i.e.* SL vs. LL group effect), we performed an analysis of co-variance (ANCOVA) with POST as the dependent variable, PRE as the covariate, and the factor Group (SL vs. LL) as the fixed factor. The variables tested were $ISOM_{peak}$ at 0° and 10° of dorsiflexion, active fascicle length at 0° and 10° of dorsiflexion, ECC_{peak} , Achilles tendon stiffness, RFD_{0-50ms} , $RFD_{50-100ms}$, $RFD_{100-200ms}$, fascicle length and fascicle velocity during 0-50 ms, 50-100 ms and 100-200 ms time windows for single-joint plantar flexion tasks. For the running task, we tested stance time, swing time and swing distance, fascicle shortening and velocity, and MTU length variations during the stance phase. For the CMJ, we analysed the time of the unloading, yielding+braking and of the propulsion phases, fascicle shortening and fascicle velocity, and MTU length variations during the unloading, the yielding+braking and the propulsion phases. Variables tested for hops were fascicle and MTU length variations, as well as fascicle velocity during the eccentric and concentric phases. Figures were generated in GraphPad Prism (version 9; GraphPad Software, Inc., CA, US). Statistical significance was set at 0.05, data are presented as means and standard deviation.

RESULTS

Due to drop out ($n=3$) and injury ($n=2$), final results were obtained from 27 participants: 13 in the SL group (age 19.2 ± 1 years, height 172.2 ± 11 cm, weight 64.5 ± 11 kg) and 14 in the LL group (age 20.4 ± 2 years, height 174.2 ± 12 cm, weight 66.3 ± 11 kg).

Training effect on muscle and tendon mechanical properties

$ISOM_{peak}$, ECC_{peak} , active fascicle length, and Achilles tendon stiffness are shown in Table 6. For $ISOM_{peak}$, t-test revealed a time effect in both groups for the two ankle angles tested ($p<0.05$, +10.5% at 0° and $p<0.01$, +19.9% at 10° of dorsiflexion). ANCOVA revealed no group effect ($p=0.61$ at 0° and $p=0.44$ at 10° of dorsiflexion) dorsiflexion at these two ankle angles. No time effect was detected in both groups with t-test for active fascicle length at maximal torque for both angles ($p=0.31$ and $p=0.45$ for SL and LL at 0°, and $p=0.34$ and $p=0.59$ for SL and LL at 10°

of dorsiflexion). No group effect was found with ANCOVA ($p=0.98$ at 0° and $p=0.82$ at 10° of dorsiflexion). ECC_{peak} increased for both groups POST-training (t-test $p<0.05$), with an increase of 6% and 15.4% for SL and LL groups, respectively. No group effect ($p=0.26$) was found.

	SL		LL	
	PRE	POST	PRE	POST
$ISOM_{peak}$ (N.m)*	113.3 ± 39.3	128.0 ± 40.0	123.1 ± 29.6	132.9 ± 40.8
$Active_{FL}$ (cm)	3.82 ± 0.73	3.53 ± 0.70	3.74 ± 0.99	3.47 ± 0.94
$ISOM_{peak}$ (N.m)**	119.1 ± 28.4	139.8 ± 41.8	124.9 ± 44.4	152.8 ± 48.6
$Active_{FL}$ (cm)	4.53 ± 0.86	4.20 ± 0.80	4.42 ± 1.22	4.18 ± 1.18
Ecc_{peak} (N.m)*	145.19 ± 45.69	153.94 ± 57.19	146.56 ± 44.55	169.13 ± 58.86
Tendon stiffness (N.mm ⁻¹)**	349.85 ± 178.03	349.35 ± 123.87	278.75 ± 101.65	431.12 ± 136.83 [#]

Table 6: Muscle and tendon mechanical property changes PRE vs. POST-training for the short length group (SL) and long length group (LL). $ISOM_{peak}$ is maximal isometric torque, $Active_{FL}$ is fascicle length at maximal torque, Ecc_{peak} is peak eccentric torque. For angles positive value is dorsiflexion. * $p<0.05$ time effect, ** $p<0.01$ time effect, # $p<0.05$ group effect.

Triceps surae force-MTJ displacement relationships of both groups are shown in Figure 40. The t-test revealed a time effect ($p<0.01$) only for the LL group ($p=0.91$ for SL group), and the ANCOVA revealed a group effect ($p<0.05$) for the Achilles tendon stiffness.

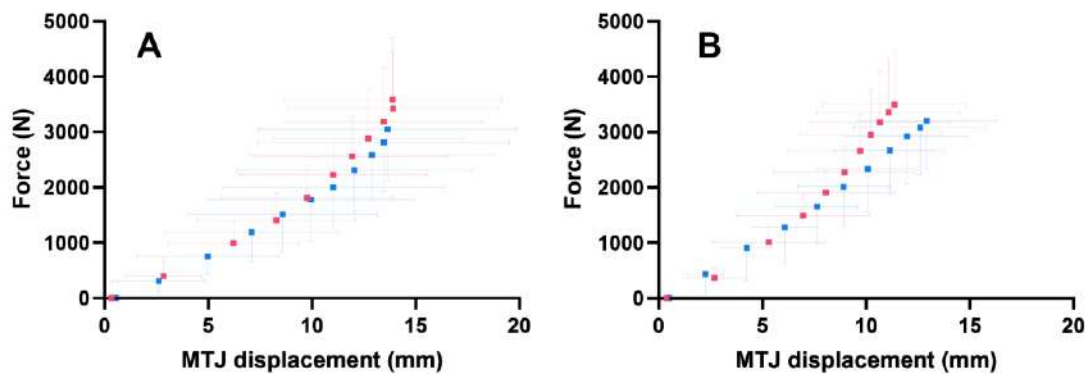


Figure 40: Relationship between triceps surae force and tendon elongation during ramp contractions for short length (A) and long length (B) groups PRE (blue) and POST (red) training. Force and MTJ displacement are taken every 10% of MVIC during ramp contraction (squares). The colored lines represent the standard deviation of MTJ displacement (horizontal lines) and of triceps surae force (vertical lines).

RFD and fascicle behaviour during explosive contractions

Data of RFD and associated fascicle length are depicted in Table 7. No time effect ($p=0.58$ to $p=0.98$), and no group effect ($p=0.49$ to $p=0.89$) were found whatever the time window considered. No time effect ($p=0.07$ to $p=0.96$), and no group effect ($p=0.09$ to $p=0.54$) were found for fascicle length and fascicle shortening velocity during RFD whatever the time window.

	SL		LL	
	PRE	POST	PRE	POST
$RFD_{0-50ms} (N.m.s^{-1})$	170.63 ± 82.47	148.04 ± 82.67	141.83 ± 63.79	140.03 ± 82.09
$RFD_{50-100ms} (N.m.s^{-1})$	526.00 ± 246.8	464.65 ± 241.68	457.85 ± 172.15	442.51 ± 216.07
$RFD_{100-200ms} (N.m.s^{-1})$	423.98 ± 112.38	425.35 ± 160.40	424.82 ± 132.64	425.71 ± 158.10
$Fl_{50ms} (cm)$	5.17 ± 0.82	5.11 ± 0.77	5.37 ± 1.00	5.31 ± 1.06
$Fl_{100ms} (cm)$	4.59 ± 0.76	4.58 ± 0.71	4.81 ± 0.93	4.84 ± 1.03
$Fl_{200ms} (cm)$	4.05 ± 0.72	4.01 ± 0.61	4.28 ± 0.89	4.28 ± 1.03
$Vf_{0-50ms} (cm.s^{-1})$	7.43 ± 2.22	6.75 ± 2.90	6.72 ± 1.82	6.20 ± 2.25
$Vf_{50-100ms} (cm.s^{-1})$	11.51 ± 2.83	10.58 ± 2.93	11.11 ± 3.80	9.45 ± 3.24
$Vf_{100-200ms} (cm.s^{-1})$	5.40 ± 1.28	5.76 ± 1.68	5.29 ± 2.45	5.55 ± 1.96

Table 7: Rate of Force Development (RFD), fascicle length (Fl) and velocity (Vf) data PRE and POST-training for short length (SL) and long length (LL) groups. Data are presented for 0-50ms, 50ms-100ms and 100ms-200ms time windows during explosive contractions. All data presented here revealed no significant effect of time, or group, or interaction.

Fascicle behaviour in submaximal running

Running stance and swing phases, flight time and step length amplitude analysis revealed no time effect ($p=0.09$ to $p=0.85$), and no group effect ($p=0.52$ to $p=0.98$). The contact times were 0.176 ± 0.032 s for SL group, and 0.157 ± 0.028 s for LL group. The swing times were 0.516 ± 0.040 s for the SL group and 0.550 ± 0.046 s for the LL group. The swing distances were 1.43 ± 0.12 m for the SL group and 1.53 ± 0.13 m for the LL group.

Change in the fascicle length during submaximal running is shown in Figure 41. T-tests revealed no time effect ($p=0.38$ and $p=0.61$ for SL group, $p=0.59$ and $p=0.65$ for LL group), and the ANCOVA revealed no group effect ($p=0.87$; $p=0.66$) for fascicle length at the start and at the end of the stance phase, respectively.

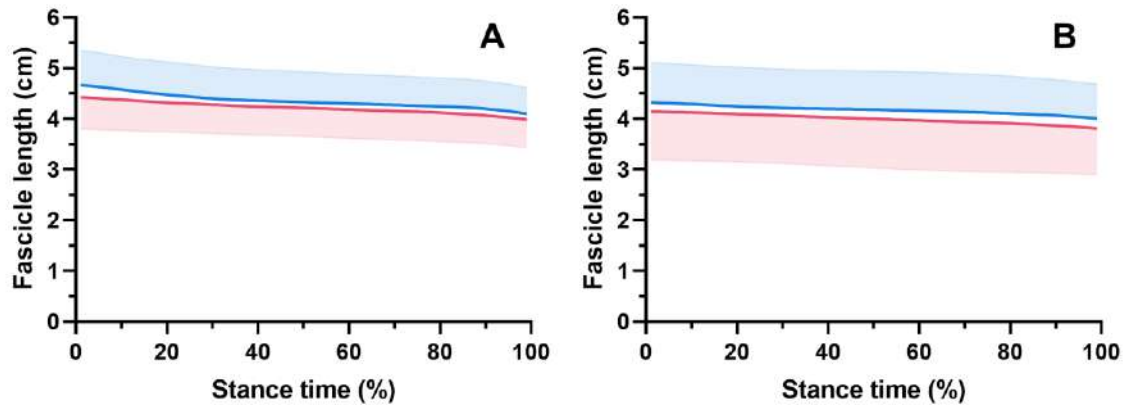


Figure 41: Fascicle behaviour during stance time (%) in submaximal running for short length (A) and long length (B) groups PRE (blue) and POST (red) training. Plain lines are means and shaded areas are standard deviation.

Total fascicle and MTU length changes in each phase are illustrated in Figure 42. T-tests revealed no effect of time for fascicle shortening ($p=0.27$ for SL group and $p=0.84$ for LL group), MTU lengthening during phase 1 of stance ($p=0.35$ for SL group and $p=0.30$ for LL group), and MTU shortening during phase 2 of stance ($p=0.42$ for SL group and $p=0.77$ for LL group). ANCOVA revealed no group effect for all of these variables ($p=0.12$ to $p=0.75$).

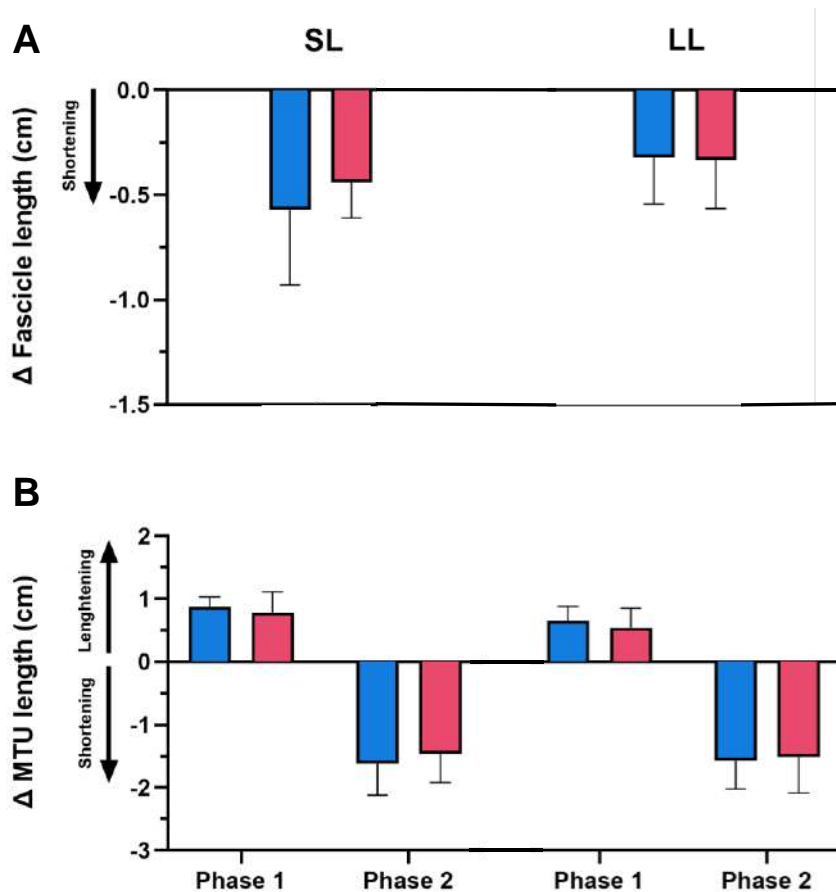


Figure 42: Fascicle (A) and MTU (B) length variations during submaximal running for SL (left) and LL (right) groups PRE (blue) and POST (red) training. For fascicles, graphs represent shortening throughout stance phase. For MTU, graphs represent length variations during the first part of stance (Phase 1) and the second part of stance (Phase 2). Data are means and SD.

Fascicle behaviour during hopping

No effect of time ($p=0.74$ for SL group and $p=0.77$ for LL group), or group ($p=0.86$) were found in jump height. SL group jumped at 18.1 ± 6.2 cm PRE-training and at 17.4 ± 5.1 cm POST-training. LL group jumped at 17.8 ± 4.7 cm PRE and at 17.3 ± 1.3 cm POST. The independent t-tests revealed no time effect ($p=0.46$ for SL group and $p=0.93$ for LL group), and the ANCOVA revealed no group effect ($p=0.62$) for peak relative power. For SL group, peak relative power was of 35.86 ± 7.80 W.kg⁻¹ PRE-training and of 38.10 ± 7.48 W.kg⁻¹ POST-training. For LL group, peak relative power was of 36.94 ± 7.21 W.kg⁻¹ PRE-training and of 37.20 ± 7.27 W.kg⁻¹ POST-training. Statistical analysis revealed no effect of time ($p=0.72$ for SL group and $p=0.22$ for LL group), or group ($p=0.18$) for contact time. For SL group, contact time was of 0.204 ± 0.028 s PRE-training and of 0.207 ± 0.024 s POST-training. For LL group, contact time was of 0.207 ± 0.026 s PRE-training and of 0.195 ± 0.023 s POST-training.

Fascicle behaviour during contact time of hopping is illustrated in Figure 43. No effect of time ($p=0.21$ to $p=54$) or group ($p=0.08$ to $p=0.12$) was detected by statistical analysis for fascicle length at the start of contact time, at the end of eccentric phase, and at the end of concentric phase.

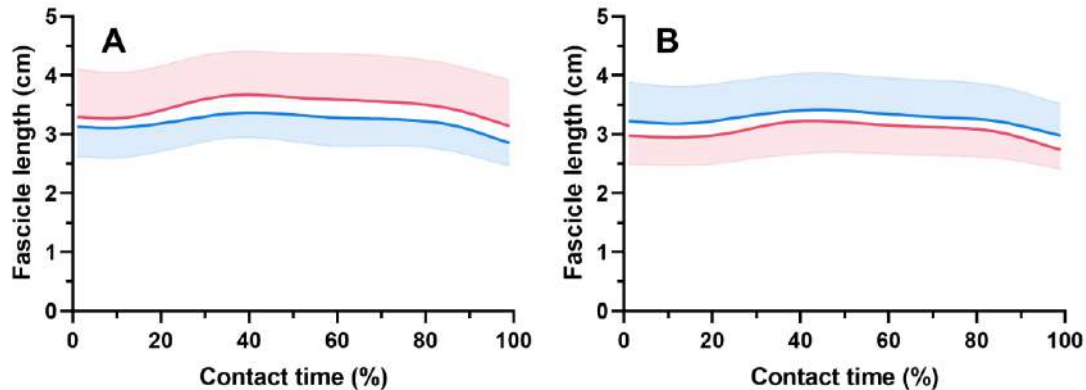


Figure 43: Fascicle behaviour during contact time (%) in maximal hopping for short length (A) and long length (B) groups PRE (blue) and POST (red) training. Plain lines are means and shaded areas are standard deviation.

Fascicle length, fascicle velocity and MTU length variation are presented in Figure 44. T-tests revealed no significant effect of time ($p=0.12$ for SL group, $p=0.85$ for LL group), and the ANCOVA revealed no effect of group ($p=0.31$) for fascicle lengthening, as well as for fascicle shortening ($p=0.75$ for SL group, $p=0.87$ for LL group; $p=0.84$ for time and group effect, respectively). For fascicle velocity, we found no effect of time ($p=0.44$ to $p=0.81$), or group ($p=0.58$; $p=0.45$) for lengthening and shortening phases, respectively. Finally, statistical analysis revealed no time effect ($p=0.08$ to $p=0.94$) or group effect ($p=0.10$ and $p=0.88$) for MTU length during eccentric phase, and during concentric phase of contact time, respectively.

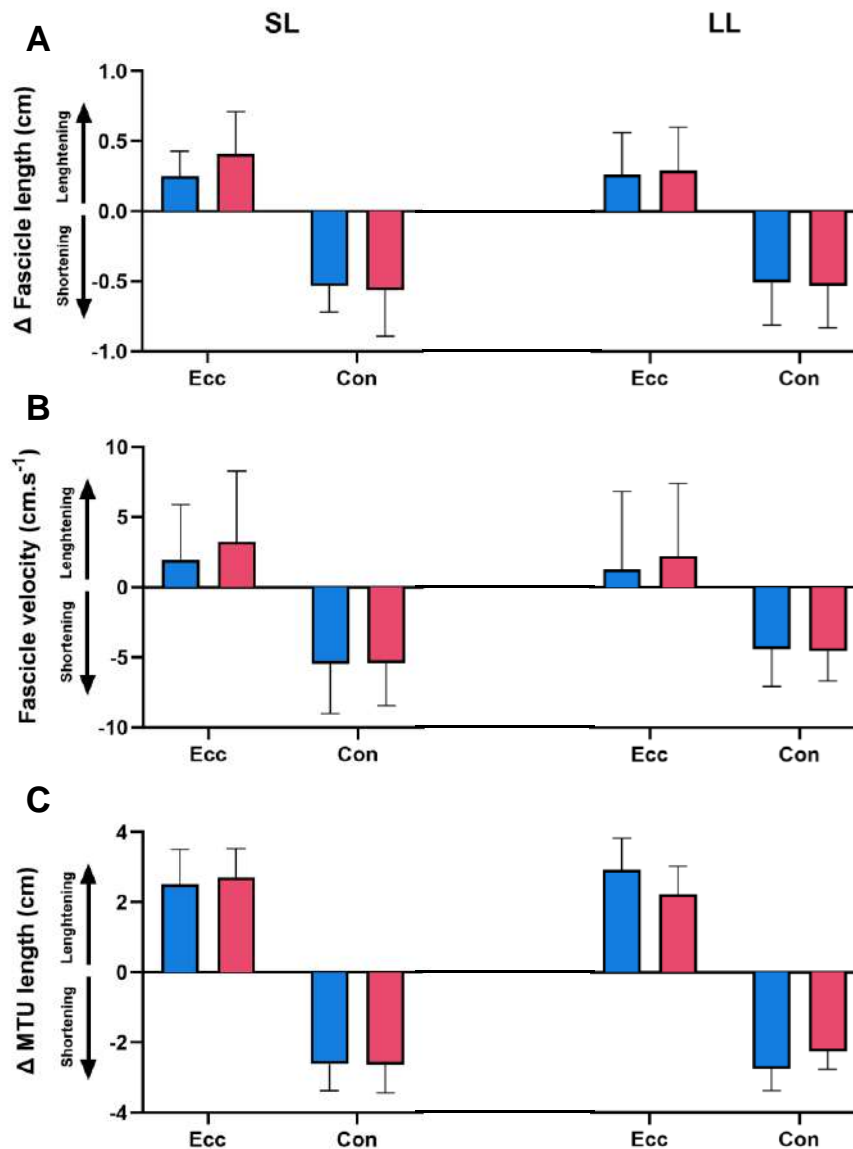


Figure 44: Fascicle length (A), fascicle velocity (B) and MTU length (C) variations during maximal hopping for SL (left) and LL (right) groups PRE (blue) and POST (red) training. Ecc corresponds to the eccentric phase and Con to the concentric phase of hopping. Data are means and SD.

Fascicle behaviour during countermovement jump

For jump height, the t-test revealed no time effect for both groups ($p=0.32$ and $p=0.97$ for SL and LL group, respectively), and the ANCOVA revealed no group effect ($p=0.07$). SL group jumped at 31.1 ± 6.0 cm in PRE and at 28.9 ± 4.8 cm in POST. LL group jumped at 29.0 ± 3.5 cm in PRE and at 29.1 ± 0.8 cm in POST. Statistical analysis of unloading, yielding+braking and propulsion phase times revealed no time effect ($p=0.50$ to $p=0.97$), or group effect ($p=0.33$ to $p=0.41$). Unloading time for SL group was of 0.095 ± 0.010 s in PRE and of 0.101 ± 0.013 s in POST. For LL group, unloading time was of 0.103 ± 0.012 s in PRE and of 0.104 ± 0.011 s in POST. The yielding+braking times for SL group were 0.323 ± 0.093 s in PRE and of 0.285 ± 0.137 s in

POST. For LL group, yielding+braking time was of 0.349 ± 0.138 s in PRE and of 0.300 ± 0.173 s in POST. Propulsion time for SL group was of 0.242 ± 0.038 s PRE and 0.241 ± 0.043 s POST, and was of 0.236 ± 0.038 s PRE and 0.228 ± 0.034 s POST for LL group.

Fascicle length during CMJ is presented in Figure 45. Statistical analysis revealed no time effect ($p=0.37$ to $p=0.94$) or group effect ($p=0.18$ and $p=0.46$) for fascicle length at the start of unloading phase, and at take-off, respectively.

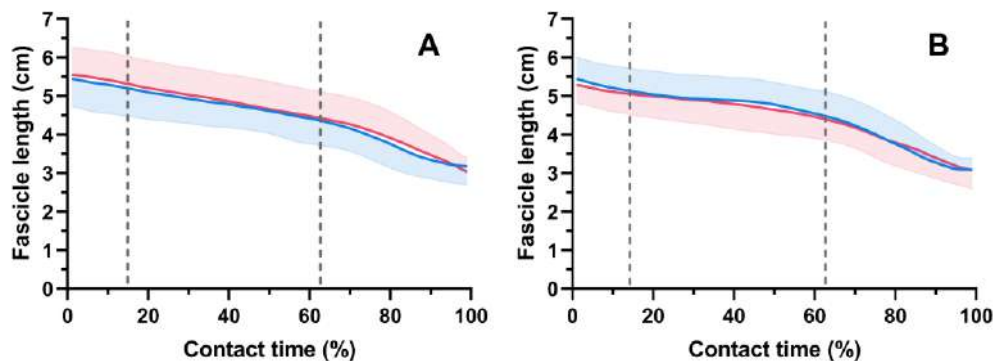


Figure 45: Fascicle behaviour during contact time (%) in maximal countermovement jump for short length (A) and long length (B) groups PRE (blue) and POST (red) training. The dotted lines represent the start of the yielding+braking phase (left), and the start of the propulsion phase (right) of the jump. The plain lines are means and the shaded areas are standard deviation.

Total shortening and mean velocity of fascicles, as well as MTU length variations during the unloading, the yielding+braking and the propulsion phases of CMJ are illustrated in Figure 46. The t-test revealed no effect of time ($p=0.17$ to $p=0.93$), and the ANCOVA revealed no effect of group ($p=0.21$ to $p=0.47$) for fascicle shortening during unloading, yielding+braking and propulsion phases. For fascicle velocity, statistical analysis revealed no effect of time ($p=0.21$ to $p=0.75$), or group ($p=0.73$ to $p=0.81$) for the unloading, the yielding+braking and the propulsion phases. For MTU, t-tests revealed no effect of time ($p=0.35$ to $p=0.98$), and ANCOVA revealed no effect of group ($p=0.20$ to $p=0.77$) for the unloading phase, the yielding+braking phase, and for Propulsion 1 and Propulsion 2.

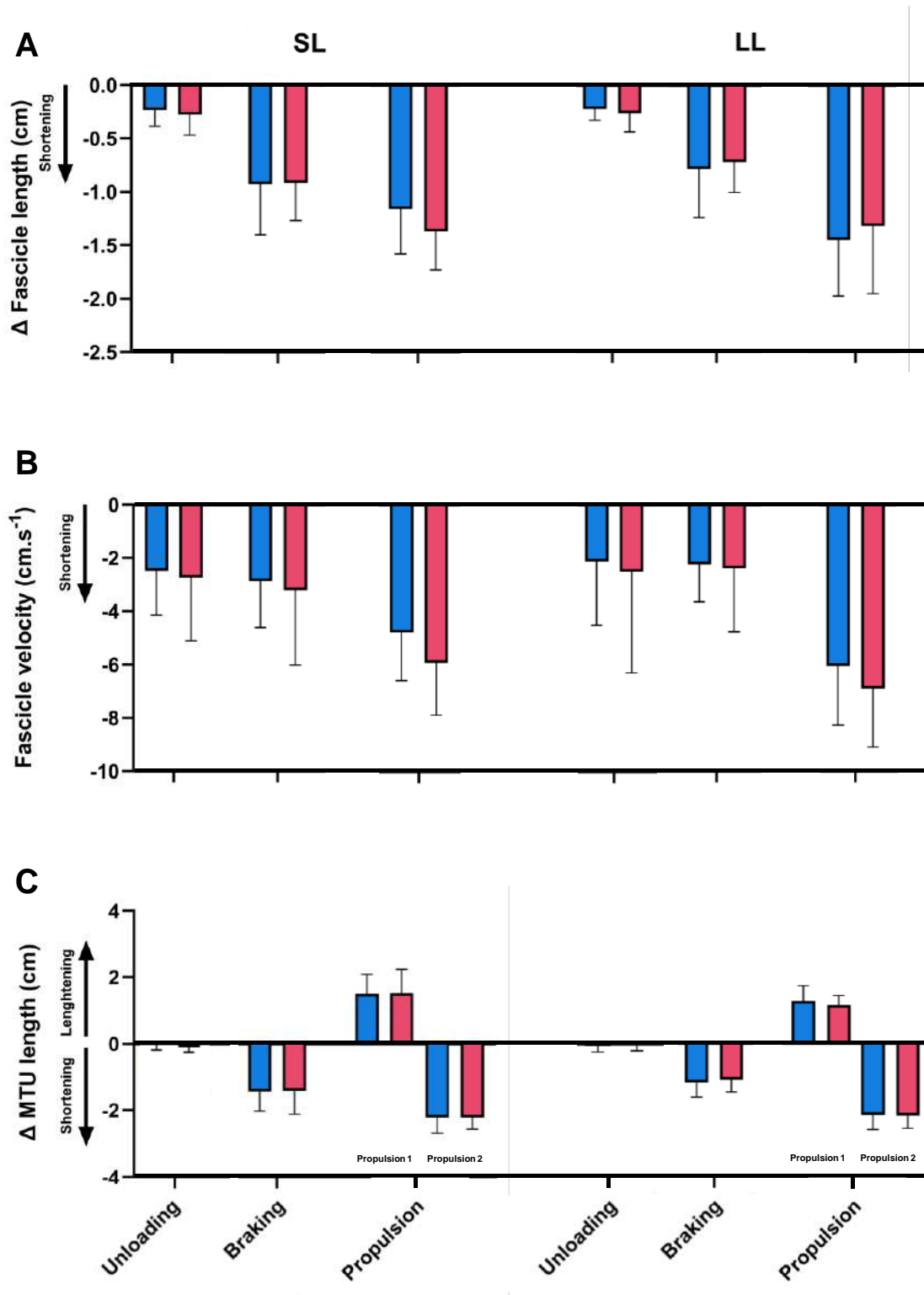


Figure 46: Fascicle length (A), fascicle velocity (B) and MTU length (C) variations during maximal countermovement jump for SL (left) and LL (right) groups PRE (blue) and POST (red) training. Unloading, Braking and Propulsion represent the different phases of contact time. For MTU, graphs show length variations in the unloading phase, the yielding+braking phase, and in the first part of the propulsion phase (Propulsion 1) and in the second part of the propulsion phase (Propulsion 2). Data are means and SD.

DISCUSSION

This study was the first to analyse the effect of eccentric training at different muscle lengths on fascicle dynamic behaviour across various functional tasks. Our results demonstrated a similar increase of $ISOM_{peak}$ and Ecc_{peak} for both groups, and an increase in Achilles tendon stiffness (+54%) only in the group trained at long fascicle length. These changes were not associated with alterations in fascicle dynamics, regardless of the task, differing with our hypothesis.

Muscle and tendon mechanical properties

The increase of $ISOM_{peak}$ and Ecc_{peak} reported in both groups after training intervention is in accordance with previous work done on the gastrocnemius medialis muscle (Duclay *et al.*, 2009; Geremia *et al.*, 2018b). As previously mentioned, this study is part of a larger project in which we evaluated the effect of eccentric training at different muscle lengths on multiple scales. In a recently published study, we demonstrated that an increase in passive fascicle length occurred only in the LL group (+8.5%; see Bizet *et al.*, 2025 for more details). This change in fascicle length was reported only for range of angles for which there is no passive tension (*i.e.* from $39.5 \pm 0.7^\circ$ to $36.8 \pm 0.8^\circ$ of plantar flexion). At 0° of plantar flexion however, we did not observe significant difference in passive fascicle length for both groups POST-training. This result differs from the studies of Duclay *et al.* (2009) and of Geremia *et al.* (2019), who reported an increase of 6.8% and of 13.2% in passive fascicle length at 0° of plantar flexion, respectively, after eccentric training of *triceps surae*. This discrepancy could be attributed to the training duration, the type of exercises used, and the population tested. Both previous studies performed the training on the full ankle range of motion. The study of Geremia *et al.* (2019) lasted 12 weeks and was only done on an isokinetic dynamometer and carried out on a physically active population, while the work of Duclay *et al.* (2009) used leg press during 7 weeks and calf machines on a recreational population. In contrast, our study lasted 8 weeks, used primarily the smith machine and the inclined leg press exercises, and was carried out on a physically active population. These differences in the training protocol and the population might partly explain our results.

The increase in the Achilles tendon stiffness found in the current study is within the range of results obtained after eccentric training protocols. Indeed, Ishigaki & Kubo (2018) found no significant change in tendon stiffness after 12 weeks of training, whereas Fouré *et al.* (2013) found an increase of 16.4% following 14 weeks and Geremia *et al.* (2018a) reported an increase

of about 69% after 8 weeks of training. An interesting finding of our study is the alteration of tendon stiffness observed only in the LL group, which may be related to greater Achilles tendon strain during training. Indeed, it has been demonstrated that a strain higher than 4.5% is necessary to induce changes in tendon mechanical properties (Arampatzis *et al.*, 2007). Strain is probably not sufficient in the SL group to induce changes in Achilles tendon stiffness in the present study.

Fascicle behaviour during explosive contractions

The training intervention did not induce any alterations of RFD for both groups. This result is not in agreement with our hypothesis, as we expected that RFD would change in the LL group. Indeed, an increase in fascicle length, which could be mainly attributed in this study to an increase of the serial sarcomere number (Bizet *et al.*, 2025), may induce an increase of the maximal shortening velocity of fascicles (Blazevich, 2006). Associated to the increase of maximal torque due to training, we argued that it would induce a right shift of the force-velocity relationship of the fascicles (Hauraix *et al.*, 2015), with an increase of torque at a same velocity in POST compared to PRE. According to the operating fascicle shortening velocity during RFD looked through the prism of the force-velocity relationship (Hager *et al.*, 2020), a shift of this relationship would enable fascicles to operate at slower relative velocity during explosive contractions, and therefore produce more force, increasing RFD. To our knowledge, this is the first study to investigate the effect of eccentric training on plantar flexors RFD. Other studies focused on the knee extensors and showed an increase in RFD after 8 weeks (Oliveira *et al.*, 2016), 6 weeks (Cadore *et al.*, 2014) and 10 weeks (Blazevich *et al.*, 2008) of eccentric training at fast, moderate and slow velocity, respectively. Only the study of Blazevich *et al.* (2009) demonstrated a diminution of knee extensors RFD (*i.e.*, early RFD 0-30 ms) after a training period associated with an increase of fascicle length at rest. The absence of alterations in our study might be attributed to the measurement of RFD at a 0° plantar flexion, where the resting fascicle length remained unchanged in both groups after training. Similarly, as is commonly proposed, we measured mean tendon stiffness between 50% and 100% of MVIC, which corresponds to a force developed beyond the final time window analysed in this study. Therefore, our results may also be explained by the lack of changes in the tendon force-length curve within the torque range analysed in RFD contractions (<50% MVIC, see Figure 40). The absence of change in RFD in our study may not be explained by the relatively low velocity used during training compared to the ones of Blazevich *et al.* (2008) or

Oliveira *et al.* (2016). Indeed, RFD alterations with training depend of the objective to produce a high level of force in a short amount of time (Maffiuletti *et al.*, 2016). In the present study, participants had to produce a high amount of force (*i.e.* 1-RM) in a short time period at the beginning of the eccentric contraction when they switched from two legs to a one leg position (*i.e.* see method). This should have been sufficient to trigger adaptations.

Muscle-tendon behaviour during submaximal running

Fascicles act quasi-isometrically, with little shortening, during the stance phase in PRE and POST, similarly to the studies of Ishikawa *et al.* (2007) and Lai *et al.* (2018). No time or group effect was found for any variables, demonstrating that eccentric training performed in our study did not impact dynamic fascicle behaviour during running. This is in line with Duclay *et al.* (2009), where longer fascicles measured in passive conditions after eccentric training were not associated with changes in fascicle length during submaximal contractions. Other studies focused on muscle-tendon behaviour in submaximal running following isometric training also found no modifications of fascicle behaviour post-training (Albracht & Arampatzis, 2013; Werkhausen *et al.*, 2019). Interestingly, by tracking the myotendinous junction displacement, Werkhausen *et al.* (2019) reported changes in the tendon length and, consequently, in tendon recoil after training, concluding to an increase of storage-restitution of elastic energy in the second part of stance phase. Therefore, further studies should assess tendon behaviour following eccentric training at long muscle lengths to observe if it induces change in storage-release of energy.

Muscle-tendon interactions in maximal hopping

During contact time of hopping, fascicles actively lengthen in the first part corresponding to braking, with a larger lengthening of MTU, permitting storage of tendon elastic energy. Then fascicles, and in a larger way MTU, shorten in the second part, releasing the energy in tendon for propulsion upward (Dick *et al.*, 2021; Farris *et al.*, 2013). Jump height and peak relative power were unaffected by eccentric training for both groups. These results were unexpected considering the large contribution of ankle joint in this task due to the restriction of knee angle, and regarding the increase of jump height reported in previous studies (Hirayama *et al.* (2017); Kubo *et al.* (2021)). Both studies performed plyometric training on a sledge apparatus using one leg and demonstrated an increase of Achilles tendon stiffness. This was coupled with a decrease in fascicle velocity in the study by Hirayama *et al.* (2017), and an

increase in active muscle stiffness in the study by Kubo *et al.* (2021). In our study fascicle velocity did not change, in line with Kubo *et al.* (2021) but not with the study of Hirayama *et al.* (2017). Also, these two studies permitted a larger ankle range of motion particularly related to the braking phase (higher dorsiflexion) than in our study without changes in knee flexion thanks to the sledge apparatus. This could create a greater storage-recoil of elastic energy in the series elastic element and therefore a higher jump performance. Likewise, these studies fixed the thigh to the sledge apparatus, which limited the contribution of knee joint. In our study, we did not fix this joint, permitting a little knee angle during contact time. This could have reduced the lengthening of fascicles and of the MTU, and thus the storage of tendon elastic energy. Nevertheless, we did not observe differences in fascicle or MTU lengthening in POST for either group, indicating no change in joint kinematics during hopping and confirming that tendon elastic energy storage and recoil remained unchanged after training.

Fascicle behaviour during maximal countermovement jump

Fascicles exhibited a low total shortening in the yielding+braking phase and a larger shortening in the propulsion phase associated with low change of MTU length, enabling storage of energy in the Achilles tendon before releasing it just before take-off (Kurokawa *et al.*, 2003; Farris *et al.*, 2016). Regarding the training effect, to our knowledge, only one study investigated the effect of training on jump height and fascicle dynamics during countermovement jump (Hoffman *et al.*, 2022), but on the vastus, a more proximal and powerful muscle than GM. They reported a decrease in fascicle velocity following combined strength and explosive training, associated with a greater storage-recoil of elastic energy in the patellar tendon, increasing jump height performance. In this study, we did not observe a decrease in GM total fascicle shortening during the propulsion phase for the LL group after training, nor any alteration in fascicle shortening velocity for either group. This discrepancy could be explained by the lower contribution of ankle joint in comparison of knee joint to positive work (Williams *et al.*, 2018). Indeed, the ankle joint mainly contributes to continue to accelerate the centre of mass at the end of the propulsion phase, whereas hip and knee joints mainly produce the positive work (Van Igen Schenau, 1989). This is in line with the lack of change in jump height in both groups after training.

Limitations

First, this study did not compare the results obtained in both groups with a control group, which would have been beneficial to check the measurement error and better conclude on the training effect. However, the primary aim of this study was to compare two modalities of training (*i.e.* short vs. long muscle length) and their effect on muscle-tendon interactions during various tasks. Moreover, considering i) the good reliability of fascicle length measurement in the literature with similar methods (Aggeloussis *et al.*, 2010; Giannakou *et al.*, 2011; Kwah *et al.*, 2013; Mornas *et al.*, 2024; Van Hooren *et al.*, 2020), and ii) the particular cautions taken to compare PRE and POST data (see method), the measurement error would have been minimized. Nevertheless, we cannot totally exclude that measurement errors may have induced a type II error and that significant differences may still exist. However, it is important to note that all our PRE and POST results are very similar. Therefore, if significant differences may exist, they should be of a very small magnitude, and thus, very hard to detect with our method. Also, they would be of a limited physiological significance.

Second, the increases of passive fascicle length and of ISOM_{peak} after training were lower than expected compared to previous studies (Duclay *et al.*, 2009; Geremia *et al.*, 2018b; Geremia *et al.*, 2019). As mentioned earlier, this could be attributed to the characteristics of the population and/or the type of exercises used in our training. However, the training modalities and devices (*i.e.* Smith machine and inclined leg press mainly) were voluntarily chosen to be more in line with exercises commonly performed in strength and conditioning programs, which may be transferred with athletes and patient. The fact that ecological exercises would induce less adaptations should be confirmed by comparing it with fascicle length adaptations following training on single-joint dynamometer. Another hypothesis for the low alteration of fascicle length in POST compared to other studies could be the lower amount of work performed for both groups due to the small range of motion during training (*i.e.* 30°), in comparison to Duclay *et al.* (2009) and of Geremia *et al.* (2019), performing a range of motion of 60° and 50°, respectively. However, this range of motion was voluntarily chosen to compare two groups trained at different muscle lengths, and therefore to specifically induce a very high strain for the LL group, which is an important parameter to trigger adaptations (Blazevich *et al.*, 2025; Kassiano *et al.*, 2022). Moreover, two other protocol characteristics were beneficial to potentiate training effects: i) the high load and high volume imposed during training (*i.e.* 1-RM evaluated every two sessions, and 1100 contractions in total), ii) the similar to larger time under tension in our study (*i.e.* 3 seconds) compared to the

others (*i.e.* ~3 seconds for Duclay *et al.* (2009) and <2 seconds for Geremia *et al.* (2019)). Therefore, we are confident that, even if the fascicle work would be partially limited due to this 30° range of motion, the high load and volume, the high strain (particularly in LL group) and the long time under tension may have been suitable to trigger adaptations.

Third, the small changes in fascicle length observed in the present study for LL group may be partly related to a different fascicle behaviour during training exercises than expected. Indeed, some studies demonstrated that the tendinous tissues can buffer the eccentric behaviour of fascicle during eccentric tasks (Hollville *et al.*, 2019; Werkhausen *et al.*, 2017). Considering Achilles tendon compliance, the exercises used in the present study probably induced a larger deformation of the tendon than of the fascicles, supporting the large increase in tendon stiffness reported in our study. However, a recent study showed that a pre-activation before an eccentric contraction induces a stretch of tendon (Tecchio *et al.*, 2024). This stretch increases tendon stiffness, which reduces its buffering capacity and leads to greater fascicle lengthening. In our study, participants held the starting position for about one second to transition from a bilateral to a unilateral stance, creating a pre-activation effect. Therefore, we can presume that the exercises performed in our study induced significant active fascicle lengthening during eccentric contractions in the LL group.

Four, we did not measure muscle activity in this study. This could have been useful for better assessing the training effects on RFD, as increased muscle activity has been linked to improvements in early RFD (Maffiuletti *et al.*, 2016). Also, muscle coordination during multi-joint task would have been interesting to analyse for CMJ and hopping tasks, considering its effect on muscle-tendon interactions. Indeed, Hirayama *et al.* (2017) highlighted an increase of electromyographic activity of *triceps surae* muscles during the braking phase of hopping resulting in a greater force production, and contributing to the higher performance measured POST-training.

CONCLUSION

This study demonstrated that eccentric training performed at different muscle lengths induced a similar increase of isometric and eccentric peak torque for short and long muscle length groups, whereas Achilles tendon stiffness increased only in the long muscle length group. These alterations, coupled with an increase in fascicle length at rest did not modify the dynamic behaviour of fascicles during single-joint explosive contractions, multi-joint

submaximal running and multi-joint maximal hopping and CMJs. Future experimental studies should investigate changes in fascicle behaviour during functional tasks in other muscle groups that exhibit greater increases in fascicle length after eccentric training and contribute more to those tasks, such as the quadriceps femoris or hamstrings.

REFERENCES

- Aggeloussis, N., Giannakou, E., Albracht, K., & Arampatzis, A. (2010). Reproducibility of fascicle length and pennation angle of gastrocnemius medialis in human gait *in vivo*. *Gait and Posture*, 31(1), 73–77. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2009.08.249>
- Albracht, K., & Arampatzis, A. (2013). Exercise-induced changes in *triceps surae* tendon stiffness and muscle strength affect running economy in humans. *European Journal of Applied Physiology*, 113(6), 1605–1615. <https://doi.org/10.1007/s00421-012-2585-4>
- Andrews, M. H., S., A. P., Gurchiek, R. D., Pincheira, P. A., Chaudhari, A. S., Hodges, P. W., Lichtwark, G. A., & Delp, S. L. (2025). Multiscale hamstring muscle adaptations following 9 weeks of eccentric training. *Journal of Sport and Health Science*, 14, 100996. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2024.100996>
- Arampatzis, A., Karamanidis, K., & Albracht, K. (2007). Adaptational responses of the human Achilles tendon by modulation of the applied cyclic strain magnitude. *Journal of Experimental Biology*, 210(15), 2743–2753. <https://doi.org/10.1242/jeb.003814>
- Bizet, B., Nordez, A., Tallio, T., Lacourpaille, L., Cattagni, T., Colard, J., Betus, Y., Dorel, S., Sarcher, A., Seynnes, O. R., Andrade, R. J. (2025). Eight weeks of eccentric training at long-muscle length increases fascicle length independently of adaptations in passive mechanical properties. *J Appl Physiol*. (accepted)
- Blazevich, A. J. (2006). Effects of Physical Training and Detraining, Immobilisation, Growth and Aging on Human Fascicle Geometry. In *Sports Med* (Vol. 36, Issue 12).
- Blazevich, A. J., Cannavan, D., Coleman, D. R., & Horne, S. (2007). Influence of concentric and eccentric resistance training on architectural adaptation in human quadriceps muscles. *Journal of Applied Physiology*, 103(5), 1565–1575. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00578.2007>
- Blazevich, A. J., Cannavan, D., Horne, S., Coleman, D. R., & Aagaard, P. (2009). Changes in muscle force-length properties affect the early rise of force *in vivo*. *Muscle and Nerve*, 39(4), 512–520. <https://doi.org/10.1002/mus.21259>
- Blazevich, A. J., Horne, S., Cannavan, D., Coleman, D. R., & Aagaard, P. (2008). Effect of contraction mode of slow-speed resistance training on the maximum rate of force development in the human quadriceps. *Muscle and Nerve*, 38(3), 1133–1046. <https://doi.org/10.1002/mus.21021>
- Bohm, S., Schroll, A., Mersmann, F., Arampatzis, A., & Bohm, S. (2024). The Journal of Physiology Assessment and modelling of the activation-dependent shift in optimal length of the human soleus muscle *in vivo* Key points. *J Physiol*, 0, 1–14. <https://doi.org/10.1113/JP285986#support-information-section>
- Bolsterlee, B., Veeger, H. E. J., Van Der Helm, F. C. T., Gandevia, S. C., & Herbert, R. D. (2015). Comparison of measurements of medial gastrocnemius architectural parameters from ultrasound and diffusion tensor images. *Journal of Biomechanics*, 48(6), 1133–1140. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2015.01.012>

- Cadore, E. L., González-Izal, M., Pallarés, J. G., Rodríguez-Falces, J., Häkkinen, K., Kraemer, W. J., Pinto, R. S., & Izquierdo, M. (2014). Muscle conduction velocity, strength, neural activity, and morphological changes after eccentric and concentric training. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 24(5), e343–e352. <https://doi.org/10.1111/sms.12186>
- Catelli, D. S., Wesseling, M., Jonkers, I., & Lamontagne, M. (2019). A musculoskeletal model customized for squatting task. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 22(1), 21–24. <https://doi.org/10.1080/10255842.2018.1523396>
- Delp, S. L., Anderson, F. C., Arnold, A. S., Loan, P., Habib, A., John, C. T., Guendelman, E., & Thelen, D. G. (2007). OpenSim: Open-source software to create and analyze dynamic simulations of movement. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 54(11), 1940–1950. <https://doi.org/10.1109/TBME.2007.901024>
- Dick, T. J. M., Clemente, C. J., Punith, L. K., & Sawicki, G. S. (2021). Series elasticity facilitates safe plantar flexor muscle-tendon shock absorption during perturbed human hopping. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1947). <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0201>
- Duclay, J., Martin, A., Duclay, A., Cometti, G., & Pousson, M. (2009). Behavior of fascicles and the myotendinous junction of human medial gastrocnemius following eccentric strength training. *Muscle and Nerve*, 39(6), 819–827. <https://doi.org/10.1002/mus.21297>
- Farris, D. J., & Lichtwark, G. A. (2016). UltraTrack: Software for semi-automated tracking of muscle fascicles in sequences of B-mode ultrasound images. *Computer Methods and Programs in Biomedicine*, 128, 111–118. <https://doi.org/10.1016/j.cmpb.2016.02.016>
- Farris, D. J., Lichtwark, G. A., Brown, N. A. T., & Cresswell, A. G. (2016). The role of human ankle plantar flexor muscle-tendon interaction and architecture in maximal vertical jumping examined *in vivo*. *Journal of Experimental Biology*, 219(4), 528–534. <https://doi.org/10.1242/jeb.126854>
- Farris, D. J., Robertson, B. D., & Sawicki, G. S. (2013). Elastic ankle exoskeletons reduce soleus muscle force but not work in human hopping. *J Appl Physiol*, 115, 579–585. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00253.2013.-Inspired>
- Fouré, A., Nordez, A., & Cornu, C. (2013). Effects of eccentric training on mechanical properties of the plantar flexor muscle-tendon complex. *J Appl Physiol*, 114, 523–537. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01313.2011.-Eccentric>
- Franchi, M. V., Atherton, P. J., Reeves, N. D., Flück, M., Williams, J., Mitchell, W. K., Selby, A., Beltran Valls, R. M., & Narici, M. V. (2014). Architectural, functional and molecular responses to concentric and eccentric loading in human skeletal muscle. *Acta Physiologica*, 210(3), 642–654. <https://doi.org/10.1111/apha.12225>
- Frizziero, A., Trainito, S., Oliva, F., Nicoli Aldini, N., Masiero, S., & Maffulli, N. (2014). The role of eccentric exercise in sport injuries rehabilitation. *British Medical Bulletin*, 110(1), 47–75. <https://doi.org/10.1093/bmb/ldu006>

- Fukashiro, S., Hay, D. C., & Nagano, A. (2006). Biomechanical Behavior of Muscle-Tendon Complex During Dynamic Human Movements. In *Journal of Applied Biomechanics* (Vol. 22).
- Geremia, J. M., Baroni, B. M., Bini, R. R., Lanferdini, F. J., de Lima, A. R., Herzog, W., & Vaz, M. A. (2019). *Triceps surae* Muscle Architecture Adaptations to Eccentric Training. *Frontiers in Physiology*, 10. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.01456>
- Geremia, J. M., Baroni, B. M., Bobbert, M. F., Bini, R. R., Lanferdini, F. J., & Vaz, M. A. (2018). Effects of high loading by eccentric *triceps surae* training on Achilles tendon properties in humans. *European Journal of Applied Physiology*, 118(8), 1725–1736. <https://doi.org/10.1007/s00421-018-3904-1>
- Geremia, J. M., Baroni, B. M., Lanferdini, F. J., Bini, R. R., Sonda, F. C., & Vaz, M. A. (2018). Time course of neuromechanical and morphological adaptations to *triceps surae* isokinetic eccentric training. *Physical Therapy in Sport*, 34, 84–91. <https://doi.org/10.1016/j.ptsp.2018.09.003>
- Giannakou, E., Aggeloussis, N., & Arampatzis, A. (2011). Reproducibility of gastrocnemius medialis muscle architecture during treadmill running. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 21(6), 1081–1086. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2011.06.004>
- Guex, K., Degache, F., Morisod, C., Saily, M., & Millet, G. P. (2016). Hamstring architectural and functional adaptations following long vs. short muscle length eccentric training. *Frontiers in Physiology*, 7(AUG). <https://doi.org/10.3389/fphys.2016.00340>
- Hager, R., Poulard, T., Nordez, A., Dorel, S., & Guilhem, X. G. (2020). Influence of joint angle on muscle fascicle dynamics and rate of torque development during isometric explosive contractions. *J Appl Physiol*, 129, 569–579. <https://doi.org/10.1152/jappl>
- Hauraix, H., Nordez, A., Guilhem, G., Rabita, G., & Dorel, S. (2015). *In vivo* maximal fascicle-shortening velocity during plantar flexion in humans. *J Appl Physiol*, 119, 1262–1271. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00542.2015.-Interindividual>
- Hinks, A., Franchi, M. V., & Power, G. A. (2023). Ultrasonographic measurements of fascicle length overestimate adaptations in serial sarcomere number. *Experimental Physiology*, 108(10), 1308–1324. <https://doi.org/10.1113/EP091334>
- Hirayama, K., Iwanuma, S., Ikeda, N., Yoshikawa, A., Ema, R., & Kawakami, Y. (2017). Plyometric training favors optimizing muscle-tendon behavior during depth jumping. *Frontiers in Physiology*, 8(JAN). <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00016>
- Hoffman, B. W., Raiteri, B. J., Connick, M. J., Beckman, E. M., Macaro, A., Kelly, V. G., & James, L. P. (2022). Altered countermovement jump force profile and muscle-tendon unit kinematics following combined ballistic training. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 32(10), 1464–1476. <https://doi.org/10.1111/sms.14211>
- Hollville, E., Nordez, A., Guilhem, G., Lecompte, J., & Rabita, G. (2019). Interactions between fascicles and tendinous tissues in gastrocnemius medialis and vastus lateralis during drop landing. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 29(1), 55–70. <https://doi.org/10.1111/sms.13308>

- Ishigaki, T., & Kubo, K. (2018). Effects of eccentric training with different training frequencies on blood circulation, collagen fiber orientation, and mechanical properties of human Achilles tendons *in vivo*. *European Journal of Applied Physiology*, 118(12), 2617–2626. <https://doi.org/10.1007/s00421-018-3985-x>
- Ishikawa, M., & Komi, P. V. (2008). Muscle Fascicle and Tendon Behavior During Human Locomotion Revisited. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 36, 193–199. <https://doi.org/10.1097/JES.0b013e3181878417>
- Ishikawa, M., Pakaslahti, J., & Komi, P. V. (2007). Medial gastrocnemius muscle behavior during human running and walking. *Gait and Posture*, 25(3), 380–384. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2006.05.002>
- Ito, M., Kawakami, Y., Ichinose, Y., Fukashiro, S., & Fukunaga, T. (1998). Nonisometric behavior of fascicles during isometric contractions of a human muscle. *Journal of Applied Physiology*, 85(4), 1230–1235. <https://doi.org/10.1152/jappl.1998.85.4.1230>
- Khim Kwah, L., Pinto, R. Z., Diong, J., & Herbert, R. D. (2013). Reliability and validity of ultrasound measurements of muscle fascicle length and pennation in humans: a systematic review. *J Appl Physiol*, 114, 761–769. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01430.2011>
- Kubo, K., Ikebukuro, T., & Yata, H. (2021). Effects of plyometric training on muscle–tendon mechanical properties and behavior of fascicles during jumping. *Physiological Reports*, 9(21). <https://doi.org/10.14814/phy2.15073>
- Kubo, K., Kanehisa, H., & Fukunaga, T. (2005). Comparison of Elasticity of Human Tendon and Aponeurosis in Knee Extensors and Ankle Plantar Flexors *In vivo*. *Journal of Applied Biomechanics*, 21, 129–142. <https://doi.org/10.1123/jab.21.2.129>
- Kurokawa, S., Fukunaga, T., Nagano, A., & Fukashiro, S. (2003). Interaction between fascicles and tendinous structures during counter movement jumping investigated *in vivo*. *Journal of Applied Physiology*, 95(6), 2306–2314. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00219.2003>
- Lai, A. K. M., Lichtwark, G. A., Schache, A. G., & Pandy, M. G. (2018). Differences in *in vivo* muscle fascicle and tendinous tissue behavior between the ankle plantarflexors during running. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 28(7), 1828–1836. <https://doi.org/10.1111/sms.13089>
- Lichtwark GA, Wilson AM. Optimal muscle fascicle length and tendon stiffness for maximising gastrocnemius efficiency during human walking and running. (2008). *Journal of Theoretical Biology*. 252(4):662-673. doi:10.1016/j.jtbi.2008.01.018
- Lynn, R., Talbot, J. A., & Morgan, D. L. (1998). Differences in rat skeletal muscles after incline and decline running. *Journal of Applied Physiology*, 85, 98–104. <http://www.jap.org>
- Maffiuletti, N. A., Aagaard, P., Blazevich, A. J., Folland, J., Tillin, N., & Duchateau, J. (2016). Rate of force development: physiological and methodological considerations. In *European Journal of Applied Physiology* (Vol. 116, Issue 6, pp. 1091–1116). Springer Verlag. <https://doi.org/10.1007/s00421-016-3346-6>

- Mornas, A., Hollville, E., Brocherie, F., Derouck, T., Racinais, S., & Guilhem, G. (2024). Test-retest reliability of gastrocnemius medialis fascicle force-length relationship. *Journal of Biomechanics*, 171. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2024.112170>
- Nishiumi, D., Nishioka, T., Saito, H., Kurokawa, T., & Hirose, N. (2023). Associations of eccentric force variables during jumping and eccentric lower-limb strength with vertical jump performance: A systematic review. *PLoS ONE*, 18(8 August). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0289631>
- Oliveira, A. S., Corvino, R. B., Caputo, F., Aagaard, P., & Denadai, B. S. (2016). Effects of fast-velocity eccentric resistance training on early and late rate of force development. *European Journal of Sport Science*, 16(2), 199–205. <https://doi.org/10.1080/17461391.2015.1010593>
- Pincheira, P. A., Boswell, M. A., Franchi, M. V., Delp, S. L., & Lichtwark, G. A. (2022). Biceps femoris long head sarcomere and fascicle length adaptations after 3 weeks of eccentric exercise training. *Journal of Sport and Health Science*, 11(1), 43–49. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2021.09.002>
- Potier, T. G., Alexander, C. M., & Seynnes, O. R. (2009). Effects of eccentric strength training on biceps femoris muscle architecture and knee joint range of movement. *European Journal of Applied Physiology*, 105(6), 939–944. <https://doi.org/10.1007/s00421-008-0980-7>
- Quinlan, J. I., Franchi, M. V., Gharahdaghi, N., Badiali, F., Francis, S., Hale, A., Phillips, B. E., Szewczyk, N., Greenhaff, P. L., Smith, K., Maganaris, C., Atherton, P. J., & Narici, M. V. (2021). Muscle and tendon adaptations to moderate load eccentric vs. concentric resistance exercise in young and older males. *GeroScience*, 43(4), 1567–1584. <https://doi.org/10.1007/s11357-021-00396-0>
- Seynnes, O. R., Bojsen-Møller, J., Albracht, K., Arndt, A., Cronin, N. J., Finni, T., & Magnusson, S. P. (2015). Ultrasound-based testing of tendon mechanical properties: a critical evaluation. *J Appl Physiol*, 118, 133–141. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00849.2014.-In>
- Tecchio, P., Raiteri, B. J., & Hahn, D. (2024). Eccentric exercise ≠ eccentric contraction. *Journal of Applied Physiology*, 136(4), 954–965. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00845.2023>
- Tillin, N. A., Pain, M. T. G., & Folland, J. P. (2013). Identification of contraction onset during explosive contractions. Response to Thompson *et al.* “Consistency of rapid muscle force characteristics: Influence of muscle contraction onset detection methodology” [J Electromyogr Kinesiol 2012;22(6):893-900]. In *Journal of Electromyography and Kinesiology* (Vol. 23, Issue 4, pp. 991–994). <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2013.04.015>
- Van, G. J., & Schenau, I. (1989). Target article from rotation to translation: constraints on multi-joint movements and the unique action of bi-articular muscles *. In *Human Movement Science* (Vol. 8).
- Van Hooren, B., Teratsias, P., & Hodson-Tole, E. F. (2020). Ultrasound imaging to assess skeletal muscle architecture during movements: a systematic review of methods, reliability, and challenges. *J Appl Physiol*, 128, 978–999. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00835.2019.-B-mode>

- Vickers, A. J. (2001). The use of percentage change from baseline as an outcome in a controlled trial is statistically inefficient: a simulation study. In *BMC Medical Research Methodology* (Vol. 1, Issue 6). <http://www.biomedcentral.com/1471-2288/1/6>
- Werkhausen, A., Albracht, K., Cronin, N. J., Meier, R., Bojsen-Møller, J., & Seynnes, O. R. (2017). Modulation of muscle-tendon interaction in the human *triceps surae* during an energy dissipation task. *Journal of Experimental Biology*, 220(22), 4141–4149. <https://doi.org/10.1242/jeb.164111>
- Werkhausen, A., Cronin, N. J., Albracht, K., Paulsen, G., Larsen, A. V., Bojsen-Møller, J., & Seynnes, O. R. (2019). Training-induced increase in Achilles tendon stiffness affects tendon strain pattern during running. *PeerJ*, 2019(4). <https://doi.org/10.7717/peerj.6764>
- Williams, K. J., Chapman, D. W., Phillips, E. J., & Ball, N. B. (2018). Load-power relationship during a countermovement jump: A joint level analysis. *Journal of Strength and Conditioning Research*, 32(4), 955–961. <https://doi.org/10.1519/JSC.0000000000002432>

SUPPLEMENTARY MATERIALS

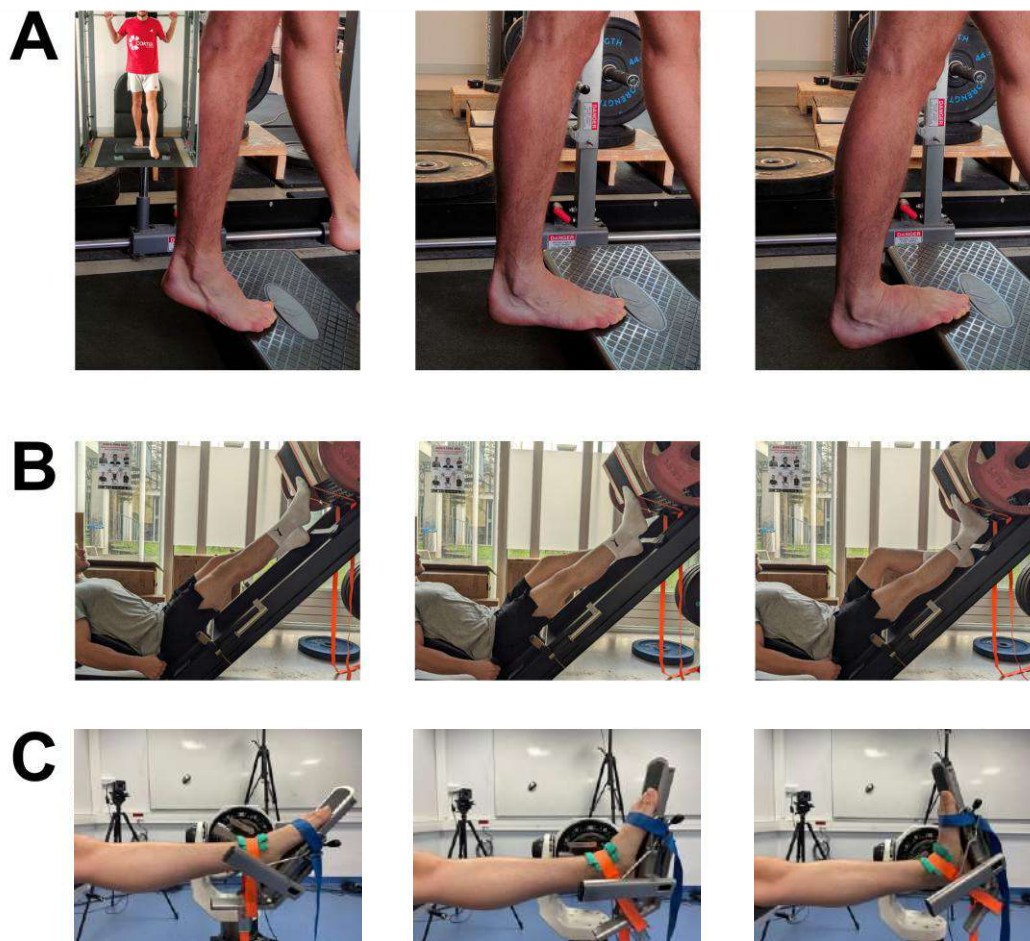


Figure 47: Representation of the three exercises performed during the eccentric training for both groups (A: heel drop exercise on the Smith machine, B: eccentric plantar flexion exercise on the inclined leg press, C: isokinetic eccentric plantar flexion exercise on the single-joint ergometer). The first column illustrates the starting position of the short length group (i.e. 30° of plantar flexion). The second column corresponds to the neutral position (i.e. 0°), being the end position for the short length group and the starting position for the long length group. For the Smith machine exercise, the SL group stood on the floor to ensure they could not exceed the neutral position. The third column shows the maximal dorsiflexion position, which corresponds to the end position for long length group.

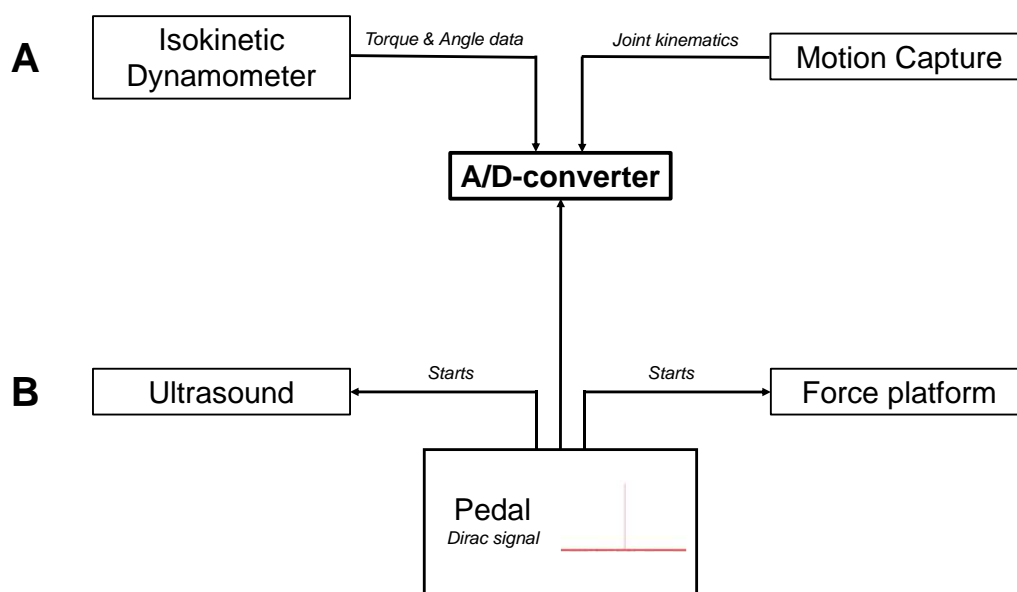


Figure 48: Representation of the synchronization process during the experimentations. Panel A, torque and angle data (left) and the motion capture data (right) were recorded using an analog-to-digital converter (middle). Panel B, a pedal sends a trig in Dirac (red signal) to start the ultrasound (left) and the force platform (right). The Dirac is also recorded by the analog-to-digital converter acquisition system to synchronize all measurements.

ANNEXE Étude 1 : Effet d'un entraînement excentrique à différentes longueurs du *gastrocnemius medialis* sur les relations moment-angle et moment-longueur

INTRODUCTION

Cette partie Annexe de l'Étude 1 discute des analyses complémentaires que nous avons réalisées pour l'Étude 1, mais pour lesquelles nous avons fait le choix de ne pas inclure dans l'article final. Nous exposerons rapidement les objectifs initiaux, la méthode, ainsi que les résultats obtenus, avant de décrire les raisons nous poussant à ne finalement pas utiliser ces résultats.

De nombreuses études ont montré un décalage de la relation moment-angle suite à un entraînement contre résistance (Blazevich *et al.*, 2008 ; Geremia *et al.*, 2018 ; Noorkoiv *et al.*, 2014). Ce décalage apparaît généralement à des angles articulaires correspondant à la plage angulaire réalisée lors de l'entraînement, on parle alors de spécificité de l'entraînement (Goubel et Linsel-Corbeil, 2003). Cette spécificité de l'entraînement est par exemple visible suite à un entraînement excentrique, dans lequel il est possible d'observer un décalage de la relation moment-angle vers des angles davantage en flexion. De manière générale, ce décalage suite à l'entraînement excentrique est attribué à une augmentation de la longueur des faisceaux induisant un décalage de la longueur optimale vers une plus grande longueur (Blazevich *et al.*, 2008 ; Geremia *et al.*, 2018), mais aucune étude à notre connaissance n'a analysé la relation moment-longueur suite à l'entraînement excentrique. Ainsi, l'un des objectifs initiaux de l'Étude 1 était d'observer si un allongement des faisceaux musculaires mesuré au repos induisait un décalage des relations moment-angle et moment-longueur vers des angles davantage en flexion, et des longueurs optimales plus importantes, respectivement. Nous voulions également analyser les longueurs opératoires des faisceaux au cours de tâches au regard de la relation moment-longueur, afin d'observer si un allongement des faisceaux musculaires permettait à ces derniers d'être à des longueurs plus favorables pour produire de la force.

MÉTHODE

Pour répondre à cet objectif, nous avons mesuré le moment de force maximal produit par les participants à 15° de flexion plantaire, 0°, 10° de flexion dorsale, 20° de flexion dorsale, et à la flexion dorsale maximale, mesurée en passif. L'angle de la cheville était mesuré à l'aide de caméras à capture de mouvement. La longueur des faisceaux musculaires du GM était mesurée par échographie (SuperSonic Imagine, v12, Aix-en-Provence, France) à une fréquence de 500 Hz, et synchronisée au moment de force et à l'angle articulaire, mesuré à l'aide de caméras à capture du mouvement (voir Méthodologie générale).

Le moment de force était filtré à 10 Hz à l'aide d'un filtre passe-bas Butterworth de second ordre, *dual pass*, puis corrigé du moment de force passif suivant la méthode décrite par Hoffman *et al.* (2012). Le moment de force maximal était finalement déterminé sur une plage temporelle de 200 ms. La longueur des faisceaux était filtrée à 10 Hz à l'aide d'un filtre passe-bas Butterworth de second ordre, *dual pass*. La modélisation des relations moment-angle et moment-longueur était réalisée à l'aide des équations 5 et 6 (Hoffman *et al.*, 2012) :

$$M_{actif} = M_{max} \times e^{\frac{-\left|\left(\frac{\theta}{\theta_0}\right)^b - 1\right|^2}{s}} \quad \text{Eq. 12}$$

Où M_{actif} représente le moment de force calculé, M_{max} le moment de force maximal, θ l'angle de la cheville mesuré expérimentalement, θ_0 l'angle optimal, b l'asymétrie et s la largeur de la courbe.

$$M_{actif} = M_{max} \times e^{\frac{-\left|\left(\frac{L}{L_0}\right)^b - 1\right|^2}{s}} \quad \text{Eq. 6}$$

Où M_{actif} représente le moment de force calculé, M_{max} le moment de force maximal, L la longueur des faisceaux mesurée expérimentalement, L_0 la longueur optimale, b l'asymétrie et s la largeur de la courbe.

Une analyse de la covariance (ANCOVA) fut réalisée afin de tester un effet groupe (*i.e.* SL vs. LL) sur les variables longueur optimale et angle optimal, en considérant les valeurs POST comme la variable dépendante, les valeurs PRE comme la co-variable, et le facteur Groupe comme variable indépendante. Également, des t-tests ont été réalisés afin de tester l'effet temps de l'entraînement excentrique, indépendamment du groupe de mesure, sur la longueur optimale et l'angle optimal.

RÉSULTATS

Les relations moment-angle et moment-longueur normalisées sont représentées sur les Figure 49 et 50, respectivement. La modélisation des relations moment-angle en PRE et POST présentait un R^2 moyen de $0,89 \pm 0,14$ (min=0,40 et max=1). La modélisation des relations moment-longueur en PRE et POST présentait un R^2 moyen de $0,81 \pm 0,20$ (min=0,04 et max=1). Les t-test n'ont révélé aucune modification de l'angle optimal suite à l'entraînement pour le groupe SL ($p=0,652$) et le groupe LL ($p=0,615$). L'ANCOVA n'indiqua également pas de différence entre les deux groupes ($p=0,417$). L'angle optimal pour le groupe SL était en moyenne de $16,6 \pm 10,4^\circ$ de flexion dorsale en PRE, et de $14,9 \pm 7,8^\circ$ en POST. Pour le groupe LL, l'angle optimal moyen était de $19,2 \pm 9,5^\circ$ en PRE, et de $17,7 \pm 5,9^\circ$ en POST.

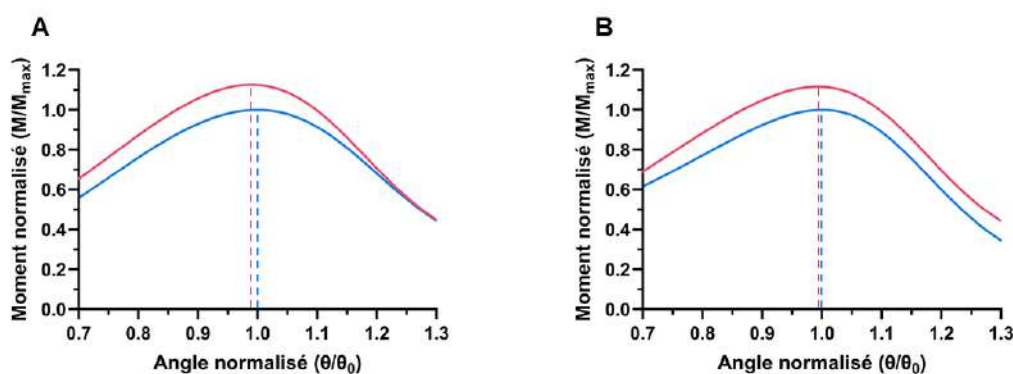


Figure 49 : Relations moment-angle normalisées du groupe SL (A), et LL (B), PRE (bleu) et POST (rouge) entraînement. Les données de moment de force et d'angle ont été normalisées par rapport au moment de force maximal et à l'angle optimal, mesurés en PRE. Les traits pointillés représentent la projection de l'angle optimal entre PRE et POST pour les groupes SL (A) et LL (B).

Concernant la longueur optimale, les t-test n'ont montré aucune différence significative pour les groupes SL ($p=0,347$) et LL ($p=0,194$). De même, l'ANCOVA n'a montré aucune différence entre les groupes suite à l'entraînement ($p=0,919$). La longueur optimale

moyenne du groupe SL était de $4,99 \pm 0,88$ cm en PRE, et de $4,66 \pm 0,83$ cm en POST. Pour le groupe LL, la longueur optimale moyenne était de $5,04 \pm 1,09$ cm en PRE, et de $4,73 \pm 1,18$ cm en POST. Les relations moment-angle et moment-longueur individuelles des deux groupes sont présentées dans les Figures 51, 52, 53, 54.

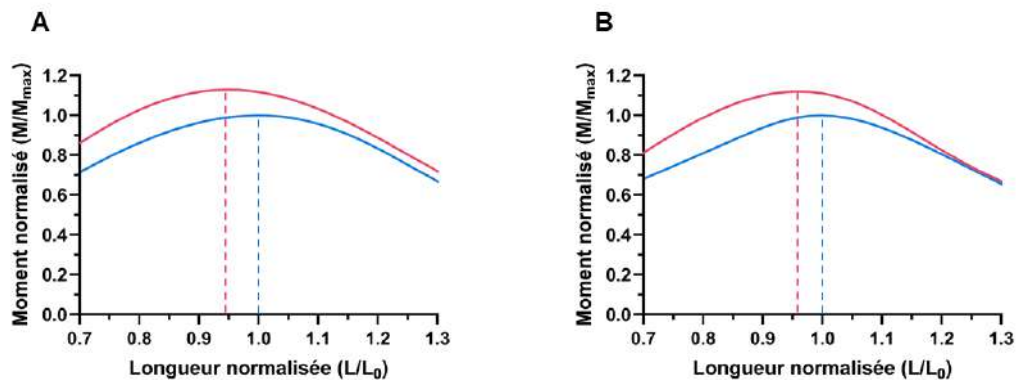


Figure 50 : Relations moment-longueur normalisées du groupe SL (A), et LL (B), PRE (bleu) et POST (rouge) entraînement. Les données de moment de force et de longueur ont été normalisées par rapport au moment de force maximal et à la longueur optimale, mesurés en PRE. Les traits pointillés représentent la projection de la longueur optimale entre PRE et POST pour les groupes SL (A) et LL (B).

DISCUSSION

Les résultats de cette analyse ont montré que les groupes SL et LL ne présentaient pas de modification de l'angle optimal et de la longueur optimale suite à l'entraînement excentrique. Ces résultats sont peut-être dûs à la faible augmentation de la longueur des faisceaux observée dans le groupe LL (*i.e.* +8,5% entre 40° et 37° de flexion plantaire). Il est également possible que l'entraînement ait induit une très légère modification de ces deux relations, mais que la méthodologie utilisée lors de cette étude ne soit pas suffisamment fine pour détecter de très faibles changements. De même, plusieurs limites méthodologiques ne nous permettent pas d'affirmer nos résultats. En effet, certains participants ont produit, au cours des expérimentations, des moments de force très faibles à certains angles de la cheville, et qui contrastaient avec les moments de force produits à l'angle précédent et à l'angle suivant (*e.g.* Figure 51, S_25 ou S_26). Ces faibles niveaux de force n'étaient pas différents entre les deux essais réalisés, et nous ne contrôlions pas la courbure de la relation au fur et à mesure de l'expérimentation. Cela nous obligea à ne pas prendre en compte certaines conditions de mesure, ce qui a diminué le nombre de points utilisés pour tracer les relations moment-angle et moment-longueur, diminuant ainsi la fiabilité de ces dernières. De même, quelques participants ont indiqué des angles assez peu en flexion dorsale lors de la

détermination passive de l'angle maximal de mesure. Cela était probablement dû à une mauvaise compréhension des consignes données pour l'évaluation de l'angle maximal. Nous donnions en effet comme consigne de nous arrêter lorsqu'ils ressentait la première apparition de douleur liée à l'étirement. Certains nous ont probablement stoppé à la première sensation de gêne. La conséquence de cette mauvaise estimation de l'angle maximal de flexion dorsale fut que nous n'avions pas de point de mesure nous permettant de faire redescendre les courbes mesurées chez certains participants. Nous avons donc dû contraindre la relation au dernier point mesuré, à 105% du moment de force maximal expérimental (*e.g.* Figure 54, S_13 ou S_16), pour rester dans des valeurs physiologiques. Cela a donc eu comme conséquence une estimation de l'angle optimal et/ou de la longueur optimale faussée, car ne correspondant pas à la réalité des mesures. Toutes ces raisons ne nous permettent pas d'affirmer nos résultats, c'est donc pourquoi nous avons décidé de ne pas les inclure dans l'Étude 1, et de ne pas évaluer les longueurs opératoires des faisceaux au cours des tâches dynamiques mesurées. Toutefois, ces problèmes méthodologiques nous ont permis de mieux comprendre les facteurs influençant la création des relations moment-angle et moment-longueur, nous avons donc pu être plus précautionneux sur les expérimentations suivantes afin de ne pas se retrouver dans la même situation.

Également, la rencontre de ces problèmes méthodologiques nous a amené à nous questionner sur la validité de la relation moment-longueur mesurée en condition isométrique afin d'évaluer la longueur opératoire des faisceaux lors de mouvements dynamiques.

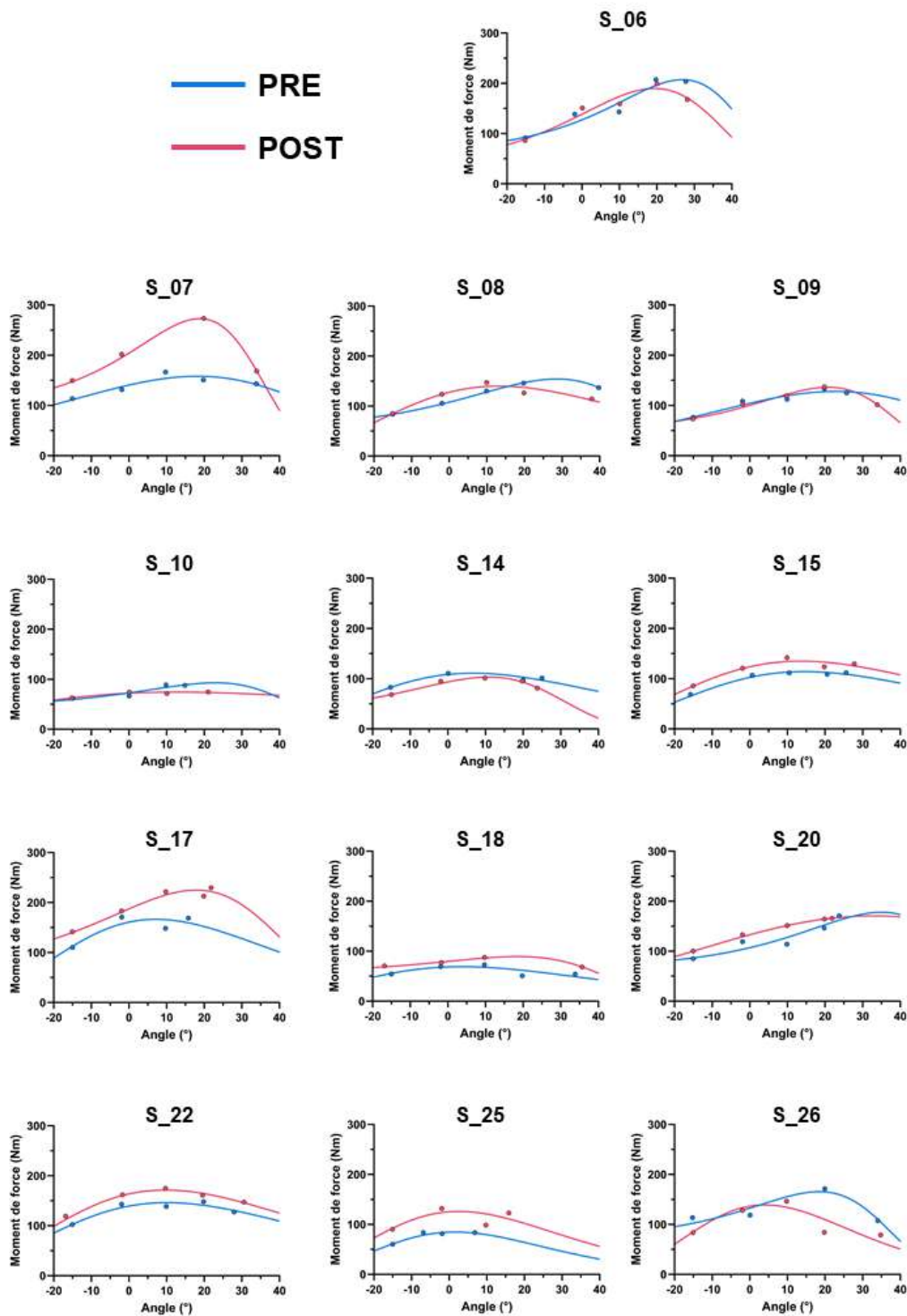


Figure 51 : Relations moment-angle individuelles des participants du groupe SL. Les relations étaient modélisées (traits continus) à partir des mesures expérimentales (points). Les valeurs PRE sont en bleu et les valeurs POST en rouge.

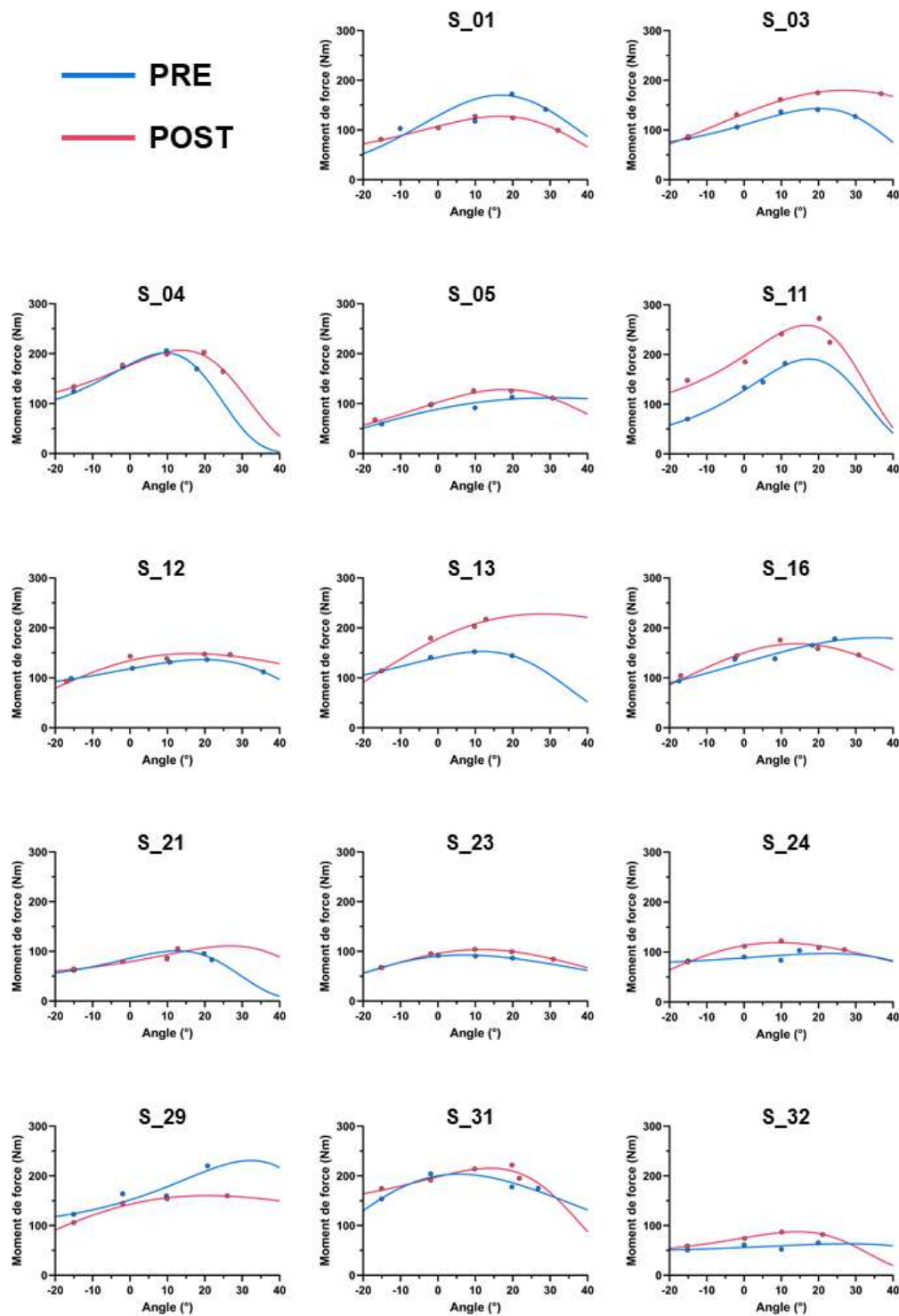


Figure 52 : Relations moment-angle individuelles des participants du groupe LL. Les relations étaient modélisées (traits continus) à partir des mesures expérimentales (points). Les valeurs PRE sont en bleu et les valeurs POST en rouge.

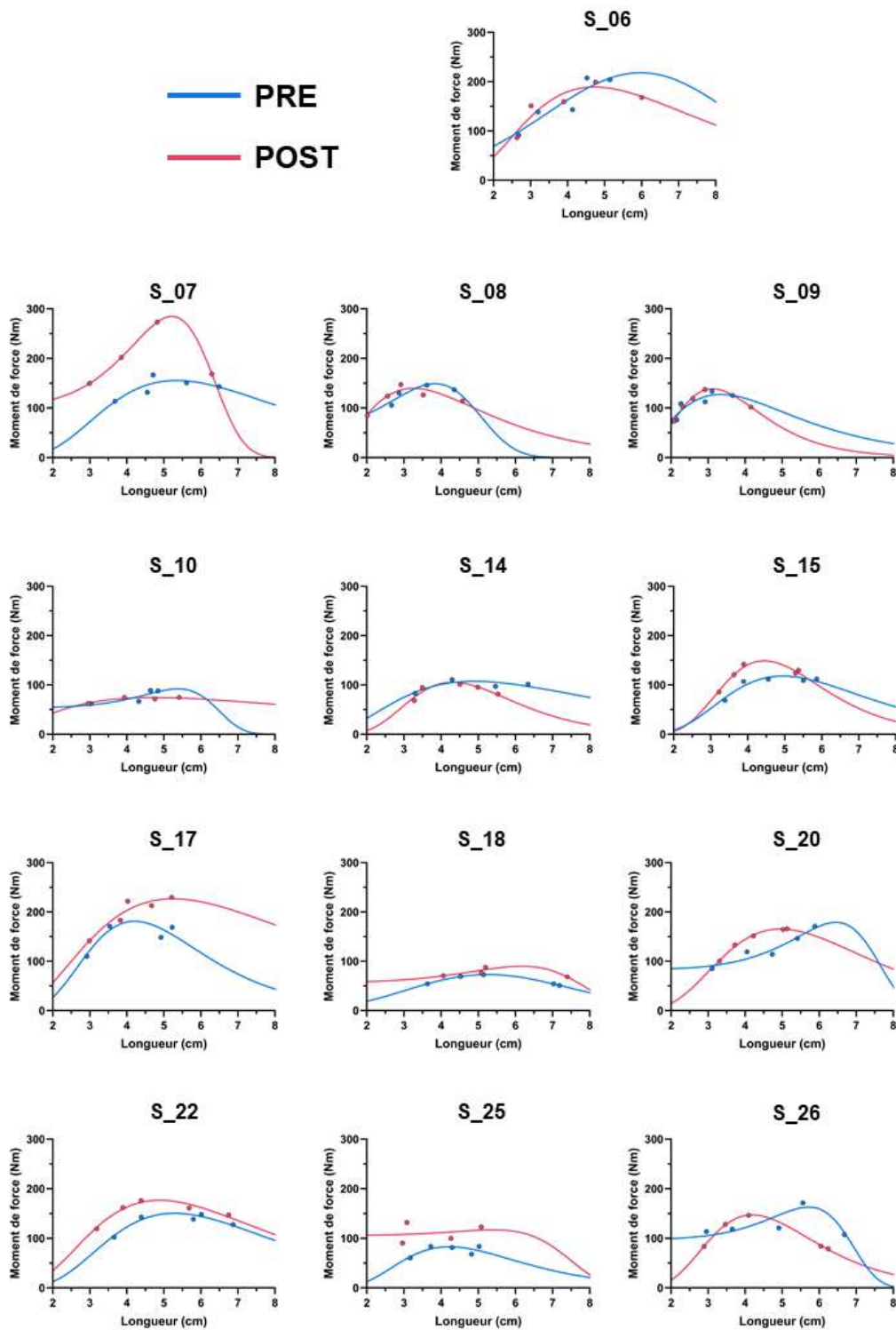


Figure 53 : Relations moment-longueur individuelles des participants du groupe SL. Les relations étaient modélisées (traits continus) à partir des mesures expérimentales (points). Les valeurs PRE sont en bleu et les valeurs POST en rouge.

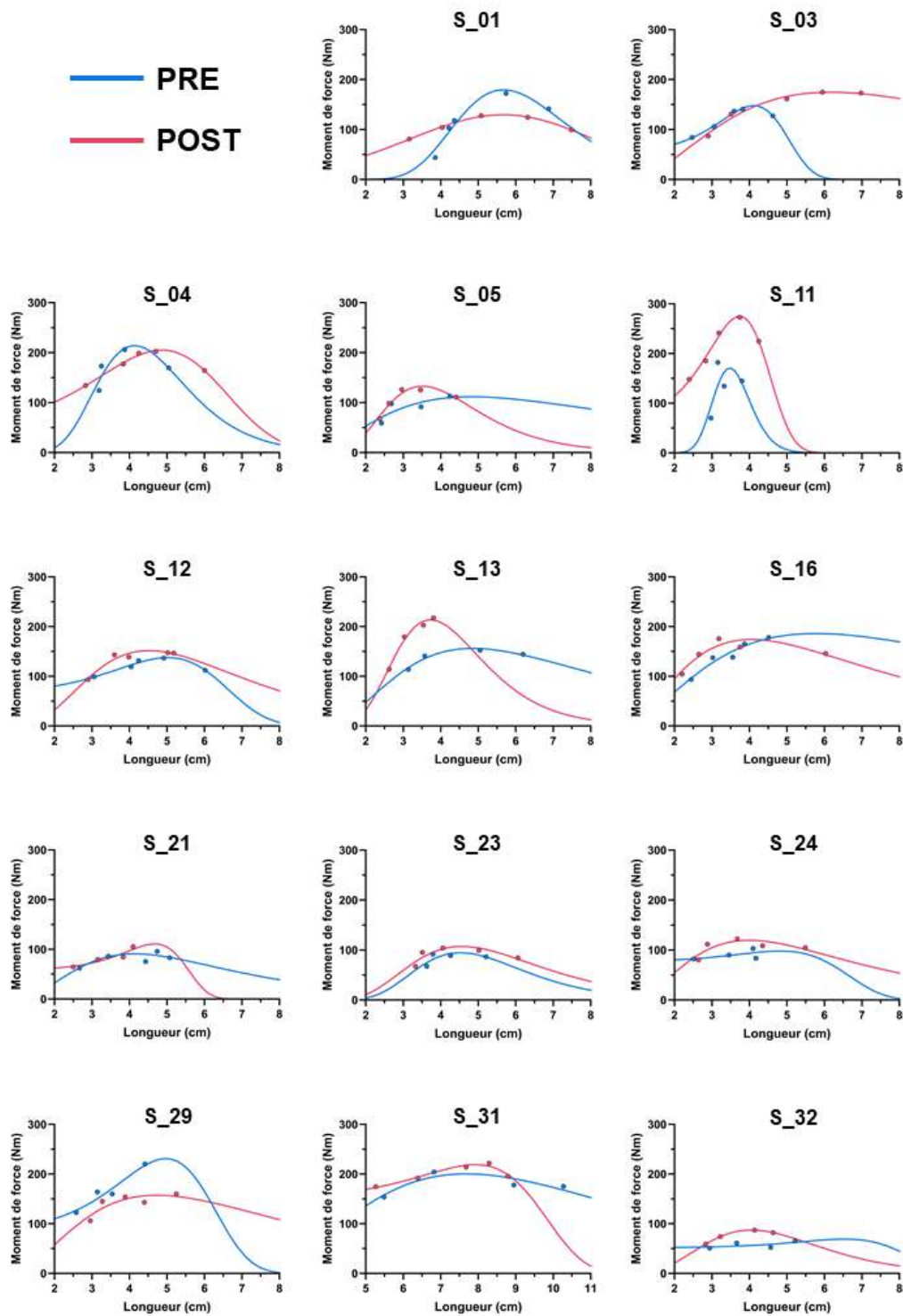


Figure 54 : Relations moment-longueur individuelles des participants du groupe LL. Les relations étaient modélisées (traits continus) à partir des mesures expérimentales (points). Les valeurs PRE sont en bleu et les valeurs POST en rouge.

Étude 2

Effet de la vitesse et de la pré-activation sur la relation moment-longueur du *vastus lateralis*

Publication associée :

Tallio T., Nordez A., Lecarpentier L., Dorel S. (in preparation). Effect of velocity and pre-activation on the torque-length relationship of vastus lateralis. *Journal of Applied Physiology* (revue visée).

Communication associée :

Tallio T., Nordez A., Lecarpentier L., Dorel S. (2024). Torque-length relationship of vastus lateralis fascicles: effect of velocity and pre-activation on optimal length. *30^e Congrès de l'International Society of Biomechanics*. Stockholm, Suède.

ABSTRACT

Purpose: Fascicle operating length during dynamic tasks are often compared to the isometric torque-length relationship, but there is a lack of evidence regarding the influence of joint velocity on optimal fascicle length. Moreover, there is no consensus in the literature about how isokinetic contraction should be initiated (pre-activation or passive). The use of pre-activation might change the dynamic interaction between fascicles and the tendon. This study aimed to investigate the effect of joint velocity and pre-activation on the torque-angle and torque-length relationships of the VL fascicles in mono-articular isokinetic knee extensions.

Methods: Twenty-one participants performed isometric, isokinetic ($50^{\circ}.s^{-1}$ to $450^{\circ}.s^{-1}$), and isoinertial knee extensions without pre-activation, and performed isokinetic knee extensions with maximal isometric or eccentric pre-activation at $100^{\circ}.s^{-1}$ and $300^{\circ}.s^{-1}$. Torque, angle, fascicle length, and electromyographic activity of the quadriceps femoris muscles were recorded during contractions, then used to model the torque-angle and torque-length relationships.

Results: We were able to fit the torque-angle and torque-length relationships with great accuracy ($R^2=0.93$ and $R^2=0.92$, respectively). A shift of the optimal angle to more extended knee angles was found with increased velocity ($p<0.05$), but not for the optimal length. In addition, isometric pre-activation induced a reduction of the maximal torque production compared with eccentric pre-activation and passive conditions at both isokinetic velocities ($p<0.001$), with no change in muscle activity.

Conclusion: Our results suggest specific muscle-tendon behaviour during knee extension that helps maintain the fascicles' maximal torque capacity with velocity. The reduction in torque following isometric pre-activation may be related to a history-dependent phenomenon.

INTRODUCTION

The isometric torque-angle relationship is frequently used in monoarticular movements (Noorkoiv *et al.*, 2015; Wisdich *et al.*, 2025) as a proxy for the muscle force-length relationship (Kellis & Blazevich, 2022). Thus, the joint angle at which participants produce their maximal torque, expressed as the optimal angle (Oranchuk *et al.*, 2020), is considered an evaluation of the optimal muscle length that reflects the optimal sarcomere length (Fukashiro *et al.*, 2006).

Several studies have investigated the three-dimensional relationship between torque, angle and joint velocity in the knee extensors using monoarticular isokinetic testing (Anderson *et al.*, 2007; Kawakami *et al.*, 2002; Thorstensson *et al.*, 1976). They highlighted a shift in the optimal angle with increasing velocity, occurring at more extended knee angles. According to Kawakami *et al.* (2002), this shift may be mainly attributed to the series elastic component, suggesting that the optimal length remains unchanged with increasing joint velocity and that the optimal angle is not related to the optimal fibre length during isometric and isokinetic contractions. However, while ultrasound can be used to measure fascicle behaviour during mono-articular isokinetic testing (Hauraix *et al.*, 2015, 2017), to our knowledge, no previous study has confirmed this hypothesis.

There is no consensus in the literature regarding the initiation of movement for isokinetic testing. Some studies have performed isokinetic measurements starting from a passive position and instructed participants to contract “as hard as possible” at the beginning of the movement (Drazan *et al.*, 2019; Hahn *et al.*, 2014; Noorkoiv *et al.*, 2015; Oranchuk *et al.*, 2020), whereas other studies have used an isometric or eccentric pre-activation prior to isokinetic measurement (Brown *et al.*, 2016; Forrester *et al.*, 2011; Germano Maciel *et al.*, 2020; Pain *et al.*, 2013). Pre-activation, also referred to as an “active state”, is defined as a muscle contraction prior to movement intended to enable greater force production (Bobbert & Casius, 2005). Pre-activation is generally thought to be a way to improve muscle force during dynamic contractions by minimising incomplete muscle activation (Brito Fontana *et al.*, 2014; Finni *et al.*, 2003), and reducing muscle-tendon unit slackness (Ichinose *et al.*, 2000). However, pre-activation might change the dynamic interactions between fascicles and tendons, causing a reduction in fascicle length (Beaumatina *et al.*, 2018; Goecking *et al.*, 2024) and thus, a change in fascicle operating length. To our knowledge, the relationship between these changes in the muscle-tendon complex and the resulting modifications of muscle force production has not been previously explored.

Therefore, this study aimed to analyse the effects of joint velocity and of pre-activation on the fascicle length in the vastus lateralis muscle during isokinetic testing. To this end, fascicle length was measured during knee extensions performed at multiple joint velocities, and with eccentric or isometric pre-activation. We hypothesised that the change in optimal angle observed with increasing joint velocity would not induce a change in the optimal fascicle length, due to the dynamic interaction between fascicles and tendinous structures (Kawakami *et al.*, 2002). We also hypothesised an increase in torque production with eccentric and isometric pre-activation, accompanied by a modification of the optimal fascicle length caused by the initial shortening of fascicles (Beaumat *et al.*, 2018; Goecking *et al.*, 2024).

METHOD

Participants

Twenty-one physically active sport science students (7 females, 14 males) volunteered to participate in this study (age 20.9 ± 2.3 years, height 177.0 ± 11.1 cm, body mass 68.8 ± 13.4 kg). They were free of any musculoskeletal injuries to the lower limb for at least one year. Participants were informed about the nature, aims and risks of this study, and gave their written consent to participate. This study was approved by the local Institutional Review Board of the University (CEDIS #22042024-1).

Experimental setup

Ultrasound. Two ultrasound apparatus (SuperSonic Imagine, v12, Aix-en-Provence, France) were used to visualise the vastus lateralis (VL) fascicles using ultrafast sequences (plane waves). The frequency was set at 100 Hz, 500 Hz or 1000 Hz, depending on the duration of the task. Dual probes were used to measure the whole vastus lateralis fascicles in order to prevent the extrapolation (Brennan *et al.*, 2017). The probes (15-4 MHz, 55 mm, Vermon, Tours, France) were placed in series with the help of a custom 3D-printed holder, and fixed on the right thigh at approximately 50% of the muscle length. The imaging plane was adjusted to observe fascicles on the two probes and to avoid blood vessels (Bolsterlee *et al.*, 2015). Probes were then attached to the thigh using double-sided tape and straps.

Dynamometer. Participants were seated on an isokinetic dynamometer (Con-Trex MJ, CMV AG, Dubendorf, Switzerland) with the hip flexed at 80°. The right knee joint centre (*i.e.* defined as the femur's lateral epicondyle) was aligned with the dynamometer axis of rotation, and a pad was placed between the shank and the dynamometer arm. The left leg remained passive in a flexed position during measurements (*i.e.* ~90°). Participants were fastened to the chair with seatbelts, and the thigh and shank were attached to the chair and to the dynamometer's arm, respectively, to avoid any movement. Torque and angle were recorded at 5 kHz using an analog-to-digital (A/D) converter (LockLab, Vicon Motion System Ltd, Oxford, UK).

Motion capture. Lower-limb movements were recorded using a 14-camera motion-capturing system (Vicon Motion System, UK). Twenty-six reflective markers (diameter of 14 mm) were placed on the pelvis, right thigh, right shank and right foot to reconstruct body segments. Markers were assigned to anatomical landmarks (anterior and posterior superior iliac spines, iliac crests, femur's medial and lateral epicondyles, anterior tibial tuberosity, medial and lateral malleolus, 1st and 5th metatarsal bone and hallux), and to technical landmarks forming clusters (4 on the thigh, 4 on the shank, 2 on the foot).

Electromyographic measurements. Myoelectric activity of the VL, rectus femoris (RF) and vastus medialis (VM) muscles was recorded using surface electromyography (PicoEMG, Cometa, Bareggio, Italy). The sampling rate was set at 2 kHz and data was synchronised to the A/D converter. After skin preparation, the electrodes were placed on the belly of the three muscles according to the SENIAM guidelines (<http://www.seniam.org>).

Synchronisation. Torque and angle data from the dynamometer were recorded using the A/D converter. The EMG software was synchronised with the A/D converter so that recording began simultaneously with the motion capture measurement. Ultrasound data were synchronised with all tools with the help of a pedal, which started the ultrasound recording and sent a Dirac signal on the A/D converter. For data processing, all measurements were cropped from the start of the Dirac signal, and resampled to match the A/D frequency (*i.e.* 5 kHz).

Experimental design

Following a standardised warm-up on the dynamometer, participants were asked to randomly perform maximal voluntary isometric contractions (MVIC) at 45°, 60°, 70°, 80°, 95° and 110° knee angles (0° corresponding to full knee extension) for about two seconds. In addition, they performed maximal isokinetic contractions at 50°.s⁻¹, 100°.s⁻¹, 200°.s⁻¹, 300°.s⁻¹ and 450°.s⁻¹ in a randomised order. The starting knee joint angle was set at 120° and the final knee extension angle was 15°. Participants were asked to be fully relaxed before contraction to avoid any pre-activation. For all of isometric and isokinetic contractions, participants were instructed to “push as hard as possible”. Then, participants performed two additional high-velocity isoinertial knee extensions with and without additional load (a 3 kg sandbag fixed to the participant’s ankle - Hauraix *et al.*, 2017), within the same range of motion as for the isokinetic measurements (Hauraix *et al.*, 2017). The instruction was to “push as fast as possible” in order to kick a foam platform at the end of the extension. In these two conditions, the calculation of knee joint angle and torque was carried out using motion-capture system. Finally, participants were asked to perform maximal isokinetic contractions at 100°.s⁻¹ and 300°.s⁻¹ under two pre-activation conditions (*i.e.* isometric and eccentric). For the isometric pre-activation, they performed MVIC at 120° for about one second. For the eccentric pre-activation, they performed maximal eccentric contraction over the same range of motion as for the isokinetic measurements, at 200°.s⁻¹. Following pre-activation, they continued to “push as hard as possible” throughout the concentric contraction phase. In all contractions, we measured active fascicle length, knee angle via motion capture analysis, and torque. We also measured passive torque across the whole range of motion to correct active torque for the leg and dynamometer arm weight. Two trials were performed for each condition, and two-minute rest period was set between trials.

Data processing

Ultrasound. Images of the two probes were combined using a custom-written Matlab script (The MathWorks, Natick, MA, USA), creating a black space corresponding to the gap size between the two acoustic bands (*i.e.* 16 mm) in the combined image (Figure 55). Fascicle length was then measured using a semi-automated software (Ultratrack; Farris & Lichtwark, 2016). The superficial aponeurosis was defined mostly on the right image, and the deep aponeurosis on the left image. Fascicles were tracked only on the left image. The right image

was used to measure the superficial aponeurosis and improve the extrapolation of fascicles (Werkhausen *et al.*, 2022).

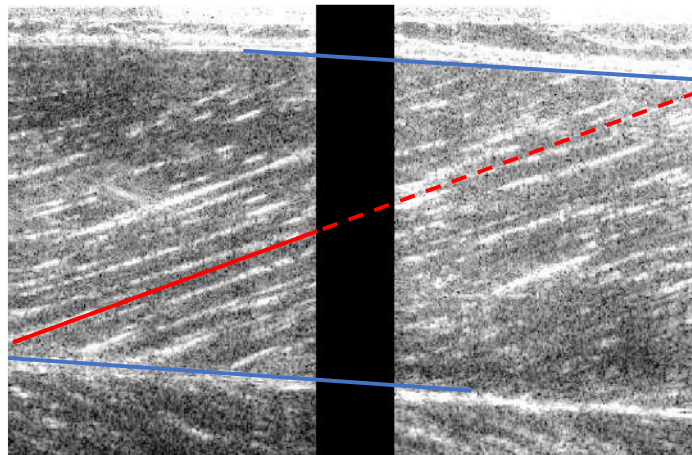


Figure 55: Example image of combined scans of vastus lateralis, with the superficial and deep aponeurosis (blue), and the fascicle (red). The filled lines represent measured data and the dashed line extrapolated data.

Mechanical data and joint kinematics. Knee joint angle under all conditions was calculated from motion-capture data. Three 3D local coordinate systems were constructed using three markers placed on the thigh, the femoral epicondyles, and the shank. Euler rotation matrices were applied to calculate the angle between the thigh and the shank local coordinate systems, using the third axis as the axis of rotation. θ was defined as the knee joint angle.

During isometric contractions, torque was corrected for the gravitational forces of the leg and the dynamometer arm for each trial. Peak torque during MVIC was calculated using a moving 200 ms time-window average. Torque, angle and ultrasound data were filtered with a dual 10 Hz low-pass (2nd order) Butterworth filter. The mean fascicle length during peak torque was used for analysis. Torque and angle data during isokinetic contractions, with and without pre-activation, were filtered with a dual low-pass (2nd order) Butterworth filter with cut-off frequencies of 5 Hz, 7.5 Hz, 10 Hz, 12.5 Hz, and 15 Hz, for joint velocities set at 50°·s⁻¹, 100°·s⁻¹, 200°·s⁻¹, 300°·s⁻¹, and 450°·s⁻¹, respectively (Hauraix *et al.*, 2017). Torque was corrected for gravitational forces and the moment of inertia using joint acceleration and the masses of the leg, foot and dynamometer arm. Ultrasound data were filtered with a dual low-pass (2nd order) Butterworth filter at 5 Hz, 10 Hz, 15 Hz, 20 Hz, and 25 Hz, for joint velocities set at 50°·s⁻¹, 100°·s⁻¹, 200°·s⁻¹, 300°·s⁻¹, and 450°·s⁻¹, respectively (Hauraix *et al.*, 2017). The external torque during isoinertial contractions was calculated using knee joint acceleration (*i.e.* second derivative of the knee angle), the moments of inertia, and the masses of the leg, foot,

dynamometer arm, and additional load when applicable, as described by Hauraix *et al.* (2017). Torque, angle and ultrasound data were then filtered with a 30 Hz dual low-pass (2nd order) Butterworth filter.

Torque-angle and torque-fascicle length modelling. Torque-angle and torque-fascicle length relationships were modelled using the equation of Hoffman *et al.* (2012 - Eq. 6; Eq. 5). Knee extension torque, angle, and fascicle length data were used to fit individual torque-angle and torque-length relationships using nonlinear least square optimization (lsqcurvefit function in Matlab):

$$T_{active} = T_{max} \times e^{-\frac{\left| \left(\frac{L}{L_0} \right)^b - 1 \right|^2}{s}} \quad \text{Eq. 6}$$

Where T_{active} represents experimental torque measurements, T_{max} the maximal torque, L the experimental fascicle length, L_0 the optimal length, b the skewness and s the width of the curve.

$$T_{active} = T_{max} \times e^{-\frac{\left| \left(\frac{\theta}{\theta_0} \right)^b - 1 \right|^2}{s}} \quad \text{Eq. 5}$$

Where T_{active} represents experimental torque measurements, T_{max} the maximal torque, θ the experimental articular angle, θ_0 the optimal angle, b the skewness and s the width of the curve.

For modelling analysis, the time periods during which angular acceleration was different from zero was excluded from analysis. We focused only on the isokinetic portion of the joint velocity-angle and fascicle velocity-angle patterns to model the torque-angle and torque-length relationships, respectively, as depicted in the Figure 56. Thus, we retained data from 110° to 40° for 50°.s⁻¹, 100° to 40° for the 100°.s⁻¹ conditions (with and without pre-activation), 90° to 45° for 200°.s⁻¹, 80° to 45° for the 300°.s⁻¹ conditions (with and without pre-activation), 80° to 60° for 450°.s⁻¹, 80° to 65° for isoinertial contraction with added mass, and 75° to 60° for isoinertial condition without added mass. Absolute L_0 , θ_0 and T_{max} were determined from the

fitted curves and expressed relative to the optimal length and optimal joint angle from the isometric curve.

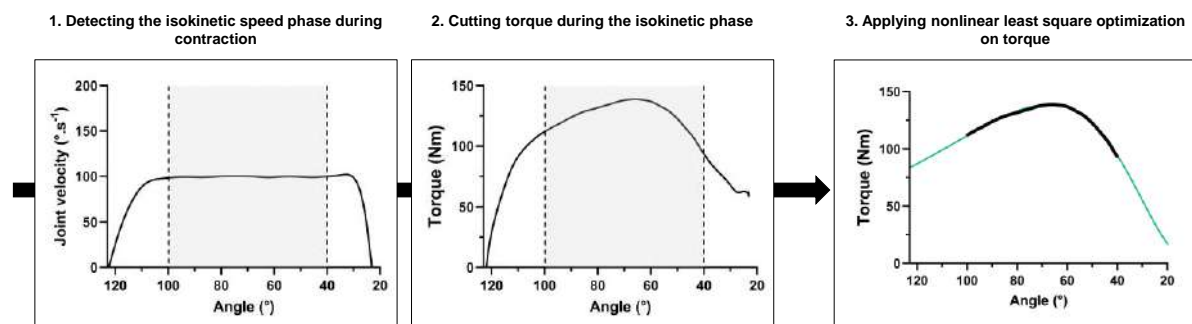


Figure 56: Example of data processing for modelling. First, we detect the isokinetic part of the contraction (grey square between dashed lines). Second, we cut the torque production to the isokinetic phase (grey square between dashed lines). Third, we apply the cut data (bold black line) to the Hoffman equation (Eq. 5) in a nonlinear least square optimization function, giving us the torque-angle relationship (green curve).

Electromyographic measurements. Raw EMG data were filtered with a 20 Hz – 500 Hz bandpass (2nd order) Butterworth filter, according to the recommendations of McManus *et al.* (2021), and rectified. The data were then filtered with a dual low-pass (2nd order) Butterworth filter ranging from 10 Hz to 25 Hz according to the velocity of movement. The maximal EMG signal was detected using a moving time window adapted to the joint velocity (100 ms to 25 ms). The data were then normalised to the maximal EMG signal, and the mean relative EMG signal during the isokinetic portion retained for modelling was used for analysis.

Statistical analysis

Normality was confirmed with a Shapiro-Wilk test. The sphericity of data was assessed using Mauchly's test, and corrected with the Greenhouse-Geisser coefficient if applicable. One-way analyses of variances (ANOVAs) with repeated measures were conducted to test the main effect of joint velocity and the effect of pre-activation. The variables tested were the torque, the mean joint velocity, fascicle length, fascicle velocity, and EMG activity for the experimental data, and maximal torque, absolute optimal angle, and absolute optimal fascicle length for the torque-angle and torque-length relationships fitted. For all tests, pairwise comparisons with Bonferroni correction were performed when necessary. The level of

significance was set at $\alpha = 0.05$ for ANOVA and adjusted for post-hoc analysis. Data are presented as means and standard deviations.

RESULTS

Effect of joint velocity

Experimental data

Experimental torque-angle, joint velocity-angle, torque-length and fascicle velocity-angle relationships are illustrated in Figure 57. Torque decreased with the increased isokinetic velocity, and was lower under isoinertial conditions, resulting in negative torque after 72° and 69° of knee joint angle for the isoinertial+3 kg and isoinertial+0 kg conditions, respectively. Joint angle did not differ between conditions at the start of the movement ($123.2 \pm 6.1^\circ$ for isokinetic conditions, and $123.9 \pm 8.4^\circ$ for isoinertial conditions), but the knee was more flexed at the end of the isoinertial contractions ($37.8 \pm 8.1^\circ$) compared with isokinetic contractions ($30.3 \pm 12.5^\circ$). Joint velocity was higher under isoinertial conditions compared with the isokinetic ones. The joint velocity reached a plateau from $50^\circ \cdot s^{-1}$ to $300^\circ \cdot s^{-1}$, but not at $450^\circ \cdot s^{-1}$ or during isoinertial conditions. Fascicle length did not differ between isokinetic conditions, but was longer at the end of the isoinertial contractions. Fascicle velocity increased concomitantly with joint velocity, resulting in higher fascicle velocities under isoinertial conditions. As with the joint velocity, the fascicle velocity reached a plateau for the isokinetic conditions from $50^\circ \cdot s^{-1}$ to $300^\circ \cdot s^{-1}$, but not at $450^\circ \cdot s^{-1}$ or during isoinertial conditions.

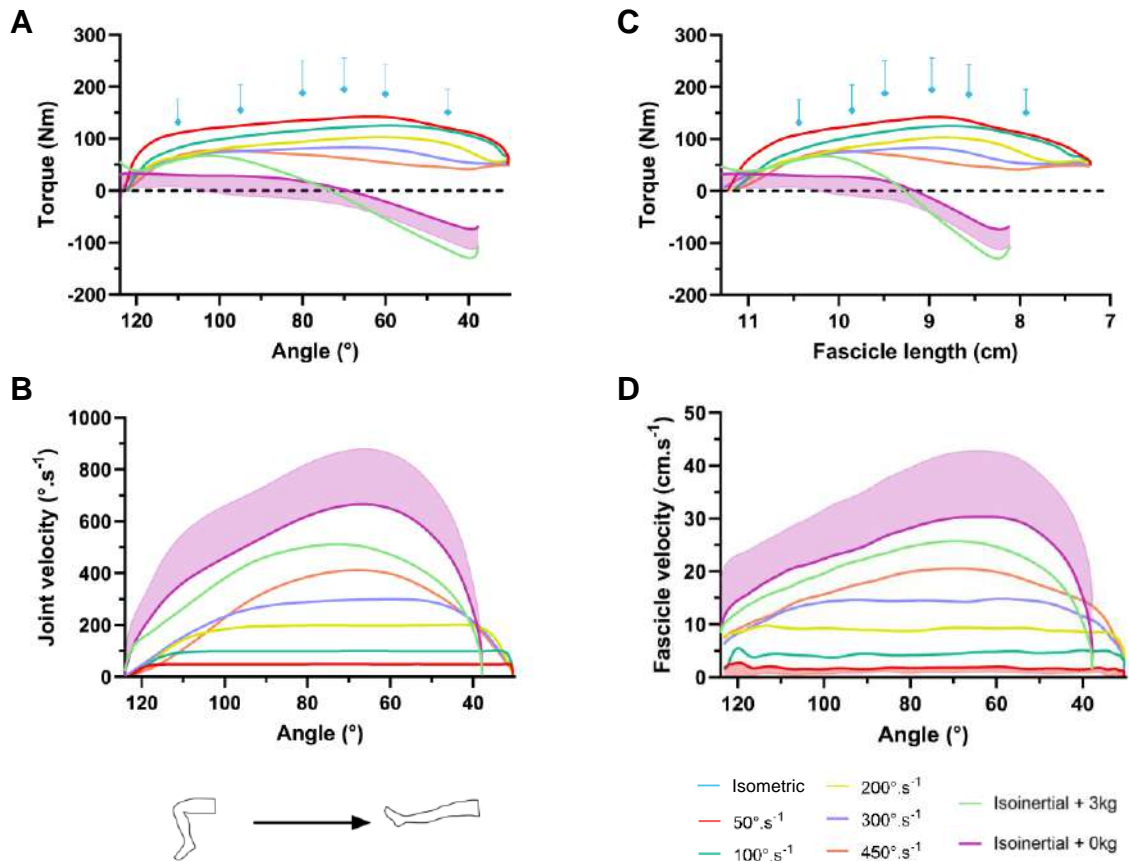


Figure 57: Torque-angle (A), joint velocity-angle (B), torque-length (C), and fascicle velocity-angle (D) relationships for all velocity conditions. Knee joint angle and VL fascicle length start when the knee is flexed and finish at the end of the extension. The blue squares in A and C show the torque-angle and torque-length data during the isometric contractions at 110°, 95°, 80°, 70°, 60°, and 45° of knee extension. Data presented are means (squares and plain lines), and authors chose to only show standard deviation (shaded colored area) of the two furthest velocity conditions for clarity. $N=21$.

Table 8 shows the mean joint velocity and fascicle velocity values used for the modelling of the torque-angle and torque-length relationships. As described earlier, the joint and fascicle velocities increased with the isokinetic velocity ($p<0.01$), and were significantly higher under isoinertial conditions.

Table 8: Mean joint (V_{θ}) and fascicle (V_f) velocities during the isokinetic phases kept for the torque-angle and torque-length relationships modelling. ^a significantly different from $50^{\circ} \cdot s^{-1}$, ^b significantly different from $100^{\circ} \cdot s^{-1}$, ^c significantly different from $200^{\circ} \cdot s^{-1}$, ^d significantly different from $300^{\circ} \cdot s^{-1}$, ^e significantly different from $450^{\circ} \cdot s^{-1}$, ^f significantly different from Isoinertial+3 kg, ^g significantly different from Isoinertial+0 kg.

	V_{θ} ($^{\circ} \cdot s^{-1}$)	V_f ($cm \cdot s^{-1}$)
$50^{\circ} \cdot s^{-1}$	$49.74 \pm 0.85^{b,c,d,e,f,g}$	$1.69 \pm 0.91^{b,c,d,e,f,g}$
$100^{\circ} \cdot s^{-1}$	$99.71 \pm 0.96^{a,c,d,e,f,g}$	$4.52 \pm 1.89^{a,c,d,e,f,g}$
$200^{\circ} \cdot s^{-1}$	$199.20 \pm 2.36^{a,b,d,e,f,g}$	$9.08 \pm 2.28^{a,b,d,e,f,g}$
$300^{\circ} \cdot s^{-1}$	$295.69 \pm 9.80^{a,b,c,e,f,g}$	$14.50 \pm 3.05^{a,b,c,e,f,g}$
$450^{\circ} \cdot s^{-1}$	$408.04 \pm 39.48^{a,b,c,d,f,g}$	$20.39 \pm 4.04^{a,b,c,d,f,g}$
Isoinertial +3 kg	$506.62 \pm 140.53^{a,b,c,d,e,g}$	$25.25 \pm 7.64^{a,b,c,d,e,g}$
Isoinertial +0 kg	$657.84 \pm 212.54^{a,b,c,d,e,f}$	$30.21 \pm 12.38^{a,b,c,d,e,f}$

The ANOVA revealed no effect of joint velocity on the mean relative EMG activity of the VL, VM ($p=0.055$ and $p=0.059$, respectively) but a significant effect was found for the RF ($p<0.05$) for the EMG data used in the modelling of torque-angle and torque-length relationships. For the VL, the mean relative EMG activity was $41.6 \pm 8.4\%$ at $50^{\circ} \cdot s^{-1}$, $43.3 \pm 7.6\%$ at $100^{\circ} \cdot s^{-1}$, $51.6 \pm 10.9\%$ at $200^{\circ} \cdot s^{-1}$, $50.6 \pm 16.8\%$ at $300^{\circ} \cdot s^{-1}$, $56.6 \pm 16.6\%$ at $450^{\circ} \cdot s^{-1}$, $39.9 \pm 14.1\%$ at isoinertial+3 kg, and $41.0 \pm 23.0\%$ at isoinertial+0 kg. For the VM, the mean relative EMG activity was $41.8 \pm 10.7\%$ at $50^{\circ} \cdot s^{-1}$, $43.9 \pm 10.9\%$ at $100^{\circ} \cdot s^{-1}$, $52.1 \pm 12.5\%$ at $200^{\circ} \cdot s^{-1}$, $51.4 \pm 15.9\%$ at $300^{\circ} \cdot s^{-1}$, $55.7 \pm 15.5\%$ at $450^{\circ} \cdot s^{-1}$, $44.1 \pm 16.4\%$ at isoinertial+3 kg, and $44.8 \pm 21.6\%$ at isoinertial+0 kg. For the RF, the mean relative EMG activity was lower in the isoinertial+0 kg condition ($30.1 \pm 25.7\%$) compared with $200^{\circ} \cdot s^{-1}$ ($56.7 \pm 10.6\%$, $p<0.05$) and with $300^{\circ} \cdot s^{-1}$ ($55.9 \pm 13.1\%$, $p<0.05$). No differences were found between $50^{\circ} \cdot s^{-1}$ ($45.5 \pm 5.8\%$), $100^{\circ} \cdot s^{-1}$ ($48.1 \pm 8.9\%$), $450^{\circ} \cdot s^{-1}$ ($56.3 \pm 16.7\%$), or the isoinertial+3 kg condition ($45.2 \pm 23.9\%$), when compared with the other velocities (p -value ranging from 0.166 to 1).

Modelling accuracy

Modelled torque-angle and torque-length relationship R^2 values are presented in Table 9. We successfully fitted these relationships with great accuracy at velocities ranging from $50^{\circ} \cdot s^{-1}$ to $450^{\circ} \cdot s^{-1}$. The R^2 values for the relationship obtained from isoinertial contractions were considered insufficient.

Table 9: Mean R^2 obtained with the modelling of the torque-angle and torque-length relationships in the tested conditions.

	<i>Torque-angle R^2</i>			<i>Torque-length R^2</i>		
	<i>Mean \pm SD</i>	<i>MIN</i>	<i>MAX</i>	<i>Mean \pm SD</i>	<i>MIN</i>	<i>MAX</i>
<i>Isometric</i>	0.91 \pm 0.08	0.76	1.00	0.90 \pm 0.10	0.71	1.00
<i>50°.s⁻¹</i>	0.89 \pm 0.09	0.72	0.99	0.87 \pm 0.09	0.68	1.00
<i>100°.s⁻¹</i>	0.95 \pm 0.09	0.73	1.00	0.95 \pm 0.05	0.83	1.00
<i>200°.s⁻¹</i>	0.95 \pm 0.08	0.74	1.00	0.94 \pm 0.08	0.75	1.00
<i>300°.s⁻¹</i>	0.97 \pm 0.03	0.91	1.00	0.92 \pm 0.09	0.71	1.00
<i>450°.s⁻¹</i>	0.99 \pm 0.02	0.93	1.00	0.97 \pm 0.04	0.84	1.00
<i>Isoinertial +3 kg</i>	0.63 \pm 0.71	-1.70	1.00	0.77 \pm 0.35	0.00	1.00
<i>Isoinertial +0 kg</i>	-0.16 \pm 1.67	-5.00	1.00	-0.29 \pm 1.84	-5.00	1.00

Figure 58 shows the three-dimensional modelling of the torque-angle-joint velocity, and of the torque-length-fascicle velocity relationships. As expected with the R^2 values, the modelling of the relationships was highly accurate for the isometric, 50°.s⁻¹, 100°.s⁻¹, 200°.s⁻¹ and 300°.s⁻¹ conditions, and was not accurate for the isoinertial conditions. Regarding the 450°.s⁻¹ condition, despite a high R^2 , the modelling was not sufficiently accurate to depict the torque-angle and the torque-length relationships due to the lack of curvature in the experimental data. Hence, we chose to only describe the results for the isometric, 50°.s⁻¹, 100°.s⁻¹, 200°.s⁻¹ and 300°.s⁻¹ conditions, to ensure high fitting accuracy, and to limit the errors in the determination of T_{max} , θ_0 and L_0 .

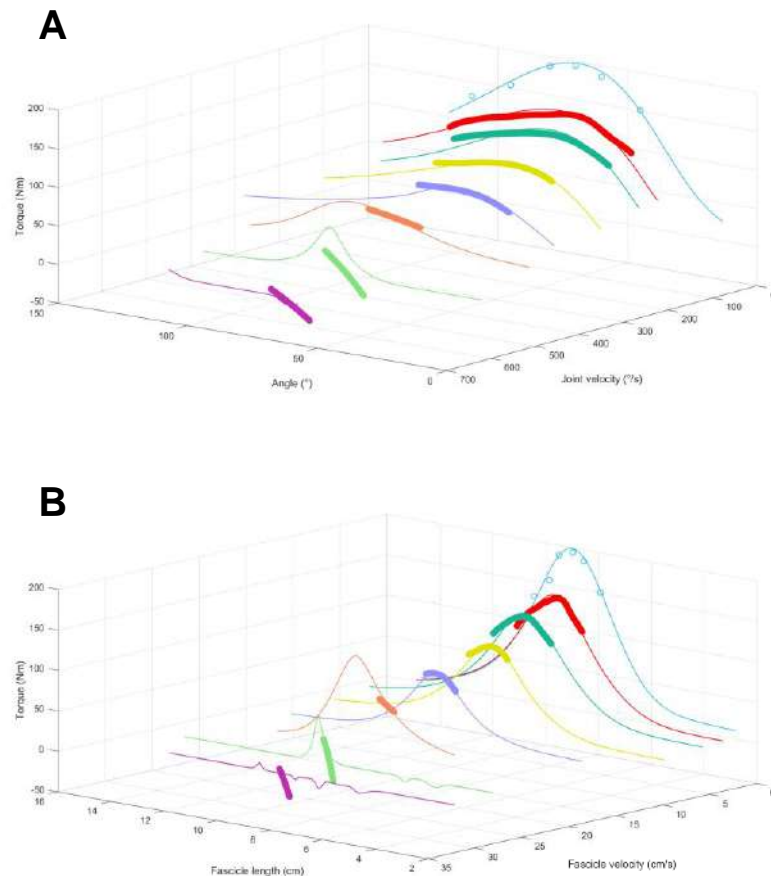


Figure 58: Torque-joint velocity-angle (A) and torque-fascicle velocity-length (B) three-dimensional relationships with experimental (bold lines and circles) and fitted (thin lines) data.

Isokinetic modelling

Fitted torque-angle and torque-length relationships are shown in Figure 59 (panels A and B, respectively). ANOVA revealed an effect of joint velocity on maximal torque ($p < 0.001$, Figure 59E). Maximal torque decreased with increasing speed, with 199.0 ± 61.0 N.m in the isometric condition, 145.1 ± 49.9 N.m at $50^\circ \cdot s^{-1}$, 128.9 ± 40.5 N.m at $100^\circ \cdot s^{-1}$, 105.0 ± 34.4 N.m at $200^\circ \cdot s^{-1}$, and 86.4 ± 26.2 N.m at $300^\circ \cdot s^{-1}$. Post-hoc analysis revealed significant differences between all conditions ($p < 0.001$). ANOVA also revealed an effect of joint velocity on absolute θ_0 ($p < 0.05$, Figure 59C), but no differences were detected between conditions in the post-hoc analysis. In the isometric condition, absolute θ_0 was $68.5 \pm 7.7^\circ$. It was $67.4 \pm 14.1^\circ$ at $50^\circ \cdot s^{-1}$, $62.3 \pm 14.5^\circ$ at $100^\circ \cdot s^{-1}$, $60.6 \pm 11.9^\circ$ at $200^\circ \cdot s^{-1}$, and $64.2 \pm 10.2^\circ$ at $300^\circ \cdot s^{-1}$. No effect of joint velocity was found

for absolute L_0 ($p=0.071$, Figure 59D). L_0 was 9.0 ± 1.4 cm in isometric condition, 9.1 ± 1.5 cm at $50^\circ \cdot s^{-1}$, 9.2 ± 1.5 cm at $100^\circ \cdot s^{-1}$, 8.8 ± 1.4 cm at $200^\circ \cdot s^{-1}$, and 9.0 ± 1.4 cm at $300^\circ \cdot s^{-1}$.

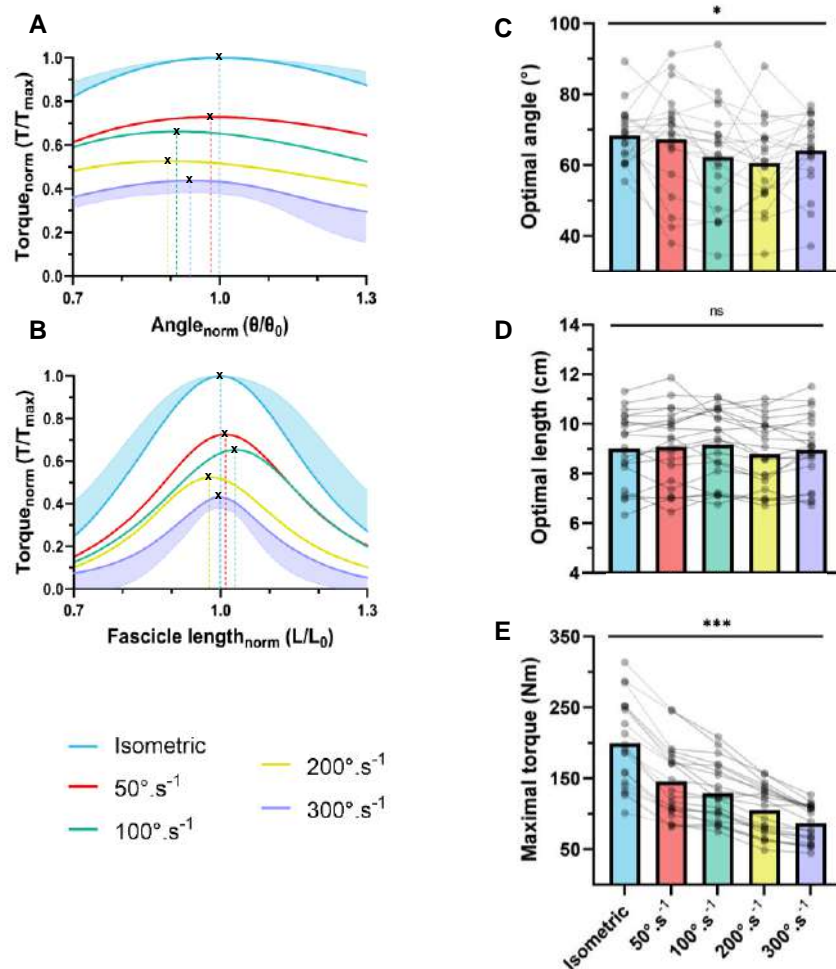


Figure 59: Modelling of the relative torque-angle (A) and relative torque-length (B) relationships during isometric, $50^\circ \cdot s^{-1}$, $100^\circ \cdot s^{-1}$, $200^\circ \cdot s^{-1}$, and $300^\circ \cdot s^{-1}$ conditions. Relative optimal torque, angle and length were obtained by dividing the torque, angle or fascicle length by the maximal torque, optimal angle or optimal length of the isometric condition. Data are means (plain lines) and only the standard deviation of the isometric and $300^\circ \cdot s^{-1}$ condition were shown for clarity. Dashed lines represent projections of the optimal angle (A) and of the optimal length (B). Panels C, D and E represent means (coloured bars) and individual data (grey dots) for the optimal angle, optimal fascicle length and maximal torque, respectively. * and *** significant main effect of joint velocity ($p < 0.05$ and $p < 0.001$, respectively). $N=21$.

Effect of pre-activation

Results regarding the effects of pre-activation on torque, length and joint angle are presented for twenty participants only, due to technical issues affecting one participant.

Experimental data

Figure 60 illustrates the experimental relationships between torque and angle, joint velocity and angle, torque and fascicle length, and fascicle velocity and angle during the isokinetic contractions at $100^{\circ} \cdot s^{-1}$, performed under each pre-activation condition. ANOVA revealed an effect of pre-activation on the torque production at the beginning of the isokinetic contraction ($p < 0.001$). At the start of the contraction, torque was significantly lower in NoPRE (2.6 ± 19.6 N.m) compared with PRE_{iso} (122.1 ± 37.7 N.m, $p < 0.001$) and with PRE_{ecc} (128.6 ± 48.3 N.m, $p < 0.001$). No difference was found between PRE_{iso} and PRE_{ecc} ($p = 0.425$). ANOVA also revealed an effect of pre-activation on fascicle length at the start of the isokinetic contraction ($p < 0.001$). Fascicle length was significantly longer in NoPRE (11.4 ± 1.7 cm) compared with PRE_{iso} (10.1 ± 1.6 cm, $p < 0.001$) and with PRE_{ecc} (10.6 ± 1.5 cm, $p < 0.01$). Fascicle length was significantly shorter in PRE_{iso} compared with PRE_{ecc} ($p < 0.01$). Maximal torque produced during the isokinetic range was lower in PRE_{iso} (114.7 ± 38.5 N.m) compared with NoPRE (130.4 ± 41.9 N.m, $p < 0.001$) and PRE_{ecc} (131.2 ± 42.1 N.m, $p < 0.001$), while no significant difference was found between NoPRE and PRE_{ecc} ($p = 1$).

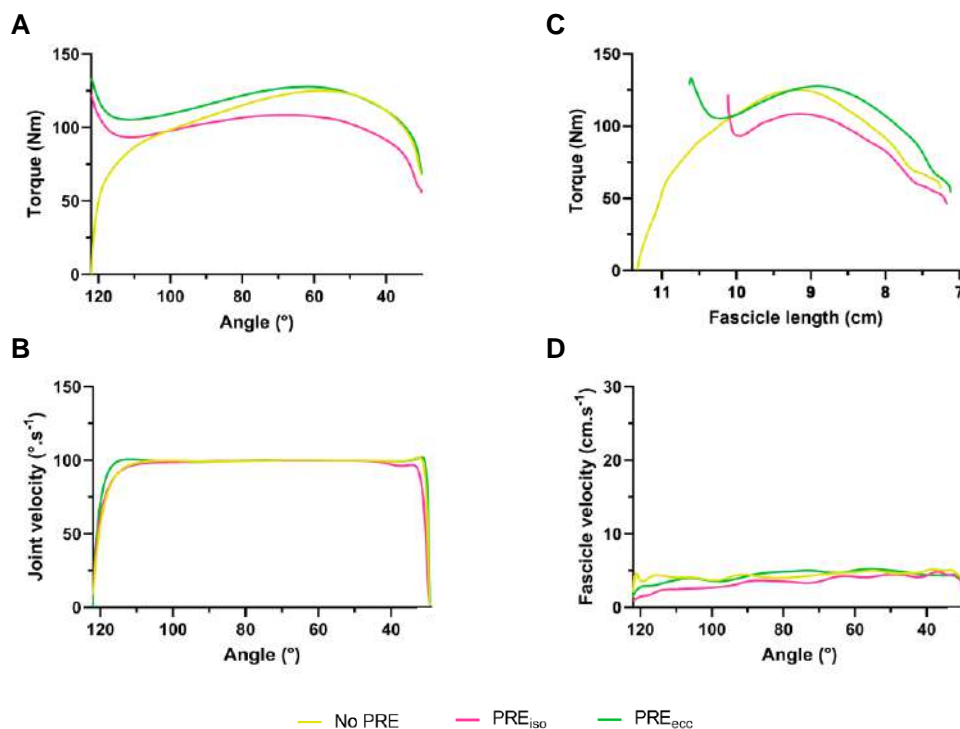


Figure 60: Experimental relationships between torque and angle (A), joint velocity and angle (B), torque and fascicle length (C), and between fascicle velocity and angle (D) during the isokinetic contractions at $100^{\circ} \cdot s^{-1}$. NoPRE is isokinetic contraction alone, PRE_{iso} is isokinetic contraction preceded by isometric contraction, and PRE_{ecc} is isokinetic contraction preceded by eccentric contraction. Data are means, standard deviation was not shown for clarity. $N = 20$.

Figure 61 illustrates the experimental relationships between torque and angle, joint velocity and angle, torque and fascicle length, and fascicle velocity and angle during the isokinetic contractions at $300^{\circ}\cdot s^{-1}$, performed under each pre-activation condition. The ANOVA revealed a main effect of pre-activation on torque production at the beginning of the isokinetic contraction ($p<0.001$). Torque was significantly lower in NoPRE (8.9 ± 25.2 N.m) compared with PRE_{iso} (123.1 ± 33.7 N.m, $p<0.001$) and PRE_{ecc} (119.6 ± 42.9 N.m, $p<0.001$). No difference was found between PRE_{iso} and PRE_{ecc} ($p=0.525$). Also, the ANOVA revealed an effect of pre-activation on the fascicle length at the start of the isokinetic contraction ($p<0.01$). Fascicle length was significantly longer in NoPRE (11.1 ± 1.7 cm) compared with PRE_{iso} (10.6 ± 1.7 cm, $p<0.01$) and PRE_{ecc} (10.7 ± 1.7 cm, $p<0.05$). No difference was found between PRE_{iso} and PRE_{ecc} ($p=0.578$). The maximal torque produced during the isokinetic range was lower in PRE_{iso} (62.2 ± 20.2 N.m) compared with NoPRE (83.2 ± 26.0 N.m, $p<0.001$) and PRE_{ecc} (81.8 ± 29.0 N.m, $p<0.001$), while no significant difference was found between NoPRE and PRE_{ecc} ($p=1$).

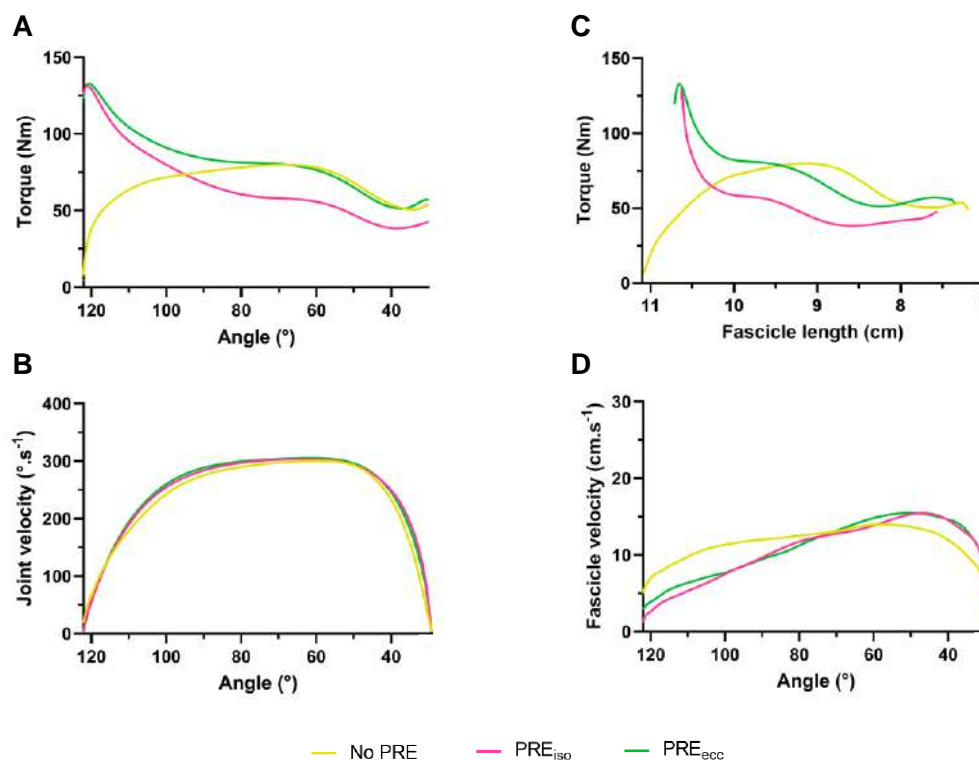


Figure 61: Experimental relationships between torque and angle (A), joint velocity and angle (B), torque and fascicle length (C), and between fascicle velocity and angle (D) during the isokinetic contractions at $300^{\circ}\cdot s^{-1}$. NoPRE is isokinetic contraction alone, PRE_{iso} is isokinetic contraction preceded by isometric contraction, and PRE_{ecc} is isokinetic contraction preceded by eccentric contraction. Data are means, standard deviation was not shown for clarity. $N=20$.

Muscle activity of the VL, VM and RF at the beginning of the contraction and during the isokinetic phase at $100^{\circ}.s^{-1}$ is presented in Table 10. The ANOVA revealed a main effect of pre-activation on the relative EMG signal at the beginning of contraction for the VL, VM and RF ($p < 0.001$ for all) at $100^{\circ}.s^{-1}$. For the VL, the EMG signal was lower in NoPRE compared with PRE_{iso} ($p < 0.001$) and PRE_{ecc} ($p < 0.001$). Also, PRE_{iso} was higher than PRE_{ecc} ($p < 0.05$). For the VM, the EMG signal was lower in NoPRE compared with PRE_{iso} ($p < 0.001$) and PRE_{ecc} ($p < 0.05$), and PRE_{iso} was higher than PRE_{ecc} ($p < 0.05$). For the RF, the EMG signal was lower in NoPRE compared with PRE_{iso} ($p < 0.001$) and PRE_{ecc} ($p < 0.001$), while PRE_{iso} was not significantly different from PRE_{ecc} ($p = 0.134$). Regarding the EMG activity during the isokinetic phase used for the modelling analysis, the ANOVA revealed no effect of pre-activation for the VL, VM and RF ($p = 0.547$, $p = 0.053$, and $p = 0.797$, respectively).

Table 10: Mean muscle activation of the VL, VM, and RF at the start and during the isokinetic phase of the contraction at $100^{\circ}.s^{-1}$. ^a represents a main effect of pre-activation ($p < 0.001$), ^b a significant difference compared to PRE_{iso} ($p < 0.001$), ^c a significant difference compared to PRE_{ecc} ($p < 0.001$), ^d a significant difference compared to PRE_{ecc} ($p < 0.05$). Data are presented as means and standard deviation.

	Start of contraction			Isokinetic phase		
	NoPRE	PRE_{iso}	PRE_{ecc}	NoPRE	PRE_{iso}	PRE_{ecc}
VL (%max) ^a	9.1 ± 12.9 ^{b,c}	44.6 ± 15.6 ^d	33.6 ± 13.5	43.6 ± 7.8	42.9 ± 10.5	45.7 ± 10.2
VM (%max) ^a	14.3 ± 15.8 ^{b,d}	48.4 ± 19.7 ^d	34.1 ± 12.0	45.3 ± 9.8	43.6 ± 12.0	49.8 ± 14.5
RF (%max) ^a	7.4 ± 11.0 ^{b,c}	41.4 ± 16.8	32.4 ± 11.6	48.9 ± 8.6	49.2 ± 9.6	50.8 ± 11.5

Muscle activity of the VL, VM and RF at the beginning of the contraction and during the isokinetic phase at $100^{\circ}.s^{-1}$ is presented in Table 11. The ANOVA revealed no effect of pre-activation on the relative EMG signal at the beginning of contraction for the VL, VM ($p = 0.413$ and $p = 0.215$, respectively), but revealed a significant effect for the RF ($p < 0.05$), where the EMG signal was lower in NoPRE compared with PRE_{iso} ($p < 0.05$) and PRE_{ecc} ($p < 0.05$). No difference was found between PRE_{iso} and PRE_{ecc} ($p = 0.427$). Regarding the EMG activity during the isokinetic phase used for the modelling analysis, the ANOVA revealed no effect of pre-activation for the VL, VM and RF ($p = 0.319$, $p = 0.626$, and $p = 0.680$, respectively).

Table 11: Mean muscle activation of the VL, VM, and RF at the start and during the isokinetic phase of the contraction at $300^{\circ} \cdot s^{-1}$. ^a represents a main effect of pre-activation ($p < 0.05$), ^b a significant difference compared to PRE_{iso} ($p < 0.05$), ^c a significant difference compared to PRE_{ecc} ($p < 0.05$). Data are presented as means and standard deviation.

	Start of contraction			Isokinetic phase		
	NoPRE	PRE_{iso}	PRE_{ecc}	NoPRE	PRE_{iso}	PRE_{ecc}
VL (%max)	26.4 ± 26.7	35.6 ± 14.9	36.9 ± 20.6	51.3 ± 17.2	45.2 ± 13.2	50.1 ± 9.9
VM (%max)	29.3 ± 26.2	35.1 ± 11.4	41.5 ± 15.9	52.3 ± 16.1	49.8 ± 16.5	52.9 ± 17.8
RF (%max)^a	18.5 ± 18.5 ^{b,c}	40.3 ± 17.2	37.5 ± 11.6	57.2 ± 12.5	54.7 ± 13.3	53.6 ± 15.2

Isokinetic modelling

Modelling of the torque-angle and torque-length relationships was not possible for five participants in the pre-activation followed by contraction at $300^{\circ} \cdot s^{-1}$, due to the non-curved shape of the torque (mean R^2 values of 0.35, 0.13, 0.47, 0.99, and 0.99). Data presented at this velocity are for $N=15$.

Normalised torque-angle and torque-length relationships for isokinetic contraction at $100^{\circ} \cdot s^{-1}$ in the NoPRE, PRE_{iso} and PRE_{ecc} conditions are shown in Figure 62. A main effect of pre-activation condition was found on maximal torque ($p < 0.001$, Figure 62E), confirming the results obtained from the non-fitted data. T_{max} was significantly lower in PRE_{iso} compared with NoPRE ($p < 0.001$), and PRE_{ecc} ($p < 0.001$), while no significant difference was found between NoPRE and PRE_{ecc} ($p=1$). The absolute optimal angle did not differ between the three pre-activation conditions ($p=0.394$, Figure 62C). The mean optimal absolute angle was $61.7 \pm 14.6^{\circ}$ in NoPRE $65.7 \pm 14.3^{\circ}$ in PRE_{iso} and $63.9 \pm 8.1^{\circ}$ in PRE_{ecc} . ANOVA also revealed no effect of pre-activation on the absolute optimal fascicle length ($p=0.522$, Figure 62D). The mean absolute optimal fascicle length was 9.1 ± 1.5 cm in NoPRE, 9.1 ± 1.6 cm in PRE_{iso} , and 9.0 ± 1.4 cm in PRE_{ecc} .

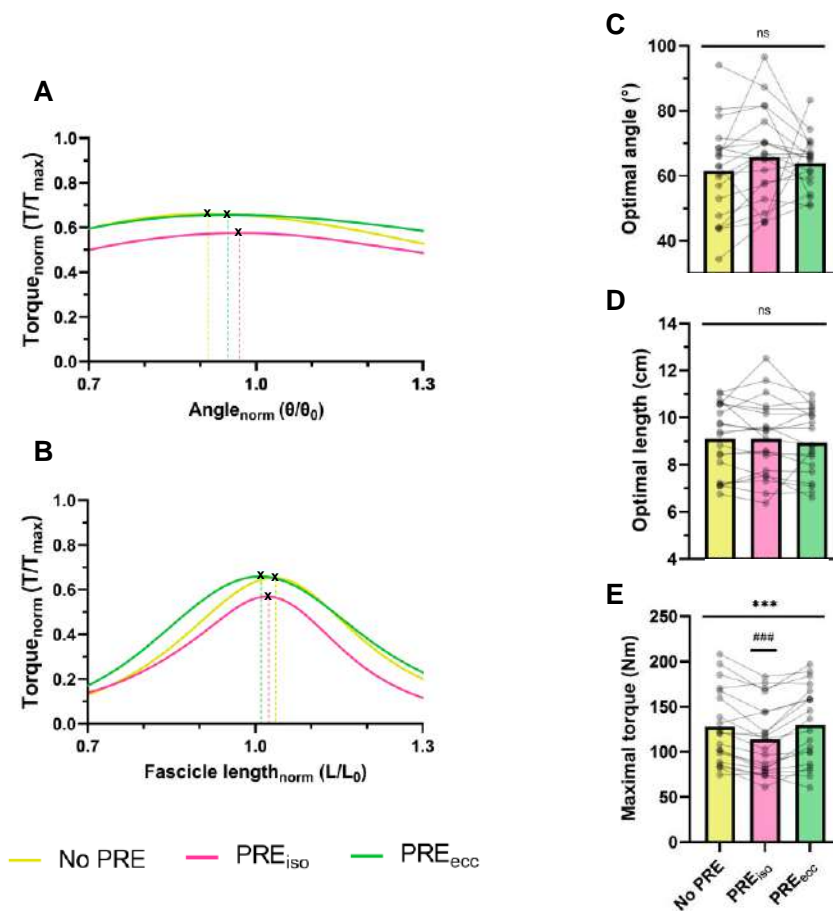


Figure 62: Normalized torque-angle (A) and torque-length (B) relationships in isokinetic contraction at $100^\circ.s^{-1}$ preceded by no pre-activation (NoPRE, yellow line), isometric pre-activation (PRE_{iso}, red line), or eccentric pre-activation (PRE_{ecc}, green line). Data in panels A and B are means, standard deviation was not shown for clarity. Panels C, D and E represent means (colored bars) and individual data (grey dots) of optimal angle, optimal length and maximal torque, respectively. *** shows the global effect ($p < 0.001$) and ### represent the significant difference of PRE_{iso} compared to the other conditions ($p < 0.001$). $N=20$.

Normalised torque-angle and torque-length relationships for isokinetic contraction at $300^\circ.s^{-1}$ in the NoPRE, PRE_{iso} and PRE_{ecc} conditions are illustrated in Figure 63. A main effect of pre-activation condition was found on the maximal torque ($p < 0.001$, Figure 63E), confirming the results from the non-fitted data. T_{max} was significantly lower in PRE_{iso} compared with NoPRE ($p < 0.001$) and PRE_{ecc} ($p < 0.001$), while no difference was found between NoPRE and PRE_{ecc} ($p=1$). ANOVA revealed no effect of pre-activation condition on the absolute optimal angle ($p=0.091$, Figure 63C). The mean absolute optimal angle was $64.3 \pm 10.7^\circ$ in NoPRE, $69.7 \pm 8.9^\circ$ in PRE_{iso}, and $70.1 \pm 4.5^\circ$ in PRE_{ecc}. A main effect of pre-activation condition was detected for the

absolute optimal fascicle length ($p < 0.01$, Figure 63D). The mean absolute optimal fascicle length was significantly lower in NoPRE (9.1 ± 1.5 cm) compared with PRE_{iso} (10.0 ± 1.6 cm, $p < 0.05$) and PRE_{ecc} (9.9 ± 1.5 cm, $p < 0.05$), while no difference was found between PRE_{iso} and PRE_{ecc} ($p = 0.941$).

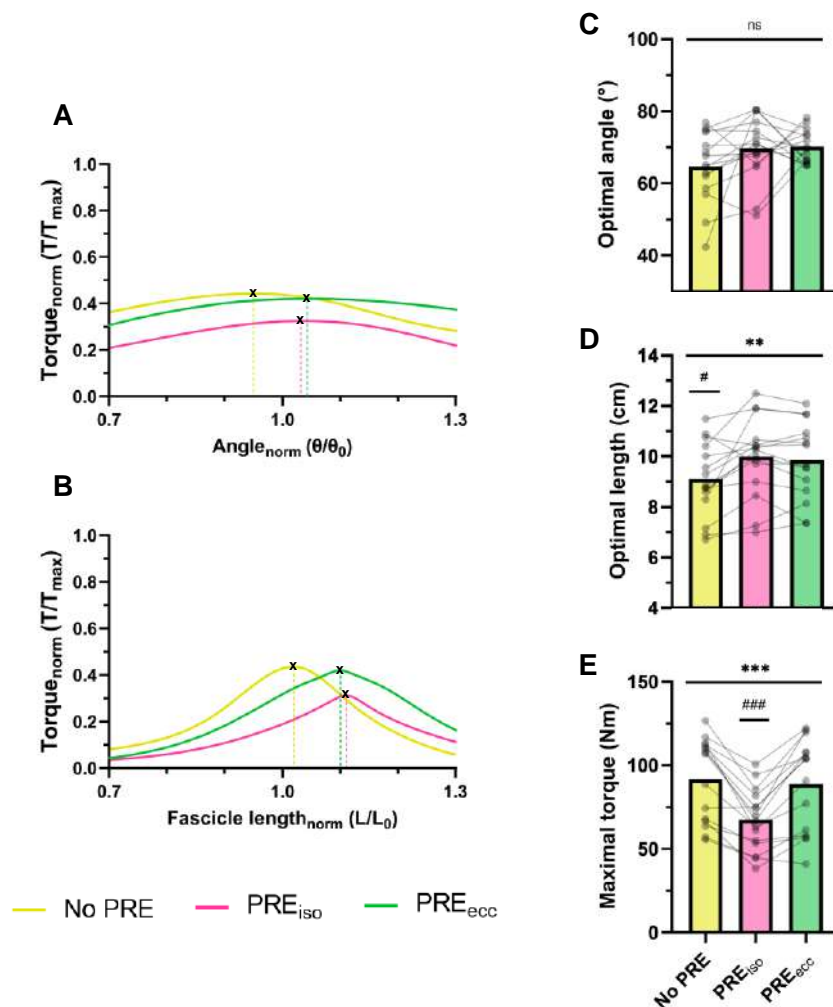


Figure 63: Normalized torque-angle (A) and torque-length (B) relationships in isokinetic contraction at $300^\circ \cdot s^{-1}$ preceded by no pre-activation (NoPRE, yellow line), isometric pre-activation (PRE_{iso} , red line), or eccentric pre-activation (PRE_{ecc} , green line). Data in panels A and B are means, standard deviation was not shown for clarity. Panels C, D and E represent means (colored bars) and individual data (grey dots) of optimal angle, optimal length and maximal torque, respectively. ** and *** show the global effect ($p < 0.01$ and $p < 0.001$, respectively) and # and ### represent the significant difference of one condition compared to the other conditions ($p < 0.05$ and $p < 0.001$, respectively). $N = 15$.

DISCUSSION

This study is, to our knowledge, the first to demonstrate that an increase in knee joint angular velocity modifies the optimal angle but not the optimal fascicle length, confirming our first

hypothesis. However, contrary to our second hypothesis, we found that isometric pre-activation before isokinetic contraction induces a decrease in maximal torque capacity compared with eccentric or no pre-activation.

Effect of joint velocity

In line with the results highlighted by Hauraix *et al.* (2017), knee joint and fascicle velocities increased in every isokinetic and isoinertial condition. As expected, a decrease in maximal torque was found with increasing velocity in both experimental and modelled results, in accordance with studies on the force-velocity relationship (Brito Fontana *et al.*, 2014; Forrester *et al.*, 2011). Torque production continued to decrease in isoinertial conditions, in line with the work of Hauraix *et al.* (2017). This decrease in torque observed with increasing joint velocity is linked to the reduction of actin-myosin cross-bridges (Piazzesi *et al.*, 2007).

For the first time, the torque-angle and torque-length relationships at high knee joint velocities were presented (*i.e.* $>400^{\circ}\cdot s^{-1}$, Figure 57). However, it was not possible to fit torque-angle and torque-length relationships above $300^{\circ}\cdot s^{-1}$, mainly due to the flattening of torque-angle patterns with increasing joint velocity, as modelled by Anderson *et al.* (2007). At this high velocity, inaccurate fits could also be explained by the lack of an isokinetic phase, due to the incapacity of some participants to produce a high level of force in a short period of time, thereby increasing the time needed to accelerate the knee joint. Furthermore, this phenomenon may have been joined by the limited range of motion in our study, and particularly the maximum extended knee angle (*i.e.* $\sim 30^{\circ}$), which would have triggered the deceleration of the dynamometer sooner, and thus reduced the isokinetic phase. Nevertheless, modelling these relationships at velocities below $300^{\circ}\cdot s^{-1}$ enabled us to have a great overview of their alterations with increasing speed.

We found a shift of the optimal angle with increasing angular speed, as it occurred at more extended knee joint angles (Figure 59). Surprisingly, we found a shift to more flexed knee angles between $200^{\circ}\cdot s^{-1}$ and $300^{\circ}\cdot s^{-1}$. This latter result might be explained by an earlier onset of joint deceleration than at slower velocities (Figure 57B), resulting in a shift of the optimal angle. Overall, our results are in line with several previous studies (Bobbert & Van Ingen Schenau, 1990; Kawakami *et al.*, 2002; Thorstensson *et al.*, 1976). The shift of the optimal angle could be linked to the time needed to obtain maximal muscle activation, described as “active state” by Bobbert and Van Igen Schenau (1990), or to the elongation of the series elastic

component (Kawakami *et al.*, 2002). In the present study, EMG activity did not differ between conditions from $50^{\circ} \cdot s^{-1}$ to $300^{\circ} \cdot s^{-1}$, suggesting that the muscle-tendon interplay hypothesis of Kawakami *et al.* (2002) is more appropriate.

Since our results did not show any modification of the optimal fascicle length despite a shift in optimal angle with increasing joint velocity, the present study directly confirms the muscle-tendon interplay hypothesis. During contraction, at a given angle, fascicle length seems to be longer at higher than lower velocities due to the fewer binding sites in sarcomeres. The optimal length thus occurs later in the movement, altering the angle at which peak torque occurs. Hence, muscle-tendon interactions play a major role during contractions, enabling fascicles to operate at the same optimal length despite different muscle-tendon unit lengths. This behaviour, already highlighted in the literature during dynamic tasks (Ishikawa *et al.*, 2007; Nikolaidou *et al.*, 2017), could allow the production of fibres' maximal torque capacities at every velocity.

Effect of pre-activation

The lower maximal torque in PRE_{iso} compared to PRE_{ecc} and NoPRE found in this study differs from the study of Narici *et al.* (1991), who did not find any difference in isokinetic peak torque between no pre-activation and a 25% MVC isometric pre-load during knee extension. Furthermore, Holzer *et al.* (2023) demonstrated, using simulations of the plantar flexors, an increase or similar maximal torque production with an isometric pre-load, which was highly related to tendon compliance. In our study, similarly to Goecking *et al.* (2024), torque produced at the start of the isokinetic contraction was not different between PRE_{iso} and PRE_{ecc} for both velocities, but was higher than in NoPRE (Figures 60A and 61A). The shorter fascicle length observed with a pre-load at the start of the isokinetic contraction indicates a similar stretch of tendinous structures, leading to the storage of elastic energy (Farris *et al.*, 2016; Lindstedt *et al.*, 2001). The release of this energy during the isokinetic contraction might explain the superior torque observed with pre-activity (*i.e.* from 123° to $\sim 110^{\circ}$), at both velocities. After that, torque in PRE_{iso} became lower than in NoPRE and PRE_{ecc} at both velocities. This discrepancy might not be explained by the fascicle length in PRE_{iso}, since it was not different from PRE_{ecc}. Additionally, it was not explained by EMG activity, which was similar between conditions.

Therefore, we speculate about the occurrence of a phenomenon called residual force depression (rFD). Residual force depression is described as a decrease in maximal torque

capacity in a fixed-end contraction following active muscle shortening, and is explained by the giant titin protein inhibiting cross-bridge formation within the sarcomere (for reviews, see Chen *et al.* 2019 and Hahn *et al.*, 2023). Although generally observed in isometric contractions preceded by active shortening (Lee & Herzog, 2003; Raiteri *et al.*, 2024), rFD has also been demonstrated during isokinetic contractions (McDaniel *et al.*, 2010), and following isometric contraction (Goecking *et al.*, 2024; Holt & Williams, 2018). We argue that the fascicle shortening during the isometric pre-load (Ito *et al.*, 1998) may induce rFD during the isokinetic contraction. This rFD is likely accompanied by transient rFD during the isokinetic phase (Goecking *et al.*, 2024; McDaniel *et al.*, 2010), causing a decrease in torque. It is possible that the study of Narici *et al.* (1991) did not find any difference in peak torque between isokinetic contractions with or without isometric pre-activation because the pre-load was relatively low (25% MVC). Since rFD intensity is dependent on fascicle work (Lee & Herzog, 2003; Raiteri *et al.*, 2024), it seems that the amount of shortening work of fascicles in the study of Narici *et al.* (1991) was too low to induce rFD during the isokinetic contraction, leading to similar torque production. Another interesting finding in the present study was the independence of our results from velocity. This is in accordance with the work of Herzog *et al.* (2000), who showed similar rFD at various velocities. In our study however, we did not find an increase in torque for PRE_{ecc} compared to NoPRE, as demonstrated by Goecking *et al.* (2024). This discrepancy may be explained by the different muscles studied, as we performed knee extensions while Goecking *et al.* (2024) examined plantar flexions. Considering the positive effect of tendon compliance on torque production with a pre-load, highlighted by Holzer *et al.* (2023), we could argue that a stiffer tendon in VL compared to the Achilles tendon (Karamanidis & Arampatzis, 2006) might decrease the torque production following pre-activation, hence producing similar maximal torque between PRE_{ecc} and NoPRE.

In the same way, we speculate that our findings in PRE_{ecc}, where torque remained similar to NoPRE, are due to the residual force enhancement (rFE) that may have diminished the effect of transient rFD (Goecking *et al.*, 2024). Residual force enhancement is described as an increased torque capacity in a fixed-end contraction following active lengthening, and is explained by the increase in passive force linked to the titin protein (for reviews, see Fukutani & Herzog, 2019; Hessel *et al.*, 2017). Following the eccentric pre-load, we presume rFE occurred and reduced the decrease in of torque production, due to rFD during the isokinetic contraction. This might explain the torque differences observed in our study between PRE_{iso} and PRE_{ecc}, despite similar fascicle behaviour.

The optimal angle was not altered between isometric, eccentric, and no pre-activation conditions, at slow and fast velocities (Figures 62C and 63C). However, the optimal fascicle length differed with pre-activation compared to NoPRE only at $300^{\circ}.s^{-1}$. This result may be explained by the absence of a significant difference in fascicle length at the start of the isokinetic contraction (which was present at $100^{\circ}.s^{-1}$), probably due to a small amount of pre-activation in the NoPRE condition. Indeed, we can see that the starting fascicle length at $300^{\circ}.s^{-1}$ is shorter than at $100^{\circ}.s^{-1}$ (Figures 60C and 61C). Analysis of EMG activity confirmed this theory, revealing significant differences in all muscles between pre-activation conditions and NoPRE at the start of the isokinetic contraction at $100^{\circ}.s^{-1}$, but not at $300^{\circ}.s^{-1}$. We found slower fascicle velocities for pre-activation conditions compared to NoPRE, which might have led to an increase in torque production (Arnold *et al.*, 2013), and thus an earlier occurrence of optimal length and optimal angle, although no significant difference was found for the optimal angle. Fascicles in the NoPRE condition, although slightly shortened due to minor pre-activity, continued to shorten during the isokinetic contraction, delaying the occurrence of peak torque.

Implications for isokinetic testing

This study highlighted a shift in the optimal angle with increasing joint velocity that was not accompanied by a shift in optimal fascicle length. Therefore, it seems that joint angle is not necessarily associated with fascicle length, due to dynamic muscle-tendon interactions. This result is interesting considering the assumption usually made between the torque-angle and the torque-length relationships (Kellis & Blazevich, 2022). Hence, caution should be taken when performing an isometric torque-angle relationship assessment to compare it with dynamic performance, as it is preferable to be closer to the movement angular velocities to consider the correct optimal angle. Interestingly, our findings suggest a similar optimal fascicle length with increasing joint velocity, indicating that the assessment of the torque-length relationship can be performed in an isokinetic mode. This is particularly relevant for researchers as it takes less time to perform and induces less fatigue in participants. However, our results highlighted the difficulty of modelling this relationship above $300^{\circ}.s^{-1}$ since the torque pattern flattens at high velocities.

There is no consensus about the isokinetic testing protocol in the literature. Some studies have performed isokinetic contractions with pre-activation (Brown *et al.*, 2016; Forrester *et al.*, 2011; Germano Maciel *et al.*, 2020; Pain *et al.*, 2013), while others have done so without pre-

activation (Drazan *et al.*, 2019; Hahn *et al.*, 2014; Noorkoiv *et al.*, 2015; Oranchuk *et al.*, 2020). The main reason for including pre-activation is to fully activate the muscles from the start of the isokinetic contraction, and to decrease the tendon slack, with the objective to ensure a maximal torque production. In this study, we found that torque production decreased when maximal isometric pre-load was applied before the isokinetic contraction, at slow and fast velocities. This phenomenon was not linked to muscle activity since we observed no EMG differences between conditions. Moreover, at $100^{\circ}\cdot s^{-1}$, we found a lower muscle activity in NoPRE at the start of the isokinetic contraction compared to pre-activation conditions, but it did not impact maximal torque capacity. However, performing an eccentric pre-activation seems to enable participants to produce maximal torque. We therefore suggest performing isokinetic testing with either no pre-load or eccentric pre-activation.

CONCLUSION

The present study confirmed previous results of the literature, showing a shift toward more extended knee angles of the optimal angle with increased joint velocity. This was not accompanied by a shift in the optimal fascicle length, suggesting specific muscle-tendon behaviour during knee extension to maintain fascicles' maximal torque capacities. Future experimental studies should investigate whether the conservation of optimal length also occurs in muscles attached to tendons with different mechanical properties, such as the Achilles tendon. We also highlighted that using an isometric pre-activation before an isokinetic contraction reduced maximal torque production compared to eccentric or no pre-load, at both slow and fast velocities. These findings are noteworthy for future research investigating torque-length relationships, or more generally for those performing isokinetic testing. Furthermore, it seems important to continue research in the field of rFD and rFE to confirm our hypothesis and better understand the factors influencing torque capacities during isokinetic contractions.

REFERENCES

- Anderson, D. E., Madigan, M. L., & Nussbaum, M. A. (2007). Maximum voluntary joint torque as a function of joint angle and angular velocity: Model development and application to the lower limb. *Journal of Biomechanics*, 40(14), 3105–3113. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2007.03.022>
- Arnold, E. M., Hamner, S. R., Seth, A., Millard, M., & Delp, S. L. (2013). How muscle fiber lengths and velocities affect muscle force generation as humans walk and run at different speeds. *Journal of Experimental Biology*, 216(11), 2150–2160. <https://doi.org/10.1242/jeb.075697>
- Beaumat, N., Hauraix, H., Nordez, A., Hager, R., Rabita, G., Guilhem, G., & Dorel, S. (2017). Maximal shortening velocity during plantar flexion: Effects of pre-activity and initial stretching state. *Journal of Medicine and Science in Sports*, 28(4), 1361–1370. <https://doi.org/10.1111/sms.13043i>
- Bobbert, M. F., & Casius, L. J. R. (2005). Is the effect of a countermovement on jump height due to active state development? *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 37(3), 440–446. <https://doi.org/10.1249/01.MSS.0000155389.34538.97>
- Bobbert, M. F., Van, G. J., & Schenau, I. (1990). Isokinetic plantar flexion: experimental results and model calculations. *Journal of Biomechanics*, 23(2), 105–119.
- Bolsterlee, B., Veeger, H. E. J., van der Helm, F. C. T., Gandevia, S. C., & Herbert, R. D. (2015). Comparison of measurements of medial gastrocnemius architectural parameters from ultrasound and diffusion tensor images. *Journal of Biomechanics*, 48(6), 1133–1140. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2015.01.012>
- Brennan, S. F., Cresswell, A. G., Farris, D. J., & Lichtwark, G. A. (2017). *In vivo* fascicle length measurements via B-mode ultrasound imaging with single vs dual transducer arrangements. *Journal of Biomechanics*, 64, 240–244. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2017.09.019>
- Brown, S. R., Brughelli, M., & Bridgeman, L. A. (2016). Profiling isokinetic strength by leg preference and position in rugby union athletes. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 11(4), 500–507. <https://doi.org/10.1123/ijsp.2015-0241>
- Chen, J., Hahn, D., & Power, G. A. (2019). Shortening-induced residual force depression in humans. *J Appl Physiol*, 126, 1066–1073. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00931.2018.-When>
- de Brito Fontana, H., Roesler, H., & Herzog, W. (2014). *In vivo* vastus lateralis force-velocity relationship at the fascicle and muscle tendon unit level. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 24(6), 934–940. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2014.06.010>
- Drazan, J. F., Hullfish, T. J., & Baxter, J. R. (2019). Muscle structure governs joint function: Linking natural variation in medial gastrocnemius structure with isokinetic plantar flexor function. *Biology Open*, 8(12). <https://doi.org/10.1242/bio.048520>
- Farris, D. J., & Lichtwark, G. A. (2016). UltraTrack: Software for semi-automated tracking of muscle fascicles in sequences of B-mode ultrasound images. *Computer Methods and Programs in Biomedicine*, 128, 111–118. <https://doi.org/10.1016/j.cmpb.2016.02.016>
- Farris, D. J., Lichtwark, G. A., Brown, N. A. T., & Cresswell, A. G. (2016). The role of human ankle plantar flexor muscle-tendon interaction and architecture in maximal vertical jumping

- examined *in vivo*. *Journal of Experimental Biology*, 219(4), 528–534. <https://doi.org/10.1242/jeb.126854>
- Finni, T., Ikegawa, S., Lepola, V., & Komi, P. v. (2003). Comparison of force-velocity relationships of vastus lateralis muscle in isokinetic and in stretch-shortening cycle exercises. *Acta Physiologica Scandinavica*, 177(4), 483–491. <https://doi.org/10.1046/j.1365-201X.2003.01069.x>
- Forrester, S. E., Yeadon, M. R., King, M. A., & Pain, M. T. G. (2011). Comparing different approaches for determining joint torque parameters from isovelocity dynamometer measurements. *Journal of Biomechanics*, 44(5), 955–961. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2010.11.024>
- Fukashiro, S., Hay, D. C., & Nagano, A. (2006). Biomechanical Behavior of Muscle-Tendon Complex During Dynamic Human Movements. In *Journal of Applied Biomechanics* (Vol. 22).
- Fukutani, A., & Herzog, W. (2019). Current understanding of residual force enhancement: Cross-bridge component and non-cross-bridge component. In *International Journal of Molecular Sciences* (Vol. 20, Issue 21). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/ijms20215479>
- Goecking, T., Holzer, D., Hahn, D., Siebert, T., Seiberl, W., Goecking, T., & Seiberl, W. (2024). Unlocking the benefit of active stretch: the eccentric muscle action, not the preload, maximizes muscle-tendon unit stretch-shortening cycle performance. *Journal of Applied Physiology*, 137(2), 394–408. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00809.2023>
- Hahn, D., Han, S. won, & Joumaa, V. (2023). The history-dependent features of muscle force production: A challenge to the cross-bridge theory and their functional implications. In *Journal of Biomechanics* (Vol. 152). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2023.111579>
- Hahn, D., Herzog, W., & Schwirtz, A. (2014). Interdependence of torque, joint angle, angular velocity and muscle action during human multi-joint leg extension. *European Journal of Applied Physiology*, 114(8), 1691–1702. <https://doi.org/10.1007/s00421-014-2899-5>
- Hauraix, H., Dorel, S., Rabita, G., Guilhem, G., & Nordez, A. (2017). Muscle fascicle shortening behaviour of vastus lateralis during a maximal force-velocity test. *European Journal of Applied Physiology*, 117(2), 289–299. <https://doi.org/10.1007/s00421-016-3518-4>
- Hauraix, H., Nordez, A., Guilhem, G., Rabita, G., & Dorel, S. (2015). *In vivo* maximal fascicle-shortening velocity during plantar flexion in humans. *J Appl Physiol*, 119, 1262–1271. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00542.2015.-Interindividual>
- Herzog, W., Leonard, T. R., & Wu, J. Z. (2000). The relationship between force depression following shortening and mechanical work in skeletal muscle. In *Journal of General Physiology* (Vol. 33, Issue 9).
- Hessel, A. L., Lindstedt, S. L., & Nishikawa, K. C. (2017). Physiological mechanisms of eccentric contraction and its applications: A role for the giant titin protein. In *Frontiers in Physiology* (Vol. 8, Issue FEB). Frontiers Research Foundation. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00070>
- Hoffman, B. W., Lichtwark, G. A., Carroll, T. J., & Cresswell, A. G. (2012). A comparison of two Hill-type skeletal muscle models on the construction of medial gastrocnemius length-tension curves in humans *in vivo*. *J Appl Physiol*, 113, 90–96. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00070.2012.-Human>

- Holt, N. C., & Williams, C. D. (2018). Can strain dependent inhibition of cross-bridge binding explain shifts in optimum muscle length? *Integrative and Comparative Biology*, 58(2), 174–185. <https://doi.org/10.1093/icb/icy050>
- Holzer, D., Millard, M., Hahn, D., Siebert, T., Schwirtz, A., & Seiberl, W. (2023). Tendon compliance and preload must be considered when determining the *in vivo* force–velocity relationship from the torque–angular velocity relation. *Scientific Reports*, 13(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-33643-9>
- Ichinose, Y., Kawakami, Y., Ito, M., Kanehisa, H., & Fukunaga, T. (2000). *In vivo* estimation of contraction velocity of human vastus lateralis muscle during “isokinetic” action. *J. Appl Physiol*, 88, 851–856. <http://www.jap.org>
- Ishikawa, M., Pakaslahti, J., & Komi, P. v. (2007). Medial gastrocnemius muscle behavior during human running and walking. *Gait and Posture*, 25(3), 380–384. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2006.05.002>
- Ito, M., Kawakami, Y., Ichinose, Y., Fukashiro, S., & Fukunaga, T. (1998). Nonisometric behavior of fascicles during isometric contractions of a human muscle. *J. Appl. Physiol*, 85(4), 1230–1235. <http://www.jap.org>
- Karamanidis, K., & Arampatzis, A. (2006). Mechanical and morphological properties of human quadriceps femoris and *triceps surae* muscle-tendon unit in relation to aging and running. *Journal of Biomechanics*, 39(3), 406–417. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2004.12.017>
- Kawakami, Y., Kubo, K., Kanehisa, H., & Fukunaga, T. (2002). Effect of series elasticity on isokinetic torque–angle relationship in humans. *European Journal of Applied Physiology*, 87(4–5), 381–387. <https://doi.org/10.1007/s00421-002-0657-6>
- Kellis, E., & Blazevich, A. J. (2022). Hamstrings force-length relationships and their implications for angle-specific joint torques: a narrative review. In *BMC Sports Science, Medicine and Rehabilitation* (Vol. 14, Issue 1). BioMed Central Ltd. <https://doi.org/10.1186/s13102-022-00555-6>
- Lee, H. D., & Herzog, W. (2003). Force depression following muscle shortening of voluntarily activated and electrically stimulated human adductor pollicis. *Journal of Physiology*, 551(3), 993–1003. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2002.037333>
- Lindstedt, S. L., LaStayo, P. C., & Reich, T. E. (2001). When active muscle lengthens: properties and consequences of eccentric contractions. *News Physiol.Sci.*, 16.
- Maciel, D. G., Dantas, G. A. F., Cerqueira, M. S., Barboza, J. A. M., Caldas, V. V. D. A., de Barros, A. C. M., Varela, R. R., Magalhães, D. H., & de Brito Vieira, W. H. (2023). Peak torque angle, acceleration time and time to peak torque as additional parameters extracted from isokinetic test in professional soccer players: a cross-sectional study. *Sports Biomechanics*, 22(9), 1108–1119. <https://doi.org/10.1080/14763141.2020.1784260>
- McDaniel, J., Elmer, S. J., & Martin, J. C. (2010). The effect of shortening history on isometric and dynamic muscle function. *Journal of Biomechanics*, 43(4), 606–611. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2009.10.041>
- McManus, L., Lowery, M., Merletti, R., Søgaard, K., Besomi, M., Clancy, E. A., van Dieën, J. H., Hug, F., Wrigley, T., Besier, T., Carson, R. G., Disselhorst-Klug, C., Enoka, R. M., Falla, D., Farina, D., Gandevia, S., Holobar, A., Kiernan, M. C., McGill, K., ... Hodges, P. W. (2021). Consensus for

experimental design in electromyography (CEDE) project: Terminology matrix. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 59. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2021.102565>

Narici, M. v, Sirtori, M. D., Mastore, S., & Mognoni, P. (1991). The effect of range of motion and isometric pre-activation on isokinetic torques. In *Eur J Appl Physiol* (Vol. 62).

Nikolaidou, M. E., Marzilger, R., Bohm, S., Mersmann, F., & Arampatzis, A. (2017). Operating length and velocity of human M. vastus lateralis fascicles during vertical jumping. *Royal Society Open Science*, 4(5), 1–15. <https://doi.org/10.1098/rsos.170185>

Noorkõiv, M., Nosaka, K., & Blazevich, A. J. (2015). Effects of isometric quadriceps strength training at different muscle lengths on dynamic torque production. *Journal of Sports Sciences*, 33(18), 1952–1961. <https://doi.org/10.1080/02640414.2015.1020843>

Oranchuk, D., Neville, J. G., Storey, A. G., Nelson, A. R., & Cronin, J. B. (2020). Variability of concentric angle-specific isokinetic torque and impulse. *Physiol Meas.*, 41(1). <https://doi.org/10.1088/1361-6579/ab635e>

Pain, M. T. G., Young, F., Kim, J., & Forrester, S. E. (2013). The torque-velocity relationship in large human muscles: Maximum voluntary versus electrically stimulated behaviour. *Journal of Biomechanics*, 46(4), 645–650. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2012.11.052>

Piazzesi, G., Reconditi, M., Linari, M., Lucii, L., Bianco, P., Brunello, E., Decostre, V., Stewart, A., Gore, D. B., Irving, T. C., Irving, M., & Lombardi, V. (2007). Skeletal Muscle Performance Determined by Modulation of Number of Myosin Motors Rather Than Motor Force or Stroke Size. *Cell*, 131(4), 784–795. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.09.045>

Raiteri, B. J., Lauret, L., & Hahn, D. (2024). Residual force depression is not related to positive muscle fascicle work during submaximal voluntary dorsiflexion contractions in humans Key points. *The Journal of Physiology*, 602, 1085–1103. <https://doi.org/10.1113/JP285703#support-information-section>

Thorstensson, A., Grimby, G., & Karlsson, J. (1976). Force-velocity relations and fiber composition in human knee extensor muscles. In *JOURNAL OF APPLIED PHYSIOLOGY* (Vol. 40, Issue 1).

Werkhausen, A., Gløersen, Ø., Nordez, A., Paulsen, G., Bojsen-Møller, J., & Seynnes, O. R. (2022). Rate of force development relationships to muscle architecture and contractile behavior in the human vastus lateralis. *Scientific Reports*, 12(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-26379-5>

Wisdish, S. J., Rice, H. M., & Farris, D. J. (2025). Torque–angle relationships of human toe flexor muscles highlight their capacity for propulsion in gait. *Journal of Experimental Biology*, 228(1). <https://doi.org/10.1242/jeb.249816>

Étude 3

**Facteurs de performance en squat jump et
contremouvement jump : influence des propriétés
mécaniques musculotendineuses et des interaction
muscle-tendon - résultats préliminaires**

Publication associée :

Tallio T., Nordez A., Dorel S. (in preparation). Factors affecting performance in the squat jump and countermovement jump: the influence of musculotendinous mechanical properties and muscle-tendon interactions – preliminary results.

ABSTRACT

Purpose: While it is commonly accepted in the literature that performance in the countermovement jump (CMJ) is higher than in the squat jump (SJ), the factors that influence vertical performance are not fully understood yet. This study aimed to analyse the influence of muscle-tendon properties, muscle activity and muscle-tendon interactions on performance in the CMJ and SJ, and to provide insight into their role in the variability of performance gain in the CMJ.

Method: Twenty-one participants were divided into two groups (*i.e.* EXP and NoEXP) according to their performance in SJ and CMJ. Torque-length relationships of the gastrocnemius medialis (GM) and the vastus lateralis (VL) were measured, as well as Achilles and quadriceps tendon stiffness. Additionally, we measured the muscle activity of the *triceps surae* and quadriceps femoris muscles, and muscle-tendon interactions during the SJ and CMJ.

Results: Performance in SJ was correlated with plantar flexors' maximal torque, while CMJ performance was correlated with quadriceps tendon stiffness. Additionally, we found an increased stretch of the GM muscle-tendon unit at the start of the propulsion phase for the experts, linked to different lower limb joint kinematics, suggesting an increase in the storage-release of energy in tendinous tissues. Finally, we highlighted that the difference in performance gain between CMJ and SJ was mainly related to a greater lengthening of the VL fascicles during the unloading phase of the CMJ, which would lead to an increase of muscle activity, probably linked to a stretch-reflex, and therefore an increase in force during the braking and the propulsion phases.

Conclusion: Vertical jump performance is linked to muscle-tendon properties, and experts display different joint kinematics that induce altered muscle-tendon interactions, together with increased muscle activation.

INTRODUCTION

Countermovement jump (CMJ) and/or the squat jump (SJ) are often performed in the field and in the literature to evaluate lower-limb power capacity (Kozinc *et al.*, 2022). The CMJ is classically considered to assess lower-limb power capacity using the stretch-shortening cycle whereas the SJ is considered to reflect the ability to produce maximal concentric power (Van Hooren & Zolotarjova, 2017).

Several studies have reported higher performance (*i.e.* jump height) in the CMJ compared with the SJ (Centeno-Prada *et al.*, 2015; Cross *et al.*, 2021; Earp *et al.*, 2011; Frayne *et al.*, 2020; Kozinc *et al.*, 2022; Nikolaidou *et al.*, 2017), but the mechanisms underlying this observation are not yet fully understood (Van Hooren & Zolotarjova, 2017). Two main factors are commonly proposed in the literature: i) an increase in muscle activation during the countermovement (Bobbert & Casius, 2005; McBride *et al.*, 2008), that could be linked to the stretch-reflex (Van Hooren & Zolotarjova, 2017), and ii) an increase in the storage-release of elastic energy related to the stretch-shortening cycle mechanism (Finni *et al.*, 2000; Fukashiro *et al.*, 2006).

Several studies have demonstrated that the active state induced by the countermovement during the CMJ may increase electromyographic (EMG) activity in the propulsion phase, and thus lead to an increase in muscle force and performance during this jump (Bobbert & Casius, 2005; McBride *et al.*, 2008). This increase in EMG activity linked to a stretch-reflex occurring in the stretch-shortening cycle (Komi & Nicol, 2000) enables muscle fascicles to shorten and operate at more optimal lengths, and therefore stretch the tendinous tissues, leading to an increase in stiffness. Regarding the mechanism of elastic energy storage-release, the analysis of muscle-tendon interactions of the gastrocnemii muscles using ultrasound showed that a catapult effect occurs during both the SJ and the CMJ (Hauraix, 2015; Hollville *et al.*, 2020; Kurokawa *et al.*, 2001; Kurokawa *et al.*, 2003), leading to an amplification of the extension power produced at the ankle joint (Farris *et al.*, 2016). To our knowledge, four studies have analysed muscle-tendon behaviour in the vastus lateralis (VL) during the CMJ and SJ (Hauraix, 2015; Hoffman *et al.*, 2022; Hollville *et al.*, 2020; Nikolaidou *et al.*, 2017). They highlighted a coupled concentric behaviour of fascicles and the MTU during the SJ. However, during the CMJ, the MTU and fascicles both act eccentrically during the countermovement, then concentrically during propulsion, which could enable fascicles and tendons to produce more power during the latter phase (Nikolaidou *et al.*, 2017).

Using musculoskeletal modelling, Arakawa et al (2009) suggested that muscle's active-state is the main mechanism behind the higher performance in the CMJ for large muscles with short tendons, while the muscle-tendon interactions mainly contribute in smaller muscles with longer tendon. Thus, it is assumed that large proximal muscle-tendon units (MTUs), which have shorter tendons, mainly use the active-state, while smaller distal MTUs with longer tendons benefit from muscle-tendon interactions to create power, thus increasing jump performance in the CMJ compared with the SJ. However, to our knowledge, no studies have measured both muscle activity and *in vivo* muscle-tendon dynamics in both proximal and distal muscles during SJ and/or CMJ jumping tasks.

A possible approach to better evaluate the performance factors is to compare “good” and “poor” jumpers. We found only one study in the literature that has analysed the differences in kinematics and muscle-tendon interactions of the gastrocnemius medialis (GM) between two performance groups in the CMJ (Jo & Lee, 2023). This study showed higher power produced at the hip, as well as greater energy storage-release in the Achilles tendon for good jumpers, emphasising an important role of distal muscles in performance. Despite these promising results, this study did not measure the musculotendinous properties of the GM or the EMG activity, and did not evaluate the muscle-tendon behaviour of more proximal muscles. Muscle-tendon properties could play a major role in the performance since higher muscle force and tendinous stiffness alter muscle-tendon interactions during jumping (Hirayama *et al.*, 2017). In addition, while it confirmed that significant differences in performance exist between the CMJ and SJ, all studies have shown considerable interindividual variability (*i.e.* between 4 and 18% - Finni *et al.*, 2000; McBride *et al.*, 2008; Nikolaidou *et al.*, 2017), and a recent study showed that only 48% of the 770 participants actually jumped higher in the CMJ, the others having equal or even a lower performance compared with the SJ (Kozinc *et al.*, 2022). Therefore, investigating muscle activity and muscle-tendon interactions during the CMJ and SJ could be highly relevant to better understand the causes of this interindividual variability in jump performance.

Therefore, this study aimed to: i) determine the influence of muscle-tendon mechanical properties on SJ and CMJ performance, and ii) analyse to what extent EMG activity and muscle-tendon interactions explain performance gain in the CMJ compared with the SJ. To this end, we determined the muscle-tendon properties of the VL and GM muscles. We also measured vertical force production, EMG activity, and the fascicle behaviour of the VL and GM muscles during the SJ and CMJ, in two groups based on their jump performance in both

jumps (*i.e.* expert vs. non-experts). We hypothesised that participants with higher jump performance would display greater EMG activity in the quadriceps muscles, associated with altered muscle-tendon interactions in the VL and GM, and that the combination of these two factors would largely explain the higher performance gain in the CMJ compared with the SJ.

METHOD

Participants

This study is the second part of the experiment described in the study 2 of this thesis. Twenty-one physically active Sport Science students (7 females, 14 males) volunteered to this study (age 20.9 ± 2.3 years, height 177.0 ± 11.1 cm, body mass 68.8 ± 13.4 kg). They were free of any musculoskeletal injuries of the lower limb since at least one year. Participants were informed about the nature, aims and risks of this study, and gave their written consent to participate. This study was approved by the local Institutional Review Board of the University (CEDIS #22042024-1). For now, only the results on the fourteen male participants (age 20.6 ± 2.1 years, height 183.5 ± 6.2 cm, body mass 75.9 ± 9.2 kg) are included in this preliminary analysis. They were separated in two groups according to their jump height performance in the CMJ and the SJ: an “expert” group (EXP – $n = 7$) which included the seven best jumpers of the sample, and a “non-expert” group (NoEXP – $n = 7$), which included the rest of the sample. Finally, the fourteen participants were again separated in two new groups according to their CMJ/SJ ratio, leading to a Ratio >1 group ($n = 9$), and a Ratio ≤ 1 group ($n = 5$). Table 12 shows the participant’s characteristics for the EXP, NoEXP, Ratio >1 , and Ratio ≤ 1 groups.

Table 12: Participant's characteristics. Data are represented as mean \pm SD.

	EXP	NoEXP	<i>p</i> -value	Ratio >1	Ratio \leq 1	<i>p</i> -value
Age (years)	21.7 \pm 2.5	19.6 \pm 1.0	0.066	21.3 \pm 2.3	19.4 \pm 0.9	0.100
Height (cm)	186.4 \pm 6.0	180.6 \pm 5.1	0.073	182.7 \pm 6.3	185.0 \pm 6.3	0.592
Body mass (kg)	77.7 \pm 10.2	74.1 \pm 8.5	0.480	75.9 \pm 9.1	76.0 \pm 10.4	0.973
CMJ height (cm)	40.1 \pm 4.9	30.5 \pm 3.9	<0.01	37.4 \pm 6.0	31.3 \pm 6.2	0.094
SJ height (cm)	35.9 \pm 3.4	28.1 \pm 3.1	<0.001	31.4 \pm 4.7	33.1 \pm 6.2	0.566
CMJ/SJ Ratio	1.1 \pm 0.2	1.1 \pm 0.2	0.741	1.2 \pm 0.1	0.9 \pm 0.0	<0.001

Experimental setup

Single-joint ergometer. Single-joint mechanical output during plantar flexion and knee extension were performed on an isokinetic dynamometer (Con-Trex MJ, CMV AG, Dubendorf, Switzerland). For plantar flexion measurements, participants were seated with the hip flexed at 50°, the right knee fully extended, and the shank parallel to the floor. The axis of rotation of the dynamometer footplate was aligned with the joint centre of rotation of the ankle (*i.e.* lateral malleolus) at 0° (*i.e.* neutral position), in a passive state. Participants were fastened to the chair with seatbelts, the foot was firmly attached to the dynamometer footplate with a strap, and the thigh was attached to the dynamometer chair, to avoid any displacements. For the knee extension measurements, participants were seated on the same dynamometer with the hip flexed at 80°. The knee joint centre of rotation (*i.e.* lateral femur's epicondyle) was aligned to the axis of rotation of the dynamometer at 90° (*i.e.* neutral position), in a passive state, and a pad was placed between the shank and the dynamometer arm. Participants were fastened to the chair with seatbelts, and the thigh and the shank were attached with straps to the chair and the dynamometer arm, respectively. In all measurements, the left leg remained in a passive state with the knee flexed at ~90°. Torque was recorded at 5 kHz using an analog-to-digital (A/D) converter (LockLab, Vicon Motion System Ltf, Oxford, UK).

Ultrasound. One or two ultrasound apparatus (SuperSonic Imagine, v12, Aix-en-Provence, France) were used to visualize the fascicles of the GM and the VL, respectively, using ultrafast sequences (plane waves) set at 100 Hz, 500 Hz or 1 kHz, depending on the task. For the GM,

the probe (15-4 MHz, width of 55 mm, Vermon, Tours, France) was placed at the proximal third of the shank length (*i.e.* distance between the medial malleolus and the femur's medial epicondyle), on the muscle belly. For the VL, we used dual probes to measure the whole fascicles in order to limit the influence of the extrapolation (Brennan *et al.*, 2017). Probes (15-4 MHz, 55 mm, Vermon, Tours, France) were placed in series with the help of a custom 3D-printed holder, and fixed on the right tight at approximately 50% of the muscle length. In all measurements, the imaging plane was adjusted to observe fascicles on the probes and to avoid any blood vessel (Bolsterlee *et al.*, 2015). Probes were attached to the shank for the GM, or to the tight for the VL, using double-sided tape and straps.

Additionally, muscle-tendon junction (MTJ) displacement of the GM or of the VL was recorded during isometric ramp contractions with another ultrasound apparatus (8 MHz, LV8-5N60A-2, depth of 40 mm, ArtUS, Telemed, Vilnius, Lithuania) at 150 Hz. To prevent any displacement of the probes during contractions, transducers were attached to the skin using customised holders, with double-sided tape and straps. Finally, the cross-sectional area of the Achilles tendon was measured on the transversal plane with the same probe, and with the use of gel pad to increase the field of view.

Motion capture. Lower limb displacements were recorded with a 14-camera motion-capturing system (Vicon Motion System, UK). Twenty-six reflective markers (diameter of 14 mm) were placed on the pelvis, right tight, right shank and right foot to reconstruct body segments. Markers were assigned to anatomical landmarks (anterior and posterior superior iliac spines, iliac crests, femur's medial and lateral epicondyles, anterior tibial tuberosity, medial and lateral malleolus, 1st and 5th metatarsal bone and hallux), and to technical landmarks to have clusters (4 on the tight, 4 on the shank, 2 on the foot). A modified lower limb musculoskeletal model (Catelli *et al.*, 2019) was used in OpenSim software (Delp *et al.*, 2007) to calculate kinematics and muscle-tendon unit (MTU) lengths during vertical jumps, knee extension and plantar flexion tasks. Finally, the position of the MTJ ultrasound probe in the global coordinate system was captured by a 4-marker rigid body fixed to the probe holder.

EMG activity. Myoelectric activity of the GM, gastrocnemius lateralis (GL), soleus (SOL), VL, rectus femoris (RF) and vastus medialis (VM) muscles was recorded using surface electromyography (PicoEMG, Cometa, Bareggio, Italy). The sampling rate was set at 2 kHz and

synchronised to the A/D converter. After skin preparation, the electrodes were placed on the belly of these muscles according to the SENIAM guidelines (<http://www.seniam.org>), and adjusted with palpation.

Force platform. A three-dimensional force platform (Sensix, Poitiers, France) was used to measure ground reaction forces during the CMJs and the SJs. Offset was realized before any testing, and the frequency was set to 1 kHz. Participants jumped barefoot on the force platform, and a handmade wooden platform was placed around it to secure the landing.

Synchronisation. Torque data from the dynamometer, and joint angles from the motion capture were recorded using the A/D converter. The EMG software was synchronised with the A/D converter as it started recording at the beginning of the motion capture measurement. Ultrasound and force platform data were synchronised with all tools with the help of a pedal, starting the ultrasound and the force platform recordings, and sending a Dirac signal on the A/D converter. For data processing, we cropped all measurements from the start of the Dirac signal, and we resampled them to the A/D frequency (*i.e.* 5 kHz).

Protocol

Each participant performed a vertical jump familiarisation session one or two days before the two experimental sessions. In the experimental sessions, measurements of the muscle and tendon properties, and records of the fascicle behaviour during vertical jumps were done on the GM and VL muscles, in a randomised order.

Muscle and tendon properties. Participants sat on the dynamometer and performed a standardised warm-up consisting of 5 isometric plantar flexions or knee extensions at 50% of their estimated maximal voluntary contraction, 3 contractions at 70%, 2 contractions at 80%, 2 contractions at 90%, and 1 maximal voluntary contraction, at 0° of ankle angle or 90° of knee angle, with 2 minutes rest in between each set of contractions. Then, participants were asked to randomly perform maximal voluntary isometric contractions (MVIC) at several ankle or knee joint angles to measure the isometric torque-length relationship. For the GM, MVIC were performed at 15° of plantarflexion, 0°, 10° of dorsi-flexion, 20° of dorsiflexion and

at the maximal dorsiflexion angle, estimated in passive condition. For the VL, MVIC were done at 45°, 60°, 70°, 80°, 95° and 110° of knee flexion (0° is full knee extension). Two trials were measured at each joint angle, and a third trial was performed if necessary (*i.e.* torque difference superior of 5% between the two trials). As described in the second study of this thesis, other measurements were performed on the VL but not used in the present work (*i.e.* isokinetic contractions at 50°.s⁻¹, 100°.s⁻¹, 200°.s⁻¹, 450°.s⁻¹, and isoinertial contractions). We also measured for the VL the participant's torque production during isokinetic contractions at 300°.s⁻¹ preceded by no pre-load, an isometric or an eccentric (200°.s⁻¹) maximal pre-activation. Five isometric explosive contractions to measure the rate of torque development (RTD), with one minute of rest in between. These contractions were done at 0° for the ankle joint, and at 80° for the knee joint. Participants were asked to push “the fastest and the hardest as possible”, trying to reach 100% of MVIC in one second (Maffiuletti *et al.*, 2016). Contractions with apparent countermovement (*i.e.* decrease of the force signal compared with the baseline) were removed from the data set, and the three best trials, resulting in the highest RTD in the 0-200 ms time window, were considered for analysis. Finally, passive torque and associated joint kinematics, fascicle length and MTJ displacement were recorded at 5°.s⁻¹ over the full range of motion of ankle and knee joints to correct data in processing (Hoffman *et al.*, 2012; Seynnes *et al.*, 2015). During all single joint measurement, the torque, EMG activity, lower limb kinematics, and fascicle behaviour of the GM or of the VL were recorded for analysis.

For the tendon measurements, participants were asked to develop a gradually increasing force at 0° of ankle angle or 80° of knee angle, from rest to MVIC in approximately 2 seconds. This task was repeated at least twice with two minutes rest in between trials. Displacement of the MTJ and torque were recorded in each ramp contraction to estimate the tendon stiffness (Kubo *et al.*, 2005). Finally, the cross-sectional area of the Achilles tendon was measured at ½ and ¼ distal of its length, in passive condition, and at an ankle angle of 0°.

SJ and CMJ measurements. After the ergometer part, participants were asked to randomly perform maximal CMJ and SJ. All jumps were done with the arms on the hips, and at preferred knee angle depth. Participants performed at least two trials in each jump, and a third trial was done if the measured jump height was different from the ones performed in the

familiarisation session. Also, for the SJ, another trial was done when a visible countermovement occurred. A two minutes rest was accorded between jumps. During the jumps, the vertical force (F_z), EMG activity, lower limb displacement, and fascicle behaviour of the GM or of the VL were recorded for analysis.

Data processing

Fascicle behaviour. Fascicle length was assessed using a semi-automated software (Farris & Lichtwark, 2016). Basically, fascicle length was analysed between the superficial and the deep aponeurosis (Figure 64). For the VL, the images of the two probes were combined using a custom-written Matlab script (The MathWorks, Natick, MA, USA), creating a black space corresponding to the size of the gap between the two probes 's acoustic bands (*i.e.* 16 mm) between the two images (Figure 64B). Aponeurosis were tracked on both images, but the superficial aponeurosis was defined mostly on the right image, and the deep aponeurosis on the left image. Fascicle was tracked only on the left image. The right image was used to measure the upper aponeurosis and improve the extrapolation of fascicles (Werkhausen *et al.*, 2022). Fascicle data was then filtered using a dual low-pass (2nd order) Butterworth filter depending of the ultrasound frequency (*i.e.* 10 Hz, 20 Hz and 30 Hz for ultrasound frequencies at 100 Hz, 500 Hz and 1 kHz, respectively – Hauraix *et al.*, 2015; Hauraix *et al.*, 2017).

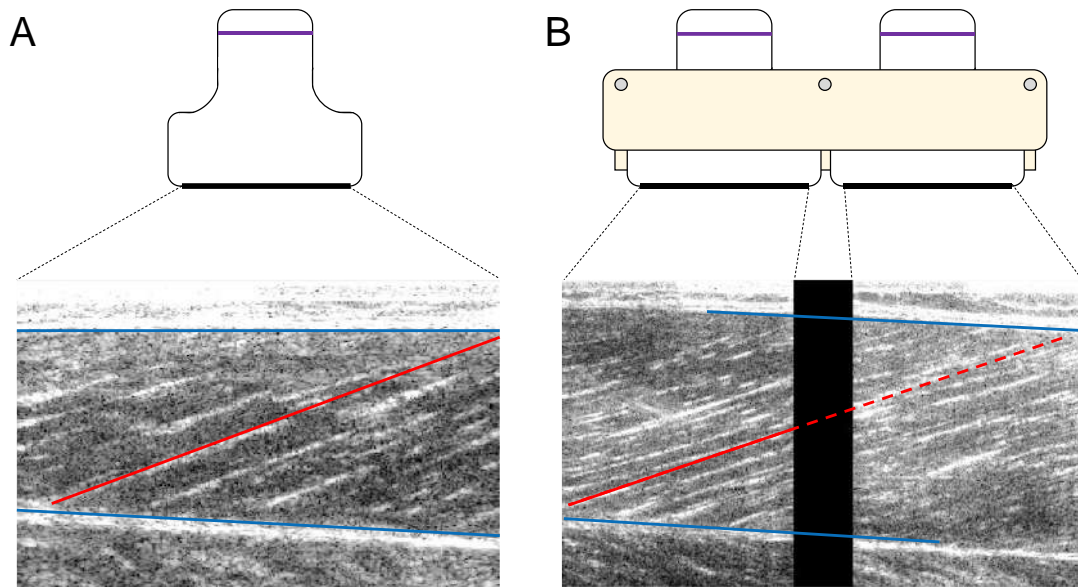


Figure 64: Typical ultrasound images on the gastrocnemius medialis (A) and the vastus lateralis (B). In A, the fascicle length (red) can be determined without extrapolation between the superficial and deep aponeurosis (blue). In B, two probes were used to better track the lower and higher aponeurosis on both images. The fascicle was tracked on the left image (continuous red line) and extrapolated on the right image (dashed red line).

EMG activity. Raw EMG data were filtered with a 20 Hz – 500 Hz bandpass (2nd order) Butterworth filter, according to the recommendations of McManus *et al.* (2021), and rectified. We then filtered data with a dual low-pass (2nd order) Butterworth filter ranging from 10 Hz to 25 Hz according to the velocity of movement. Maximal EMG signal was calculated as the maximal moving-averaged value on a moving time window adapted to the joint velocity (100 ms to 25 ms). Data was then normalized to the maximal EMG signal recorded among experimental conditions.

Muscle-tendon properties. Lower limb joint angles were calculated using motion capture data, collected in every experimental condition. For the single-joint tasks, the ankle and the knee angles were measured using Euler's rotation matrix. Five local coordinate systems were constructed with three markers of the thigh, the knee femur's epicondyle, the shank, the ankle's malleolus, and the foot. For the ankle angle, Euler's rotation matrix was applied to calculate the angle between the shank and the foot local coordinate systems, and between the thigh and the shank local coordinate systems for the knee angle. Joint angles calculated

were then filtered using a dual low-pass (2nd order) Butterworth filter, with a cut-off frequency set at 10 Hz, and 20 Hz, for the isometric contractions, and isokinetic contractions, respectively.

During isometric contractions, torque was corrected from passive and gravitational forces of the foot and dynamometer's footplate, for the GM, and from gravitational forces of the leg and dynamometer's arm, for the VL, for each trial. Torque data was filtered with a dual 10 Hz low-pass (2nd order) Butterworth filter. Peak torque and the associated mean fascicle length during MVIC were calculated using a 200 ms time window moving average. For the isokinetic contractions, torque was corrected from gravitational forces and from the inertia momentum, then was filtered with a dual 15 Hz low-pass (2nd order) Butterworth filter. In isometric and isokinetic conditions, the torque-fascicle length relationships of the GM and of the VL were modelled using the equation of Hoffman *et al.* (2012 - Eq. 6). We used the torque and fascicle length data to fit individual torque-length relationship by using nonlinear least square optimisation (lsqcurvefit function in Matlab):

$$T_{active} = T_{max} \times e^{-\left|\left(\frac{L}{L_0}\right)^b - 1\right|^2 / s} \quad \text{Eq. 6}$$

Where T_{active} represents the active torque produced by the contractile component, T_{max} the maximal torque, L the fascicle length, L_0 the optimal fascicle length, b the skewness and s the width of the curve.

For RTD trials, torque data was filtered with a dual 30 Hz low-pass (2nd order) Butterworth filter. Determination of the onset of RTD contractions was manually done using the method described by Tillin *et al.* (2013). The rate of torque development was calculated as the torque delta divided by the associated time windows: 0 to 50 ms (RTD₀₋₅₀), 0 to 100 ms (RTD₀₋₁₀₀), 0 to 200 ms (RTD₀₋₂₀₀), 50 to 100 ms (RTD₅₀₋₁₀₀) and 100 to 200 ms (RTD₁₀₀₋₂₀₀), and the maximal RTD over a 50 ms time period (RTD_{50max}).

For the evaluation of tendon stiffness, MTJ displacement in contraction ramps was calculated using a manual algorithm (Figure 65). Torque and ultrasound data were then filtered with a 10 Hz dual low-pass (2nd order) Butterworth filter. Myotendinous junction displacement during contraction ramps was corrected according to the joint angle change, and with the MTJ displacement measured in passive condition, as described by Seynnes *et al.* (2015). Torque was then divided by the moment arm of the Achilles tendon (3.1 cm – Hauraix *et al.*, 2015), or of the quadriceps tendon (4.4 cm – Bakenecker *et al.*, 2019) to calculate plantar flexors force

and knee extensors force, respectively. The tendon stiffness was defined as the slope of the force-displacement relationship between 50% and 100% of MVIC (Kubo *et al.*, 2005).

Achilles tendon cross-sectional area was measured using a custom Matlab script, at $\frac{1}{2}$ ($CSA_{\frac{1}{2}}$) and $\frac{1}{4}$ distal ($CSA_{\frac{1}{4}}$) of the tendon length (Figure 65). The processing revealed an excellent intra rater reliability (ICC at 0.94, n=14) in the measurement of CSA.

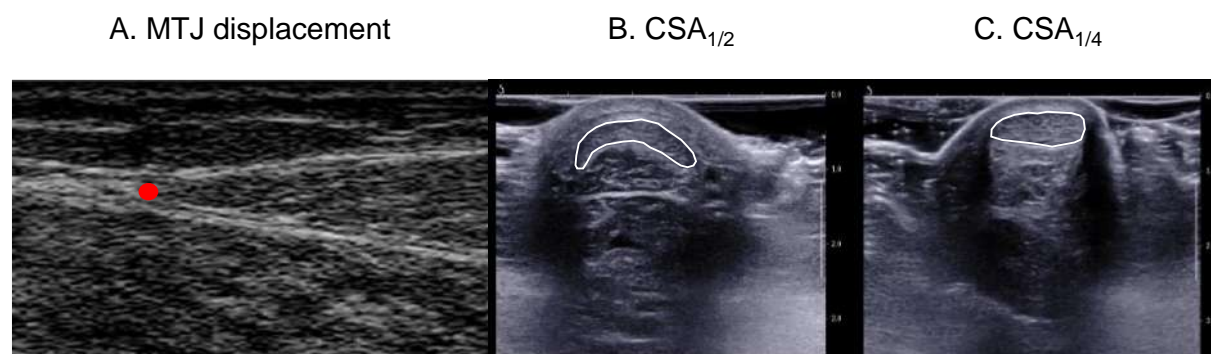


Figure 65: Representative images of the myotendinous junction (A) and of the cross-sectional area (B and C) of the tendon. A: the red dot represents the myotendinous junction with processing. B and C: the white areas are the contours of the Achilles tendon at $\frac{1}{2}$ and $\frac{1}{4}$ of its length, respectively.

SJ-CMJ performance. We used the musculoskeletal model developed by Catelli *et al.* (2019) on the OpenSim software (Delp *et al.*, 2007) to calculate kinematics (*i.e.* hip, knee and ankle joint angles) and MTU lengths of the GM and the VL during SJs and CMJs. Joint angles calculated were then filtered using a dual low-pass (2nd order) Butterworth filter, with a cut-off frequency set at 30 Hz. Joint velocities were calculated as the first derivative of the joint angles, then filtered with a dual low-pass (2nd order) Butterworth filter, with a cut-off frequency of 10 Hz. Peak joint velocities during vertical jumps were retained for statistical analysis.

Vertical ground reaction force was filtered using a 100 Hz dual low-pass (2nd order) Butterworth filter. Jump height was calculated using the impulse momentum method (Xu *et al.*, 2023), and the different jump phases (*i.e.* unloading, yielding+braking and propulsion phases for the CMJ, and propulsion phase for the SJ) were detected according to Harry *et al.* (2020). For the CMJ, the start of the unloading phase was defined as the first value below the body weight baseline, the start of the yielding+braking phase as the minimal value of Fz, and the start of the propulsion phase as time at which the centre of mass velocity reaches zero. For the SJ, the start of the propulsion phase was defined as the first value above the body

weight baseline. Additionally, based on the specific MTU kinematics of GM during CMJ and SJ, the propulsion phase for this muscle was divided into two phases corresponding to MTU lengthening (Prop1) and to MTU shortening (Prop 2). Mean vertical power and work were calculated during the two jumps, and the reactive strength index (RSI) was determined as the CMJ jump height divided by the time between the start of the jump and take-off (*i.e.* time to take-off - Perez-Castilla *et al.*, 2021).

The mean EMG value was calculated in the propulsion phase for the SJ, and in the unloading, yielding+braking, and propulsion phases for the CMJ. Fascicle length during jumps was filtered using a 20 Hz dual low-pass (2nd order) Butterworth filter. The fascicle operating length of the VL during SJ and CMJ was determined according to the muscle' EMG activity. Fascicle and MTU velocities were determined as the first derivative of the fascicle and MTU lengths, then filtered with a 10 Hz dual low-pass (2nd order) Butterworth filter. Also, we measured the hip, knee and ankle angle at the start of the propulsion phase for the SJ and CMJ. Finally, fascicle and MTU lengths, fascicle and MTU velocities, mean EMG activity and joint kinematics were processed over the different phases of the CMJ and the SJ.

Statistics

Normality of all data was checked with the Shapiro-Wilk test. Independent t-tests were performed to detect a group effect between EXP and NoEXP groups, or between Ratio>1 and Ratio≤1 groups. A Mann-Whitney test was done when the normality was not obtained. Additionally, a Pearson correlation test was performed to detect correlations between the CMJ or SJ jump performance and the variables measured. The variables tested were the maximal torque, L_0 , tendon stiffness, RTD_{0-50} , RTD_{0-100} , RTD_{0-200} , RTD_{50-100} , $RTD_{100-200}$, RTD_{50max} , fascicle and MTU lengths, fascicles and MTU velocities for the GM and the VL measurements during the jump phases, and also lower limb joint angles and velocities, peak joint velocities, F_z , mean positive power, mean positive work, and RSI. The level of significance was set at $\alpha = 0.05$, data are presented as means and standard deviation.

RESULTS***Muscle-tendon properties and CMJ-SJ height performance***

Table 13 depicts the GM and VL muscle-tendon properties measured on the single joint dynamometer. The isometric torque-length relationship was modelled with great accuracy (mean R^2 of 0.90, values between 0.75 and 0.99), as well as the isokinetic torque-length relationship with isometric pre-activation (mean R^2 of 0.84, values between 0.72 and 0.99), or eccentric pre-activation (mean R^2 of 0.98, values between 0.96 and 0.99). The maximal isometric plantar flexion torque ($PF_{T_{max}}$) was 51.3% higher in EXP compared to NoEXP ($p < 0.01$), while the maximal isometric knee extension torque ($KE_{T_{max}}$) did not differ. No difference was found regarding the GM optimal fascicle length (GM_{L_0}) and VL optimal fascicle length (VL_{L_0}). Regarding the RTD measurements, EXP had higher GM RTD_{0-200} ($547.68 \pm 55.05 \text{ Nm}\cdot\text{s}^{-1}$), GM $RTD_{100-200}$ ($736.00 \pm 55.45 \text{ Nm}\cdot\text{s}^{-1}$), and GM RTD_{50max} ($842.97 \pm 78.24 \text{ Nm}\cdot\text{s}^{-1}$) than NoEXP (respectively $427.29 \pm 107.45 \text{ Nm}\cdot\text{s}^{-1}$, $p < 0.05$; $518.74 \pm 117.37 \text{ Nm}\cdot\text{s}^{-1}$, $p < 0.001$; $667.06 \pm 156.07 \text{ Nm}\cdot\text{s}^{-1}$, $p < 0.05$). The other RTD values did not reach significance (p-value ranging from 0.427 to 0.653). Additionally, no difference was found between groups regarding the RTD measurements of the VL (p-values ranging from 0.124 to 0.800). T-tests revealed a tendency to higher Achilles tendon stiffness (A_k) and quadriceps tendon stiffness (Q_k) for EXP compared with NoEXP. However, no difference was found for the Achilles tendon CSA $\frac{1}{2}$ and CSA $\frac{1}{4}$.

Table 13: Muscle-tendon properties measured on the GM and VL muscles for the EXP and NoEXP groups, and for the Ratio>1 and Ratio≤1 groups. GM_{Tmax} is the maximal plantar flexion torque, GM_{L0} is the optimal fascicle length of the GM, A_k is the Achilles tendon stiffness, $CSA_{\frac{1}{2}}$ and $CSA_{\frac{1}{4}}$ are the Achilles tendon cross sectional areas at mid and the distal quarter portion of its length, VL_{Tmax} is the maximal knee extension torque, VL_{L0} is the optimal fascicle length of the VL, and Q_k is the quadriceps tendon stiffness.

	EXP	NoEXP	p-value	Ratio >1	Ratio ≤1	p-value
PF_{Tmax} (Nm)	252.1 ± 50.9	166.6 ± 25.7	<0.01	222.1 ± 57.2	186.5 ± 60.9	0.297
GM_{L0} (cm)	4.54 ± 0.57	4.85 ± 0.97	0.486	4.71 ± 0.74	4.66 ± 0.94	0.919
A_k (N.mm ⁻¹)	435.4 ± 83.3	347.1 ± 98.6	0.095	391.0 ± 109.2	391.7 ± 89.3	0.990
$CSA_{\frac{1}{2}}$ (mm ²)	51.6 ± 10.2	50.0 ± 12.4	0.794	52.0 ± 10.2	48.7 ± 13.1	0.608
$CSA_{\frac{1}{4}}$ (mm ²)	62.3 ± 9.2	60.2 ± 6.7	0.636	60.9 ± 7.0	61.8 ± 9.9	0.843
KE_{Tmax} (Nm)	248.0 ± 34.6	216.2 ± 51.4	0.200	233.6 ± 45.1	229.3 ± 50.6	0.873
VL_{L0} (cm)	9.63 ± 0.96	9.31 ± 1.20	0.592	9.57 ± 1.21	9.30 ± 0.79	0.657
Q_k (N.mm ⁻¹)	476.6 ± 67.0	384.3 ± 103.5	0.071	425.5 ± 84.2	439.3 ± 126.2	0.809

Jump height in SJ correlated significantly with GM_{Tmax} ($p < 0.05$), $GM_{RTD_{100-200}}$ ($p < 0.01$), VL_{Tmax} ($p < 0.05$), and Q_k ($p < 0.05$), as depicted in Figure 66. No correlations were found with the other muscle-tendon properties (p-value ranging from 0.105 to 0.891). Jump height in CMJ correlated significantly with Q_k ($r = 0.62$, $p < 0.05$), but not with the other muscle-tendon properties measured on the dynamometer (p-value ranging from 0.070 to 0.961).

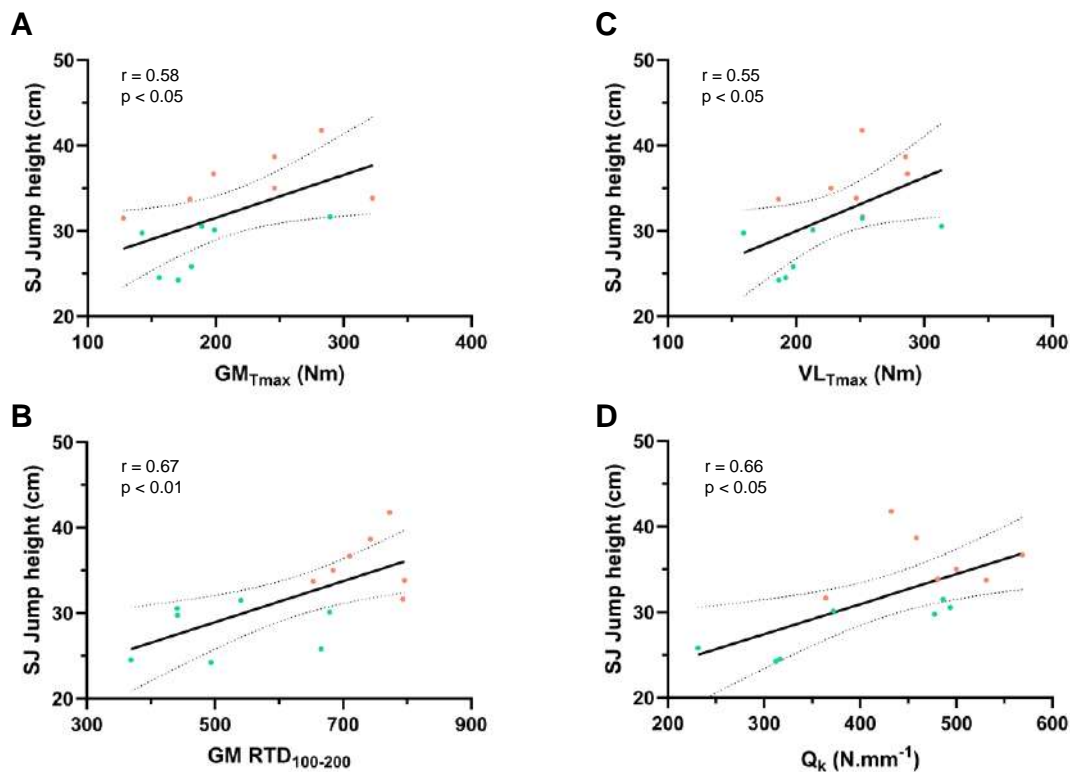


Figure 66: Scatter plots between the squat jump height and the maximal plantar-flexion torque (A), the rate of torque development in the 100-200 ms time window (B), the maximal knee extension torque (C), and the quadriceps tendon stiffness (D). Participants of the EXP and NoEXP groups are presented in orange and green, respectively. The dotted lines show the 95% confidence intervals.

Regarding the Ratio groups, no differences were found between the Ratio >1 and the Ratio ≤1 on muscle-tendon properties, and on GM and VL RTD measurements (p-value ranging from 0.169 to 0.981). Also, no significant correlation was found between the CMJ/SJ ratio and the muscle-tendon properties of the GM and of the VL (p-value ranging from 0.267 to 0.926).

Expertise factors during the squat jump propulsion phase

Squat jump mechanical variables in EXP and NoEXP are presented in the Table 14. T-test revealed a higher relative work in EXP compared to NoEXP (p<0.001), while relative power and propulsion time did not reach significance. SJ jump height correlated significantly with relative work (r=0.91, p<0.001), and propulsion time (r=0.57, p<0.05), but not with relative power (p=0.466).

Table 14: Mechanical and temporal results for the EXP and NoEXP groups during the squat jump.

	EXP	NoEXP	p-value
Relative power ($W.kg^{-1}$)	19.7 ± 2.0	18.4 ± 2.9	0.326
Relative work ($J.kg^{-1}$)	8.4 ± 0.9	6.5 ± 0.4	<0.001
Propulsion time (s)	0.433 ± 0.075	0.363 ± 0.058	0.074

Hip, knee and ankle joint angle patterns during SJ propulsion time are displayed in Figure 67. The hip angle at the start of the propulsion phase was higher in EXP ($96.8 \pm 9.9^\circ$) compared with NoEXP ($87.1 \pm 6.4^\circ$, $p < 0.05$), while the knee and ankle angles at the start of the propulsion phase were not different ($87.0 \pm 12.7^\circ$ for EXP and $80.5 \pm 11.2^\circ$ for NoEXP, $p = 0.334$ for the knee, and $27.1 \pm 3.3^\circ$ for EXP and $23.2 \pm 5.1^\circ$ for NoEXP, $p = 0.111$ for the ankle). Maximal joint velocities of the hip, knee and ankle joints did not differ between groups (p-value ranging from 0.310 to 0.900). Hip maximal velocity was $611.1 \pm 60.4 \text{ }^\circ.s^{-1}$ for EXP, and $581.9 \pm 48.2 \text{ }^\circ.s^{-1}$ for NoEXP. Knee maximal velocity was $886.9 \pm 63.2 \text{ }^\circ.s^{-1}$ for EXP, and $882.7 \pm 58.1 \text{ }^\circ.s^{-1}$ for NoEXP. Ankle joint maximal velocity was $986.0 \pm 99.3 \text{ }^\circ.s^{-1}$ for EXP, and $935.6 \pm 77.3 \text{ }^\circ.s^{-1}$ for NoEXP.

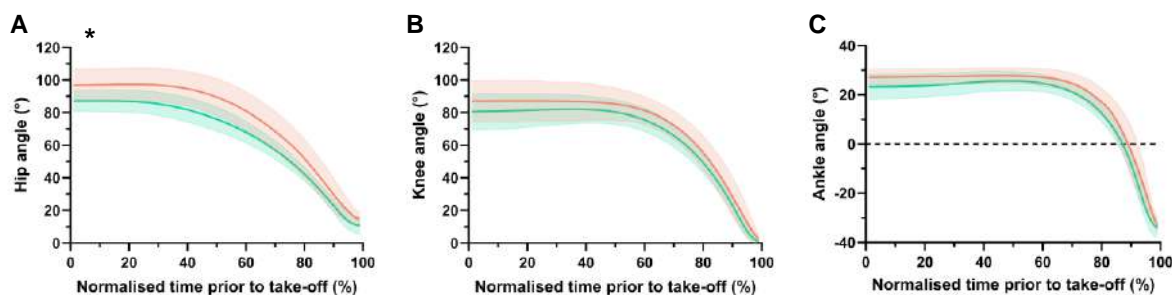


Figure 67: Kinematics of the hip (A), knee (B) and ankle (C) joints during the squat jump for the EXP (orange) and NoEXP (green) groups. Data are represented as means (continuous lines) and standard deviation (shaded areas). * indicates a significant difference of joint angle at the start of the propulsion phase ($p < 0.05$).

We found significant correlations between SJ jump height and the hip starting angle ($p < 0.05$) and the knee starting angle ($p < 0.05$), and only a tendency with the ankle starting angle ($p = 0.061$), as shown in Figure 68. No correlations were found between SJ performance and hip, knee and ankle joint maximal velocities (p-value ranging from 0.135 to 0.621).

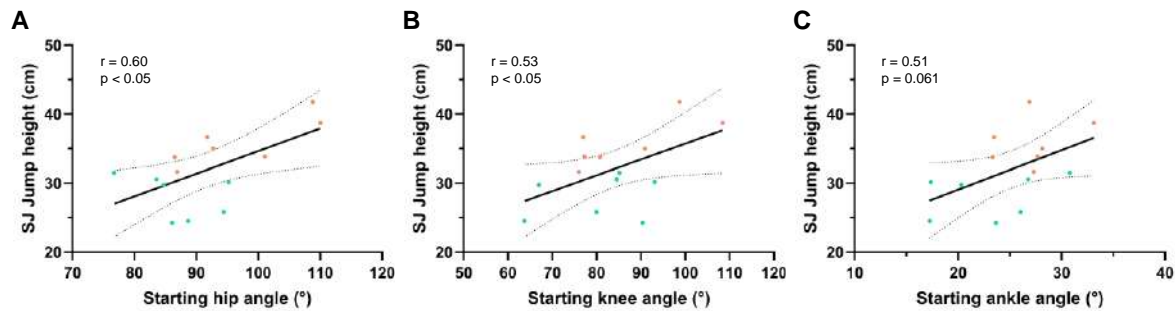


Figure 68: Scatter plots between the squat jump height and the hip (A), knee (B), and ankle (C) angles at the start of the propulsion. Participants in EXP and NoEXP are represented in orange and green, respectively. The dotted lines show the 95% confidence intervals.

Mean EMG values of the muscles analyzed during the SJ were not different between groups (p-value ranging from 0.212 to 0.818). No significant correlations were found between SJ jump height and EMG activity (p-value ranging from 0.092 to 0.720).

GM MTU and fascicle length deltas, and MTU and fascicle velocity during Prop1 and Prop2 are shown in Table 15. T-test revealed a higher lengthening delta of the GM's MTU (Δ_{MTU}) during Prop1 for EXP compared with NoEXP, while no differences were found for the GM MTU shortening during Prop2, GM fascicle shortening (Δ_f) during Prop1 and Prop2, GM MTU velocity (V_{MTU}) during Prop1 and Prop2, and for GM fascicle velocity (V_f) during Prop1 and Prop2. We found significant correlations between SJ jump height and the MTU lengthening during Prop1 ($r=0.67$, $p<0.01$), and with the fascicle shortening during Prop2 ($r=0.56$, $p<0.05$). The other variables did not reach significance (p-value ranging from 0.061 to 0.966).

Table 15: Gastrocnemius medialis MTU and fascicle length deltas and velocities during the Prop1 and Prop2 phases of the squat jump.

	EXP	NoEXP	p-value
Δ_{MTU} Prop1 (cm)	1.00 ± 0.26	0.69 ± 0.25	<0.05
Δ_{MTU} Prop2 (cm)	2.43 ± 0.36	2.41 ± 0.34	0.920
V_{MTU} Prop1 ($cm.s^{-1}$)	2.84 ± 0.77	2.58 ± 1.04	0.605
V_{MTU} Prop2 ($cm.s^{-1}$)	29.94 ± 3.37	29.17 ± 7.14	0.801
Δ_f Prop1 (L_0)	0.13 ± 0.15	0.06 ± 0.07	0.304
Δ_f Prop2 (L_0)	0.09 ± 0.30	0.04 ± 0.24	0.398
V_f Prop1 ($cm.s^{-1}$)	4.32 ± 1.93	5.71 ± 1.32	0.143
V_f Prop2 ($cm.s^{-1}$)	5.04 ± 3.81	2.88 ± 2.27	0.222

VL MTU and fascicle length deltas, and MTU and fascicle velocity during the propulsion phase of SJ are shown in Table 16. We did not find differences between groups for the MTU and fascicle lengths as well as for the MTU and fascicle velocities. Statistical analysis did not find any significant correlation between SJ jump performance and the variables measured for the VL (p-value ranging from 0.115 to 0.649).

Table 16: Vastus lateralis MTU and fascicle length deltas and velocities during the propulsion phase of the squat jump.

	EXP	NoEXP	p-value
Δ_{MTU} (cm)	5.43 ± 0.58	5.18 ± 0.63	0.488
V_{MTU} (cm.s ⁻¹)	13.30 ± 2.70	14.61 ± 1.84	0.312
Δ_f (L ₀)	0.45 ± 0.13	0.33 ± 0.14	0.104
V_f (cm.s ⁻¹)	10.87 ± 4.40	8.57 ± 4.17	0.334

Figure 69 display the MTU and fascicle length pattern of the GM and the VL during SJ for EXP and NoEXP groups.

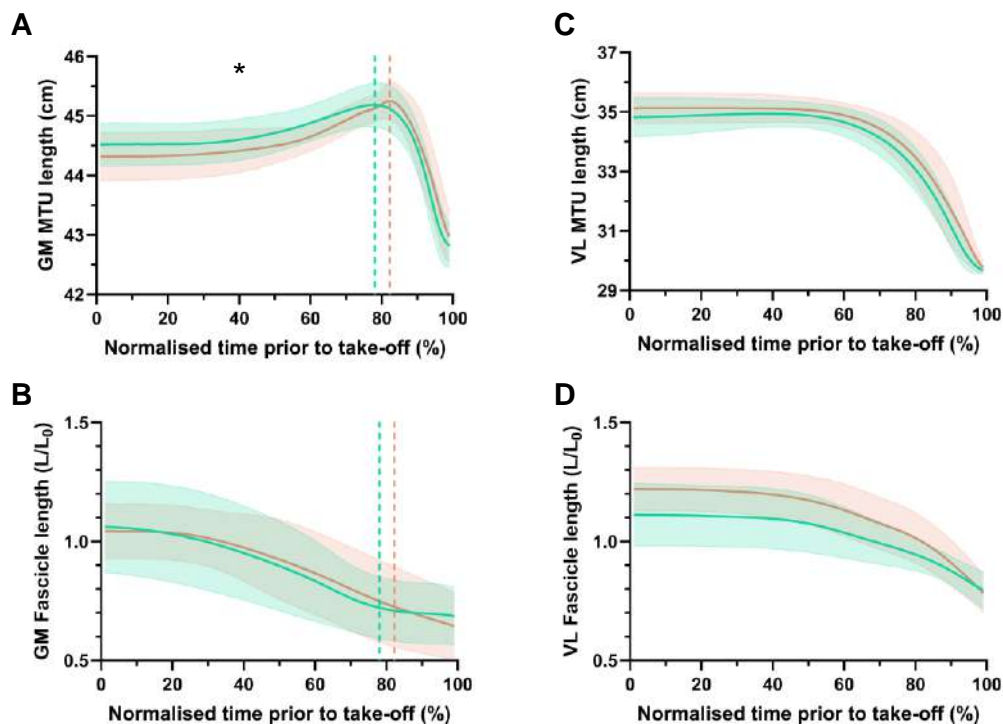


Figure 69: Muscle-tendon unit and normalized fascicle behaviour of the gastrocnemius medialis (A and B) and the vastus lateralis (C and D) during the squat jump, for the EXP (orange) and NoEXP (green) groups. Data are represented as means (continuous lines) and standard deviation (shaded areas). For the GM, the dotted lines divide the propulsion time in Prop1 (left) and Prop2 (right). * shows a significant difference between groups on the lengthening and/or shortening of the MTU and/or fascicles ($p < 0.05$).

Fascicle operating length of the VL compared to the isometric torque-length relationship and to the isometric pre-activated isokinetic torque-length relationship is shown in Figure 70. As described in the study 2 of this thesis, the isometric pre-activation induced a shift of the optimal length toward longer fascicle length. During the SJ, fascicles operated between 1.22 and 0.78 L_0 in EXP, and between 1.10 and 0.79 L_0 in NoEXP. When referred to the isometric torque-length relationship (Figures 70A and 70C), the fascicles in EXP operate mostly on the descending limb of the relationship (Figure 70A), while in NoEXP, they operate on the plateau of the relationship (Figure 70C). The analysis of fascicle operating length during SJ compared with the torque-length relationship with isometric pre-activation followed by isokinetic contraction at $300^\circ \cdot s^{-1}$ (Figures 70B and 70D), show that the fascicles operate on the plateau and the ascending limb of the relationship for EXP (Figure 70B), and on the ascending limb for the NoEXP (Figure 70D).

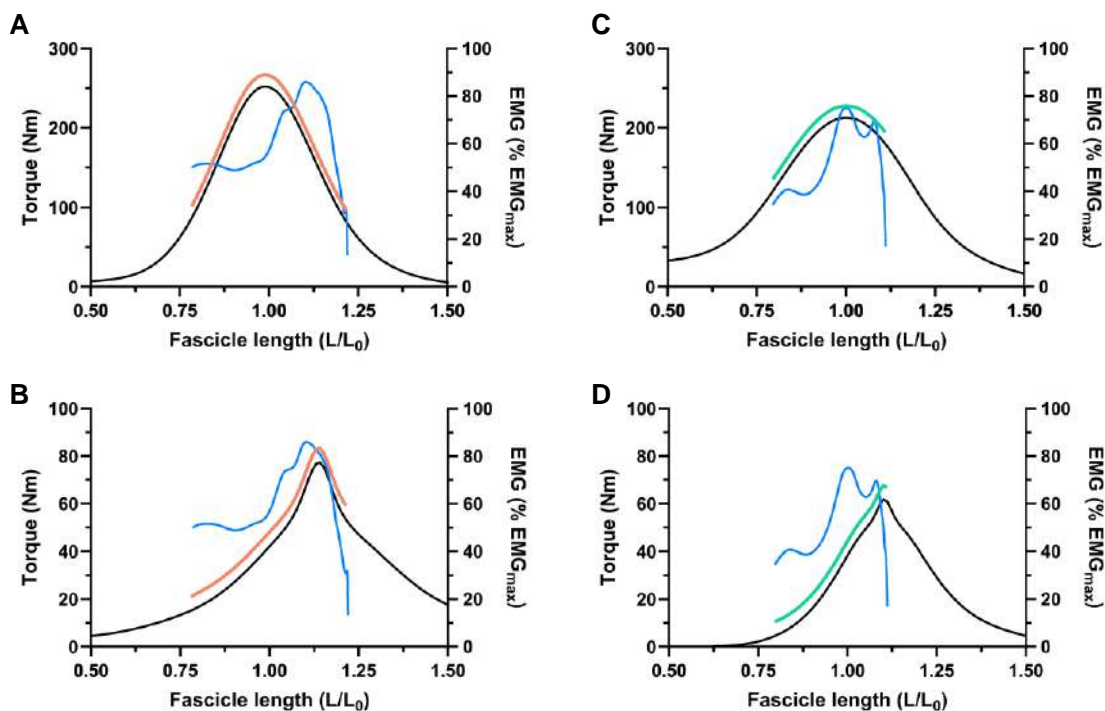


Figure 70: Representation of the operating fascicle length of the VL (orange or green curve) irrespective to the mean isometric (A and C) or isokinetic with isometric pre-activation (B and D) torque-length relationships (black lines). Operating lengths were determined based on the VL normalised electromyographic signal during squat jump, shown in blue.

Expertise factors during countermovement jump phases

Differences between EXP and NoEXP on the CMJ mechanical variables are shown in Table 17. T-test revealed a higher relative positive work for EXP compared to NoEXP, while the other variables did not reach significance. We found correlation between CMJ jump height and relative positive work ($r=0.84$, $p<0.001$) and relative positive power ($r=0.72$, $p<0.01$), but not with the other jump variables (p -value ranging from 0.115 to 0.847).

Table 17: Mechanical and temporal results for the EXP and NoEXP groups during the countermovement jump.

	EXP	NoEXP	p-value
Relative positive power ($W.kg^{-1}$)	27.5 ± 5.5	25.8 ± 2.7	0.471
Relative negative work ($J.kg^{-1}$)	3.2 ± 0.7	2.6 ± 0.6	0.118
Relative positive work ($J.kg^{-1}$)	9.0 ± 1.0	7.5 ± 0.9	<0.05
Time to take-off (s)	0.999 ± 0.317	0.909 ± 0.113	0.493
Unloading time (s)	0.266 ± 0.228	0.226 ± 0.069	0.664
Yielding + braking time (s)	0.399 ± 0.090	0.387 ± 0.085	0.811
Propulsion time (s)	0.336 ± 0.045	0.291 ± 0.042	0.083
RSI	40.99 ± 16.03	34.55 ± 7.52	0.355
Unloading relative force ($N.kg^{-1}$)	0.62 ± 0.29	0.50 ± 0.25	0.428
Yielding + braking relative force ($N.kg^{-1}$)	2.07 ± 0.30	2.03 ± 0.22	0.552
Propulsion relative force ($N.kg^{-1}$)	1.70 ± 0.56	1.54 ± 0.43	0.778
RFD _{100Max} ($N.s^{-1}$)	6422.0 ± 2641.7	6573.9 ± 1933.5	0.904

Hip, knee and ankle joint angle patterns during CMJ are displayed in Figure 71. T-test revealed a higher hip angle at the start of the propulsion phase for EXP ($105.2 \pm 7.4^\circ$) compared to NoEXP ($94.6 \pm 8.3^\circ$, $p<0.05$), and no difference for the knee and ankle joint angles ($p=0.166$ and $p=0.414$, respectively). Knee angle at the start of the propulsion phase was $103.2 \pm 10.4^\circ$ for EXP and $95.0 \pm 10.4^\circ$ for NoEXP. Ankle angle at the start of the propulsion phase was $30.2 \pm 3.5^\circ$ for EXP and $28.4 \pm 4.1^\circ$ for NoEXP. No differences were found in the maximal joint velocity for the hip ($p=0.368$), knee ($p=0.932$), despite a tendency for the ankle joint velocity ($p=0.058$). Hip maximal velocity was $788.4 \pm 159.6 \text{ }^\circ.s^{-1}$ for EXP, and $624.4 \pm 60.4 \text{ }^\circ.s^{-1}$ for NoEXP. Knee maximal velocity was $958.9 \pm 82.3 \text{ }^\circ.s^{-1}$ for EXP, and $962.5 \pm 73.5 \text{ }^\circ.s^{-1}$ for NoEXP. Ankle joint maximal velocity was $1003.4 \pm 55.2 \text{ }^\circ.s^{-1}$ for EXP, and $902.9 \pm 114.4 \text{ }^\circ.s^{-1}$ for NoEXP. We found a

significant correlation between CMJ jump height and the knee angle at the start of the propulsion phase ($r=0.54$, $p<0.05$), while the other kinematic variables did not reach significance (p-value ranging from 0.071 to 0.510).

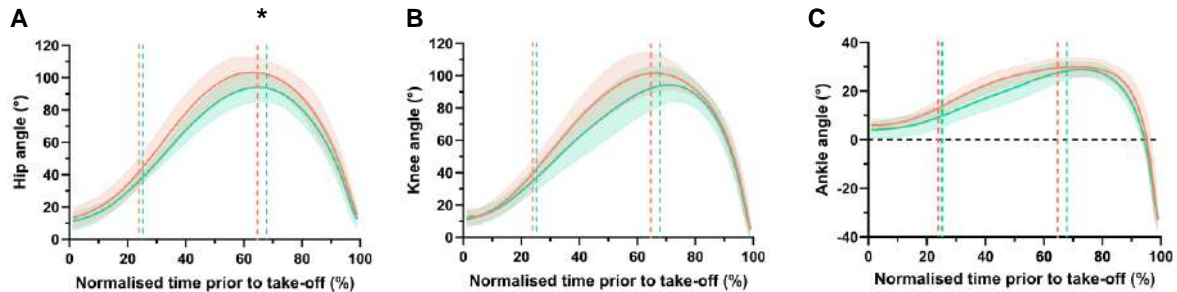


Figure 71: Kinematics of the hip (A), knee (B) and ankle (C) joints during the countermovement jump for the EXP (orange) and NoEXP (green) groups. Data are represented as means (continuous lines) and standard deviation (shaded areas). The dotted lines represent the start of the yielding+braking phase, and the start of the propulsion phase, for each group. * show a significative difference between groups regarding the joint angle at the start of the propulsion phase ($p<0.05$).

EMG activity patterns of the GM, GL, SOL, VL, VM and RF muscles are shown in Figure 72. No differences were found between groups on the mean activity during the yielding+braking and the propulsion phases (p-value ranging from 0.109 to 0.841). No significant correlations were found between CMJ jump height and the mean EMG activity of any muscles (p-value ranging from 0.336 to 0.841).

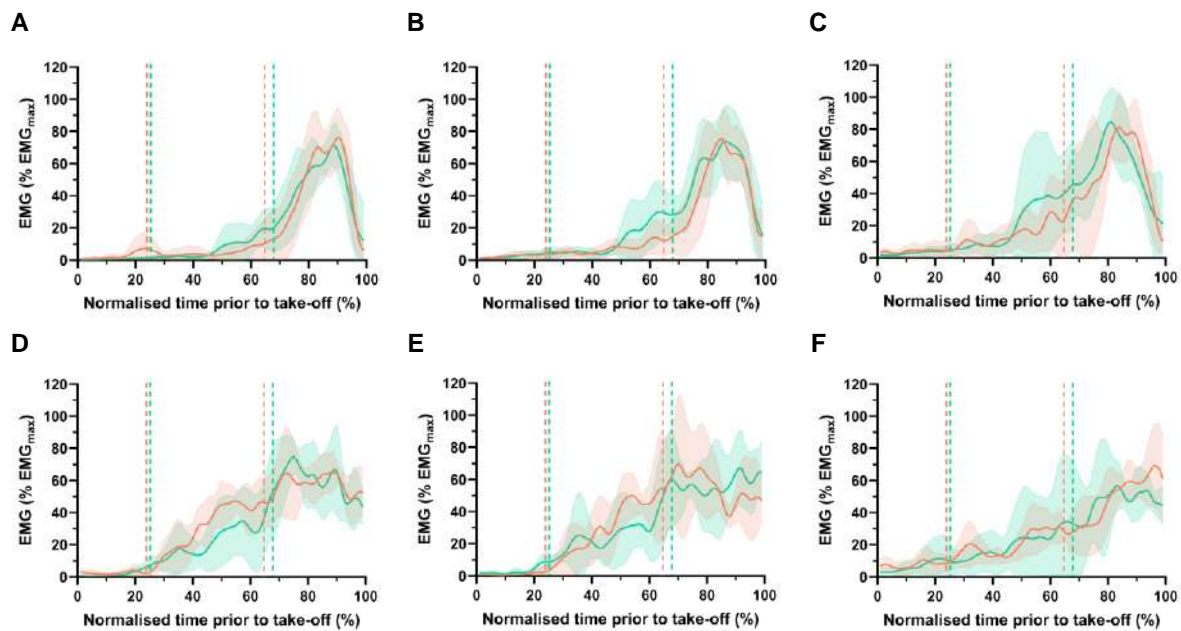


Figure 72: Normalized EMG activity of the gastrocnemius medialis (A), gastrocnemius lateralis (B), soleus (C), vastus lateralis (D), vastus medialis (E), and rectus femoris (F) during the countermovement jump. Exp and NoEXP groups are illustrated in orange and green, respectively. Data are means (continuous lines) and standard deviations (shaded areas). The dotted lines show the start of the yielding+braking phase, and of the propulsion phase, irrespective to each group.

Figure 73 display the MTU and fascicle behaviour of the GM and the VL during CMJ for EXP and NoEXP groups. For the GM, t-test revealed a larger shortening of the MTU during the yielding+braking phase for EXP (1.72 ± 0.42 cm) compared to NoEXP (1.23 ± 0.33 cm, $p < 0.05$), and a larger lengthening of the MTU during the Prop1 phase for EXP (1.34 ± 0.25 cm) compared to NoEXP (0.75 ± 0.40 cm, $p < 0.01$). No differences were found for the fascicle shortening, MTU velocity, and fascicle velocity during the unloading, the yielding+braking, and the propulsion phases (p -value ranging from 0.075 to 0.952). Significant correlations were detected between CMJ jump height and the MTU lengthening during Prop1 ($r = 0.62$, $p < 0.05$), the MTU velocity during Prop1 ($r = 0.57$, $p < 0.05$), while the other muscle-tendon variables did not reach significance (p -value ranging from 0.171 to 0.905). Regarding the VL, we found a larger lengthening of fascicles in the yielding+braking phase for EXP ($0.44 \pm 0.13 L_0$) compared to NoEXP ($0.25 \pm 0.09 L_0$, $p < 0.01$), and a higher fascicle velocity in the same phase for EXP (11.46 ± 4.05 cm.s⁻¹) compared to NoEXP (6.09 ± 2.90 cm.s⁻¹, $p < 0.05$). No differences were found between groups on the other jump phases, nor for the MTU length and velocity (p -value ranging from 0.177 to 0.821), despite tendencies for higher MTU and fascicle shortening

during the propulsion phase (6.07 ± 0.34 cm for EXP and 5.76 ± 0.21 cm for NoEXP, $p=0.068$, and $0.49 \pm 0.15 L_0$ for EXP and $0.35 \pm 0.09 L_0$ for NoEXP, $p=0.064$, respectively). We detected significant correlations between CMJ jump height and fascicle lengthening and velocity during the unloading phase ($r=0.59$ and $r=0.67$, respectively, $p<0.05$), fascicle lengthening and velocity during the yielding+braking phase ($r=0.58$ and $r=0.57$, respectively, $p<0.05$). The other variables did not reach the significance level (p-value ranging from 0.068 to 0.854).

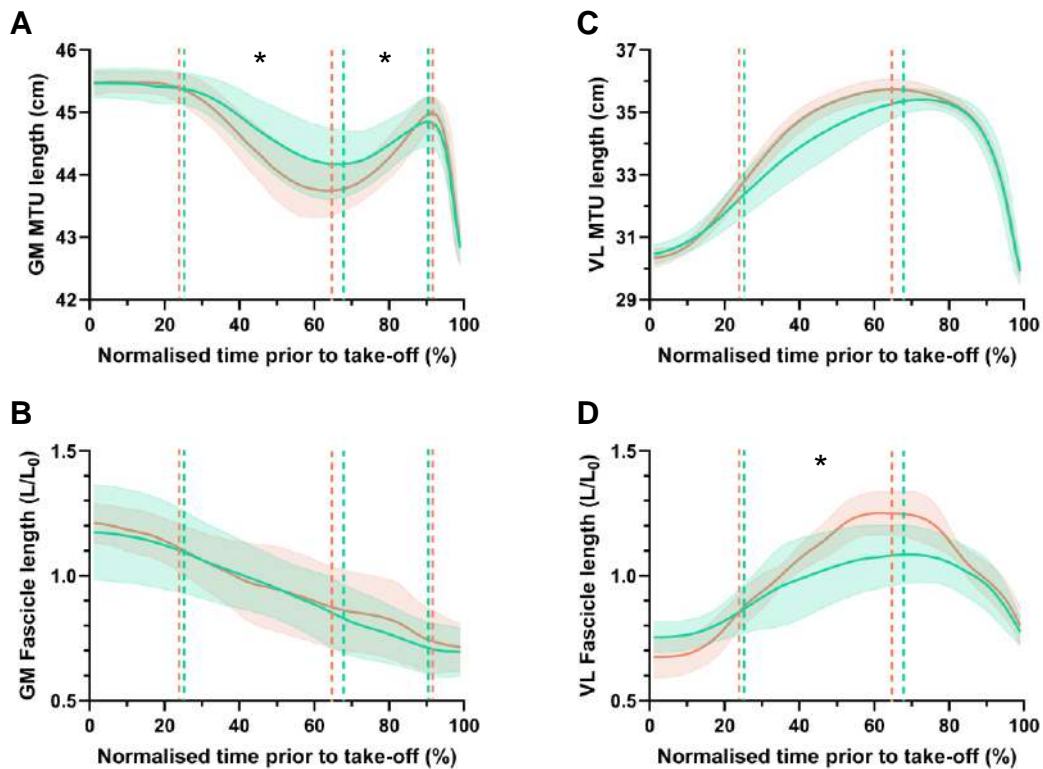


Figure 73: Muscle-tendon unit and normalized fascicle behaviour of the gastrocnemius medialis (A and B) and the vastus lateralis (C and D) during the countermovement jump, for the EXP (orange) and NoEXP (green) groups. Data are represented as means (continuous lines) and standard deviation (shaded areas). The dotted lines show the start of the yielding+braking phase, and of the propulsion phase, irrespective to each group. For the GM, others dotted lines divide the propulsion time in Prop1 (left) and Prop2 (right). * shows a significant difference between groups on the lengthening and/or shortening of the MTU and/or fascicles ($p<0.05$).

Fascicle operating length of the VL in relation to the isometric torque-length relationship and to the isometric pre-activated isokinetic torque-length relationship is shown in Figure 74. As described in the study 2 of this thesis, the eccentric pre-activation induced a shift of the optimal length toward longer fascicle length. The fascicle operating length during CMJ was between 0.80 and 1.25 L_0 for EXP, whereas it was between 0.77 and 1.08 L_0 for NoEXP. When compared to the isometric torque-length relationship (Figures 74A and 74C), the fascicles in EXP operate on the descending limb of the relationship (Figures 74A), while in NoEXP, they operate near the plateau of the relationship (Figures 74C). When we use the torque-length relationship with eccentric pre-activation at $200^\circ.s^{-1}$ followed by isokinetic contraction at $300^\circ.s^{-1}$ (Figures 74B and 74D), the fascicles operate on the plateau of the relationship for EXP (Figure 74B), and on the ascending limb for the NoEXP (Figure 74D).

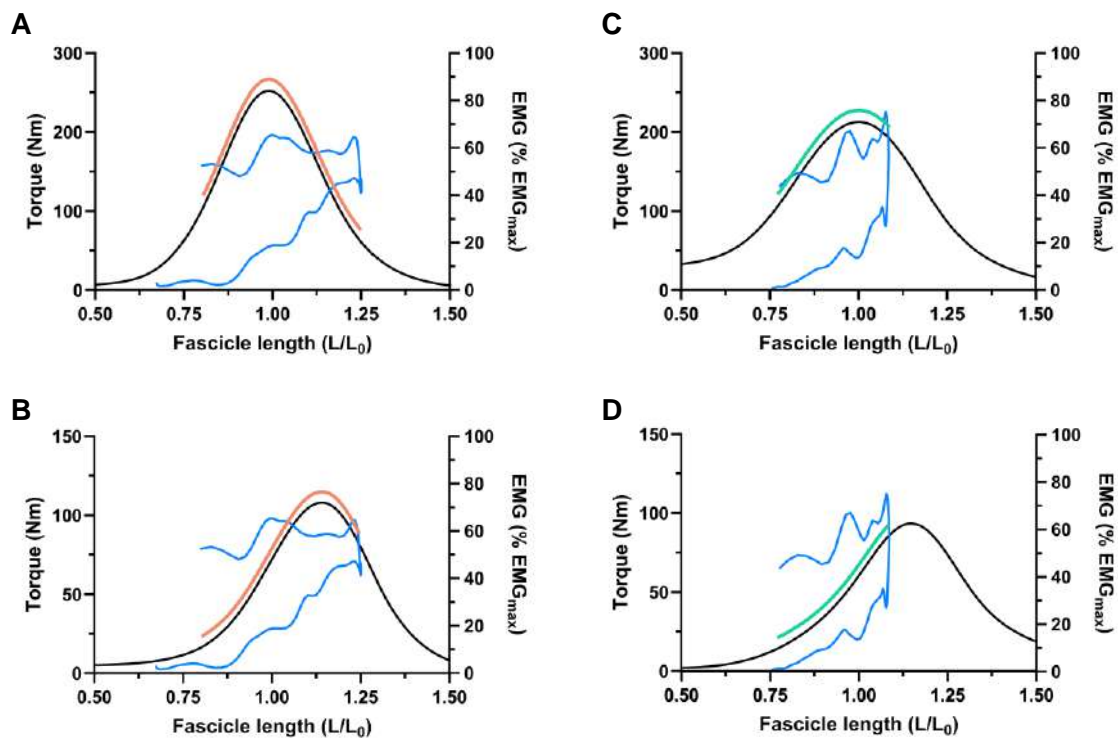


Figure 74: Representation of the operating fascicle length of the VL (orange or green curve) irrespective to the mean isometric (A and C) or isokinetic with eccentric pre-activation (B and D) torque-length relationships (black lines). Operating lengths were determined based on the VL normalised electromyographic signal during countermovement jump, shown in blue.

CMJ/SJ Ratio

Mechanical variables for the SJ and CMJ jumps of the two groups based on CMJ/SJ ratio are presented in Table 18. T-test revealed a higher relative positive power and a higher RSI in

CMJ for Ratio>1 compared to Ratio≤1, but also tendency for reduced time to take-off and higher force production during the propulsion phase of CMJ for Ratio>1, while the other variables were not significantly different between groups. We found significant correlations between the CMJ/SJ ratio and the jump height ($r=0.55$, $p<0.05$), the relative positive power ($r=0.73$, $p<0.01$), the yielding+braking time ($r=0.53$, $p<0.05$), the RSI ($r=0.68$, $p<0.01$), and the relative force during propulsion during CMJ ($r=0.66$, $p<0.01$). The other variables were not significantly correlated to the CMJ/SJ ratio (p -value ranging from 0.053 to 0.992).

Table 18: Mechanical and temporal results for the Ratio>1 and Ratio≤1 groups during the squat jump and the countermovement jump.

	Ratio>1	Ratio≤1	p-value
<u>SJ</u>			
Relative power ($W.kg^{-1}$)	19.3 ± 2.8	18.6 ± 1.8	0.650
Relative work ($J.kg^{-1}$)	7.3 ± 1.1	7.7 ± 1.3	0.547
Propulsion time (s)	0.388 ± 0.083	0.416 ± 0.058	0.515
<u>CMJ</u>			
Relative positive power ($W.kg^{-1}$)	28.4 ± 3.8	23.4 ± 3.1	<0.05
Relative negative work ($J.kg^{-1}$)	3.0 ± 0.6	2.9 ± 0.9	0.877
Relative positive work ($J.kg^{-1}$)	8.6 ± 1.2	7.6 ± 1.1	0.118
Time to take-off (s)	0.934 ± 0.294	0.988 ± 0.044	0.072
Unloading time (s)	0.257 ± 0.205	0.226 ± 0.038	0.227
Yielding + braking time (s)	0.371 ± 0.098	0.432 ± 0.029	0.208
Propulsion time (s)	0.306 ± 0.041	0.328 ± 0.061	0.424
<u>RSI</u>			
Unloading relative force ($N.kg^{-1}$)	0.64 ± 0.27	0.43 ± 0.21	0.169
Yielding + braking relative force ($N.kg^{-1}$)	1.78 ± 0.53	1.33 ± 0.18	0.100
Propulsion relative force ($N.kg^{-1}$)	2.14 ± 0.28	1.89 ± 0.08	0.078
RFD _{100Max} ($N.s^{-1}$)	6970.1 ± 2388.6	5648.2 ± 1811.1	0.305

Hip, knee and ankle joint angle patterns during SJ and CMJ for Ratio>1 and Ratio≤1 are displayed in Figure 75. No differences were found on any joint variables between Ratio>1 and Ratio≤1 in the SJ and the CMJ (p -value ranging from 0.113 to 0.857), despite a tendency for a higher knee joint angle at the start of the propulsion phase in CMJ for Ratio>1 ($p=0.080$). Also,

no significant correlations were found between the CMJ/SJ ratio and the kinematic variables (p-value ranging from 0.178 to 0.898).

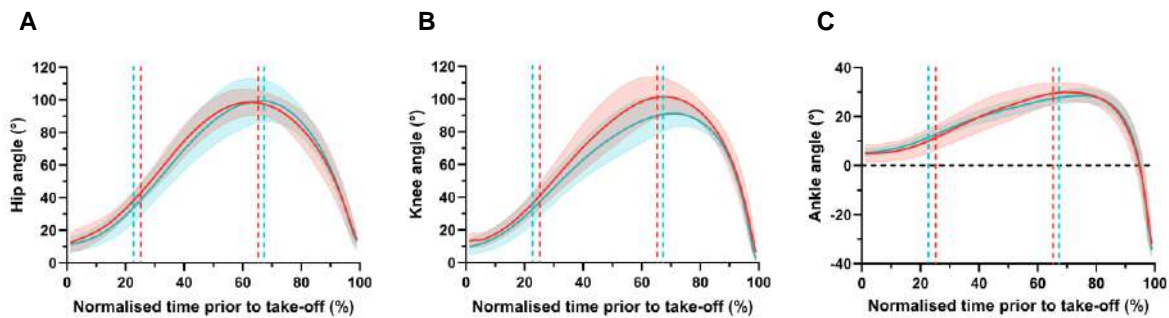


Figure 75: Kinematics of the hip (A), knee (B) and ankle (C) joints during the countermovement jump for the Ratio>1 (red) and Ratio≤1 (blue) groups. Data are represented as means (continuous lines) and standard deviation (shaded areas). The dotted lines represent the start of the yielding+braking phase, and the start of the propulsion phase, for each group.

The mean EMG activity of the GM, GL, SOL, VL, VM and RF during SJ and CMJ is presented in Table 19. The statistical analysis revealed a higher activity of the VL during the yielding+braking phase in CMJ for Ratio>1 compared to Ratio≤1 ($p < 0.05$), while the other muscles were not significantly different in SJ and CMJ (p-value ranging from 0.114 to 0.889). We found significant correlations between the CMJ/SJ ratio and the mean EMG activity of the GM and VL during the yielding+braking phase ($r = 0.58$ and $r = 0.56$, respectively, $p < 0.05$), while the other muscles did not reach significance (p-value ranging from 0.064 to 0.846).

Table 19: Mean normalised EMG activity of the quadriceps femoris and triceps surae muscles during the yielding+braking and propulsion phases during the countermovement jump. Data are presented for the Ratio>1 and Ratio≤1 groups.

EMG activity (%max)	Ratio>1		Ratio≤1	
	Yielding+Braking CMJ	Propulsion CMJ	Yielding+Braking CMJ	Propulsion CMJ
GM	7.2 ± 4.9	42.7 ± 10.7	3.8 ± 2.4	41.1 ± 9.0
GL	10.3 ± 7.5	45.7 ± 12.2	7.6 ± 3.5	46.7 ± 12.8
SOL	18.6 ± 13.6	53.0 ± 11.0	12.6 ± 8.2	51.5 ± 13.5
VL	28.5 ± 6.3	60.8 ± 8.8	20.9 ± 3.1	55.2 ± 12.2
VM	30.9 ± 10.7	59.6 ± 11.9	21.2 ± 2.3	52.6 ± 12.8
RF	21.0 ± 13.7	52.7 ± 5.7	15.4 ± 6.0	42.0 ± 8.9

MTU and fascicle behaviour of the GM and VL during SJ and CMJ are illustrated in Figure 76. For the GM, we did not find differences between groups for the MTU and fascicle length variations, and MTU and fascicle velocities (p-value ranging from 0.125 to 0.949). We found significant correlations between the CMJ/SJ ratio and the MTU shortening and velocity during the unloading phase in CMJ (respectively $r=0.59$ and $r=0.58$, $p<0.05$), while the other variables did not reach significance (p-value ranging from 0.127 to 0.925). Regarding the VL, the t-tests revealed a greater fascicle lengthening and velocity during the unloading phase of CMJ for Ratio >1 ($0.15 \pm 0.07 L_0$ and $7.46 \pm 4.33 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively) compared to Ratio ≤ 1 ($0.07 \pm 0.03 L_0$ and $2.67 \pm 1.11 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively, $p<0.05$). We also found a higher MTU velocity during the yielding+braking phase in Ratio >1 ($10.02 \pm 3.17 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$) compared to Ratio ≤ 1 ($6.83 \pm 0.72 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, $p<0.01$). The other variables were not significantly different (p-value between 0.081 and 0.911).

The CMJ/SJ ratio was significantly correlated with the fascicle lengthening and velocity during the unloading phase of CMJ (respectively $r=0.69$, $p<0.01$, and $r=0.68$, $p<0.001$). We also detected a correlation between the CMJ/SJ ratio and the MTU velocity during the yielding+braking phase of CMJ ($r=0.66$, $p<0.05$), while the other variables did not reach significance (p-value ranging from 0.057 to 0.866).

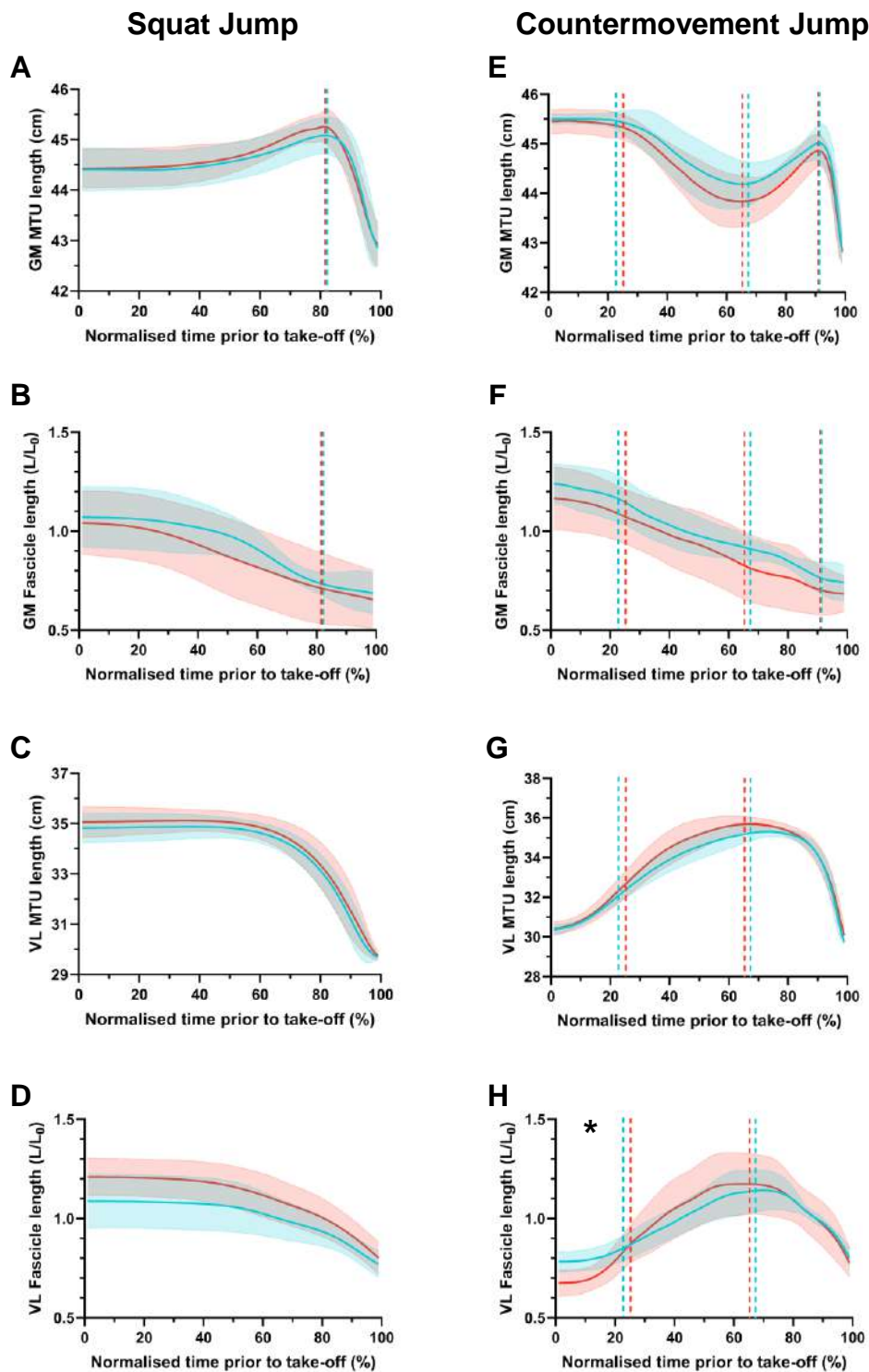


Figure 76: Muscle-tendon unit and normalized fascicle behaviour of the gastrocnemius medialis (A, B, E and F) and the vastus lateralis (C, D, G and H) during the squat jump (A to D) and the countermovement jump (E to H), for the Ratio >1 (blue) and Ratio ≤1 (red) groups. Data are represented as means (continuous lines) and standard deviation (shaded areas). For the CMJ, the dotted lines show the start of the yielding+braking phase, and of the propulsion phase, irrespective to each group. For the GM (squat jump and countermovement jump), the dotted lines divide the propulsion time in Prop1 (left) and Prop2 (right). * shows a significant difference between groups on the lengthening and/or shortening of the MTU and/or fascicles ($p < 0.05$).

DISCUSSION

We aimed to determine the influence of muscle-tendon properties, EMG activity, and muscle-tendon interactions on jump performance during the SJ and CMJ. For this purpose, we evaluated two groups based on jump height performance in the SJ and CMJ, and found differences in MTU and fascicle behaviour of the GM and/or the VL between the groups, but no differences in EMG activity, partially supporting our hypothesis. We also found distinct results between the SJ and CMJ that could help to improve understanding of the performance factors involved in these two jumps. The second aim of this study was to better understand the variability in jump performance between the SJ and CMJ. In accordance with our hypothesis, our results demonstrated an increase in the EMG activity of the GM and VL during the yielding+braking phase, along with an altered behaviour of the VL fascicles during the CMJ.

Expertise in squat jump and countermovement jump

We found differences between groups in muscle-tendon properties, especially for the GM. The EXP group had greater $PF_{T_{max}}$ and $RTD_{100-200}$ compared with the NoEXP group, confirming the importance of maximal plantar flexion and explosive force for jump performance. The correlation of these two variables with jump height, only observed in SJ, may be surprising given the low contribution of the ankle joint to total lower-limb power during the SJ, estimated at 13% by Jandacka *et al.* (2014). However, the gastrocnemii play an important role during vertical jump by transferring the force produced by the proximal muscles of the lower-limb to the ankle (Ingen Schenau, 1987). Hence, greater torque may help stiffen the MTU of the gastrocnemii, allowing the transfer of proximal muscle force to the ankle joint. Regarding the knee extensors, the correlation reported between SJ jump height and both $KE_{T_{max}}$, and the quadriceps tendon stiffness is consistent with the literature, the SJ being usually performed to assess the ability to produce a large amount of concentric force (Van Hooren & Zolotarjova, 2017), with the knee joint contributing mainly to power production (Jandacka *et al.*, 2014). The CMJ jump height was correlated only with the quadriceps tendon stiffness, consistent with improved force transmission highlighted in the studies of Muraoka *et al.* (2005) and Wiesinger *et al.* (2016).

Participants were asked to perform the jumps at their preferred depth because it appears beneficial to assess maximal performance (Gheller *et al.*, 2015; Perez-Castilla *et al.*, 2021), and the associated jump coordination used by the participants. The hip joint angle at the start of the propulsion phase was greater for the EXP group in both the SJ and CMJ. Additionally, the correlations between SJ jump height and hip and knee angles at the start of the propulsion phase emphasise the importance of the proximal joints for jump performance, as highlighted by Kipp *et al.* (2019). Regarding the CMJ, we found a correlation between jump height and knee angle at the start of the propulsion phase, indicating that a deeper countermovement is beneficial for performance, as previously discussed by Perez-Castilla *et al.* (2019) and Sanchez-Sixto *et al.* (2018). Additionally, our findings regarding the hip joint indicate greater work production by the hip extensors, which could influence jump performance.

The studies by Kurokawa *et al.* (2001) and Farris *et al.* (2016) highlighted the catapult effect phenomenon in the GM during the SJ, consisting of a progressive stretch of the MTU during the first part of the propulsion (Prop1), associated with a shortening of fascicles and a concomitant stretching of the tendinous structures, which enables energy storage. This energy is released in the second part of the propulsion (Prop2) and amplifies MTU power production. This phenomenon also occurs in the CMJ and is amplified by the yielding+braking phase (Kurokawa *et al.*, 2003). We demonstrate in the present study an increase in MTU stretching in Prop1 for the EXP group, while the fascicle behaviour remained unchanged compared with NoEXP, suggesting amplification of the catapult effect for the EXP group, which could lead to an increase in jump height. This is confirmed by the correlation found between jump performance and GM MTU lengthening during Prop1 in both the SJ and CMJ. The increased MTU lengthening during Prop1 is linked to the knee and ankle joint kinematics, as the knee is more flexed at the beginning of propulsion, and plantar flexion may start later in the EXP group, as demonstrated by Jo & Lee (2023). Regarding the VL, we found correlations between fascicle lengthening during the unloading and the yielding+braking phases, and jump performance, but only in CMJ. Since no differences in EMG activity were detected between groups, it is possible that this behaviour was related to the increased knee flexion for EXP during these jump phases, which would enable fascicles to produce more work during propulsion, and also enable them to operate at more advantageous lengths for force production. Indeed, fascicle length variation was between 0.80 and 1.25 L_0 during CMJ, similar to the findings of Nikolaidou *et al.* (2017). According to the isometric torque-length relationship, fascicles would operate mainly on the descending limb

during the end of the yielding+braking and the beginning of the propulsion phases, which would not be advantageous. In this study, we measured the torque-length relationship under isokinetic conditions at $300^{\circ} \cdot s^{-1}$ with either isometric or $200^{\circ} \cdot s^{-1}$ eccentric pre-activation, and compared these with fascicle operating length during the SJ and CMJ, respectively. These velocities were based on the mean knee joint velocity during the propulsion phase of SJ for isometric pre-activation, and during the yielding+braking and propulsion phases of the CMJ for eccentric pre-activation (Hauraix, 2015; Hollville *et al.*, 2020), and were intended to reflect fascicle behaviour during vertical jumping. As discussed in the study 2 of this thesis, we found a shift of the optimal angle towards longer fascicle lengths with isometric or eccentric pre-activation. If we consider the torque-length relationship with eccentric pre-activation, the increased fascicle lengthening permitted by knee joint kinematics would enable fascicles to operate mainly on the plateau, which would be beneficial for force production during the yielding+braking and propulsion phases, and thus could increase jump performance. The same observation can be made on the SJ, as fascicles operate at more advantageous lengths for EXP according to the torque-length relationship with isometric pre-activation.

Interindividual variability in jump performance

Nine participants (64%) jumped higher in the CMJ compared with the SJ (Ratio>1), and five (36%) participants had a similar jump performance or a higher SJ (Ratio≤1). This result confirms the generally higher jump performance in the CMJ compared with the SJ reported in the literature (Finni *et al.*, 2000; Kipp *et al.*, 2019; McBride *et al.*, 2008), with interindividual variability as depicted by Kozinc *et al.* (2022). Interestingly, the EXP and NoEXP groups were different from those based on the CMJ/SJ ratio. The moderate correlation between the CMJ/SJ ratio and the CMJ jump performance suggests that having a higher ratio remains at least partially linked to a greater CMJ performance, which is confirmed by the differences between Ratio>1 and Ratio≤1 found mainly in the CMJ variables. The correlation found in our study between the CMJ/SJ ratio and relative force production during the propulsion phase indicates greater relative force production at the end of the yielding+braking phase during the CMJ. This is confirmed by the almost significant correlation found between the CMJ/SJ ratio and relative force production during the yielding+braking phase in this study (*i.e.* $p=0.053$). The importance of force production during this phase has already been highlighted by other studies (for a review, see Nishiumi *et al.*, 2023). For example, Cormie *et al.* (2009) reported

greater force production in the yielding+braking, and the propulsion phases for jump experts in CMJ compared to non-experts. Also, McLellan *et al.* (2011) found a significant correlation between CMJ jump height and peak vertical force. Hence, it seems that the ability to exert a high level of force during the yielding+braking phase during CMJ is an important factor that may help to explain the performance gain in the CMJ compared with the SJ (Van Hooren & Zolotarjova, 2017).

It is interesting to note that the force production during this phase in our study may be linked to changes in muscle-tendon interactions and EMG activity. First, the EMG activity of the VL during the yielding+braking phase in the CMJ was correlated with the CMJ/SJ ratio, confirming our hypothesis and previous studies (Bobbert & Casius, 2005; McBride *et al.*, 2008), suggesting that the countermovement may allow an increase in EMG activity, inducing greater activation and therefore force production during the propulsion phase. This was associated with a concomitant increase in GM EMG activity, also correlated with the CMJ/SJ ratio. It may reduce fascicle and tendon slack, and thus increase MTU stiffness, resulting in better force transmission to the joint (Van Hooren & Zolotarjova, 2017). This interpretation make sense given the role of bi-articular muscles in transmitting the power produced by the proximal muscles (Van Ingen Schenau, 1987). Second, regarding muscle-tendon interactions, the correlation between the CMJ/SJ ratio and VL fascicle lengthening during the unloading phase may be surprising, as this initial phase is not related to elastic energy storage. However, greater VL fascicle lengthening and lengthening velocity during this phase (linked to an increased knee flexion velocity) may be an interesting strategy considering the sensitivity of muscle spindles to both the amplitude and velocity of lengthening (Kyröläinen & Komi, 1994). Indeed, in the Ratio>1 group, this may help to potentiate the stretch-reflex (Nicol & Komi, 2000), and thus increase VL EMG activity in the subsequent yielding+braking phase. Moreover, this is corroborated by the correlations found between VL fascicle lengthening during the unloading phase and mean VL EMG activity during the yielding+braking phase ($p<0.05$), and between force production during the yielding+braking phase and VL fascicle lengthening and velocity during the unloading phase ($p<0.05$ and $p<0.01$, respectively). However, this phenomenon might explain only part of the increased EMG activity during the yielding+braking phase. Indeed, the study by Bobbert & Casius (2005) highlighted an increase of muscle activity in their simulation without modelling reflexes, and the increased GM activity found in our study is not linked to the stretch-reflex, as the fascicles only shorten

during the CMJ. More information is needed to determine the contribution of the stretch-reflex to the increase in EMG activity during the CMJ.

Limitations

Firstly, many variables did not reach significance despite showing trends (*e.g.* force production during the yielding+braking in CMJ). In the current preliminary study, we presented results from 14 participants out of the 21 evaluated during the experiment. To limit the risk of error, we focused mainly on the correlation analyses, as this enables us to evaluate the whole sample, rather than dividing participants into groups, which would have halved the sample size. Nevertheless, the number of participants analysed in this preliminary study remains limited, and the results of the remaining participants will allow us to be more confident about the main differences between experts and non-experts.

Secondly, the VL and GM were measured in two different experimental sessions. We chose to perform two sessions to limit the occurrence of fatigue, as a large number of measurements were performed for each muscle. The data processing during jumps was performed on the trial that produced the best jump height in the SJ and CMJ. The final jump performance used for analysis was the mean of the best trials in each session. The SJ and CMJ showed respectively good (ICC = 0.86) and excellent (ICC = 0.91) between-day reliability, indicating similar performances between the two sessions. Hence, the measurement of the VL and GM in two different sessions might not have impacted our results.

CONCLUSION

To conclude, this study demonstrated that expertise in the SJ and CMJ is mainly related to muscle-tendon properties of the lower limb muscles, as it was significantly correlated with GM maximal torque and explosive properties, as well as quadriceps tendon stiffness. Additionally, we highlighted that vertical jump performance was associated with different jumping kinematics, which induced altered muscle-tendon interactions of the GM in the SJ, and of both the GM and VL in the CMJ. We found that the performance gain in the CMJ compared with the SJ was mainly due to an increased EMG activity during the CMJ, which could be attributed to different knee joint kinematics and altered fascicle behaviour, leading to greater force production during the yielding+braking and propulsion phases. Finally, further studies should focus on the hip joint, as it also appears to play a major role in vertical jump performance.

REFERENCES

- Arakawa, H., Nagano, A., Yoshioka, S., & Fukashiro, S. (2010). Interaction between elastic energy utilization and active state development within the work enhancing mechanism during countermovement. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 20(2), 340–347. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2009.04.004>
- Bakenecker, P., Raiteri, B., & Hahn, D. (2019). Patella tendon moment arm function considerations for human vastus lateralis force estimates. *Journal of Biomechanics*, 86, 225–231. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2019.01.042>
- Bobbert, M. F., & Casius, L. J. R. (2005). Is the effect of a countermovement on jump height due to active state development? *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 37(3), 440–446. <https://doi.org/10.1249/01.MSS.0000155389.34538.97>
- Bolsterlee, B., Veeger, H. E. J., van der Helm, F. C. T., Gandevia, S. C., & Herbert, R. D. (2015). Comparison of measurements of medial gastrocnemius architectural parameters from ultrasound and diffusion tensor images. *Journal of Biomechanics*, 48(6), 1133–1140. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2015.01.012>
- Catelli, D. S., Wesseling, M., Jonkers, I., & Lamontagne, M. (2019). A musculoskeletal model customized for squatting task. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 22(1), 21–24. <https://doi.org/10.1080/10255842.2018.1523396>
- Centeno-Prada, R. A., Lopez, C., & Naranjo-Orellana, J. (2015). Jump percentile: a proposal for evaluation of high level sportsmen. *J Sports Med Phys Fitness*, 55(5), 464–470. <http://www.wma.net/es/30publications/10policies/>
- Cormie, P., McBride, J. M., & McCaulley, G. O. (2009). Power-time, force-time, and velocity-time curve analysis of the countermovement jump: impact of training. *J Strength Cond Res*, 23(1), 177–186. www.nscj.org
- Cross, M. R., Rivière, J. R., van Hooren, B., Coulmy, N., Jiménez-Reyes, P., Morin, J. B., & Samozino, P. (2021). The effect of countermovement on force production capacity depends on extension velocity: A study of alpine skiers and sprinters. *Journal of Sports Sciences*, 39(16), 1882–1892. <https://doi.org/10.1080/02640414.2021.1906523>
- Delp, S. L., Anderson, F. C., Arnold, A. S., Loan, P., Habib, A., John, C. T., Guendelman, E., & Thelen, D. G. (2007). OpenSim: Open-source software to create and analyze dynamic simulations of movement. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 54(11), 1940–1950. <https://doi.org/10.1109/TBME.2007.901024>
- Earp, J. E., Kraemer, W. J., Cormie, P., Volek, J. S., Maresch, C. M., Joseph, M., & Newton, R. U. (2011). Influence of muscle-tendon unit structure on rate of force development during the squat, countermovement, and drop jumps. *J Strength Cond Res*, 25(2), 340–347. www.nscj.org
- Farris, D. J., & Lichtwark, G. A. (2016). UltraTrack: Software for semi-automated tracking of muscle fascicles in sequences of B-mode ultrasound images. *Computer Methods and Programs in Biomedicine*, 128, 111–118. <https://doi.org/10.1016/j.cmpb.2016.02.016>
- Farris, D. J., Lichtwark, G. A., Brown, N. A. T., & Cresswell, A. G. (2016). The role of human ankle plantar flexor muscle-tendon interaction and architecture in maximal vertical

jumping examined *in vivo*. *Journal of Experimental Biology*, 219(4), 528–534.
<https://doi.org/10.1242/jeb.126854>

Finni, T., Komi, P. v., & Lepola, V. (2000). *In vivo* human triceps surae and quadriceps femoris muscle function in a squat jump and counter movement jump. *Eur J Appl Physiol*, 83, 416–426.

Frayne, D. H., Zettel, J. L., Beach, T. A. C., & Brown, S. H. M. (2021). The Influence of Countermovements on Inter-Segmental Coordination and Mechanical Energy Transfer during Vertical Jumping. *Journal of Motor Behavior*, 53(5), 545–557.
<https://doi.org/10.1080/00222895.2020.1810611>

Fukashiro, S., Hay, D. C., & Nagano, A. (2006). Biomechanical Behavior of Muscle-Tendon Complex During Dynamic Human Movements. In *Journal of Applied Biomechanics* (Vol. 22).

Gheller, R. G., Dal Pupo, J., Ache-Dias, J., Detanico, D., Padulo, J., & dos Santos, S. G. (2015). Effect of different knee starting angles on intersegmental coordination and performance in vertical jumps. *Human Movement Science*, 42, 71–80.
<https://doi.org/10.1016/j.humov.2015.04.010>

Harry, J. R., Barker, L. A., & Paquette, M. R. (2020). A Joint Power Approach to Define Countermovement Jump Phases Using Force Platforms. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 52(4), 993–1000. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000002197>

Hauraix, H., Dorel, S., Rabita, G., Guilhem, G., & Nordez, A. (2017). Muscle fascicle shortening behaviour of vastus lateralis during a maximal force–velocity test. *European Journal of Applied Physiology*, 117(2), 289–299. <https://doi.org/10.1007/s00421-016-3518-4>

Hauraix, H., Nordez, A., Guilhem, G., Rabita, G., & Dorel, S. (2015a). *In vivo* maximal fascicle-shortening velocity during plantar flexion in humans. *J Appl Physiol*, 119, 1262–1271.
<https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00542.2015.-Interindividual>

Hauraix, H., Nordez, A., Guilhem, G., Rabita, G., & Dorel, S. (2015b). *In vivo* maximal fascicle-shortening velocity during plantar flexion in humans. *Journal of Applied Physiology*, 119(11), 1262–1271. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00542.2015>

Hirayama, K., Iwanuma, S., Ikeda, N., Yoshikawa, A., Ema, R., & Kawakami, Y. (2017). Plyometric training favors optimizing muscle-tendon behavior during depth jumping. *Frontiers in Physiology*, 8(JAN). <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00016>

Hoffman, B. W., Lichtwark, G. A., Carroll, T. J., & Cresswell, A. G. (2012). A comparison of two Hill-type skeletal muscle models on the construction of medial gastrocnemius length-tension curves in humans *in vivo*. *J Appl Physiol*, 113, 90–96.
<https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00070.2012.-Human>

Hoffman, B. W., Raiteri, B. J., Connick, M. J., Beckman, E. M., Macaro, A., Kelly, V. G., & James, L. P. (2022). Altered countermovement jump force profile and muscle-tendon unit kinematics following combined ballistic training. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 32(10), 1464–1476. <https://doi.org/10.1111/sms.14211>

Hollville, E., Rabita, G., Guilhem, G., Lecompte, J., & Nordez, A. (2020). Effects of Surface Properties on Gastrocnemius Medialis and Vastus Lateralis Fascicle Mechanics During Maximal Countermovement Jumping. *Frontiers in Physiology*, 11.
<https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00917>

- Jandacka, D., Uchytíl, J., Farana, R., Zahradník, D., & Hamill, J. (2014). Lower extremity power during the squat jump with various barbell loads. *Sports Biomechanics*, 13(1), 75–86. <https://doi.org/10.1080/14763141.2013.872287>
- Jo, I., & Lee, H.-D. (2023). Coordination and Muscle-Tendon Interaction Differ Depending on The Level of Jumping Performance. *Journal of Sports Science and Medicine*, 22, 189–195. <https://doi.org/10.52082/jssm.2023.189> Joint
- Kipp, K., Krzyszkowski, J., & Heeneman, J. (2021). Hip moment and knee power eccentric utilisation ratios determine lower-extremity stretch-shortening cycle performance. *Sports Biomechanics*, 20(5), 532–542. <https://doi.org/10.1080/14763141.2019.1579854>
- Komi, P. v., & Nicol, C. (2000). Stretch-shortening cycle of muscle function. In *Biomechanics in sport performance enhancement and injury prevention*.
- Kozinc, Ž., Žitnik, J., Smajla, D., & Šarabon, N. (2022). The difference between squat jump and countermovement jump in 770 male and female participants from different sports. *European Journal of Sport Science*, 22(7), 985–993. <https://doi.org/10.1080/17461391.2021.1936654>
- Kubo, K., Kanehisa, H., & Fukunaga, T. (2005). Effects of viscoelastic properties of tendon structures on stretch-shortening cycle exercise *in vivo*. *Journal of Sports Sciences*, 23(8), 851–860. <https://doi.org/10.1080/02640410400022029>
- Kurokawa, S., Fukunaga, T., & Fukashiro, S. (2001). Behavior of fascicles and tendinous structures of human gastrocnemius during vertical jumping. *J Appl Physiol*, 1349–1358. <http://www.jap.org>
- Kurokawa, S., Fukunaga, T., Nagano, A., & Fukashiro, S. (2003). Interaction between fascicles and tendinous structures during counter movement jumping investigated *in vivo*. *Journal of Applied Physiology*, 95(6), 2306–2314. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00219.2003>
- Kyröläinen, H., & Komi, I. ? v. (1994). Stretch Reflex Responses Following Mechanical Stimulation in Power-and Endurance-Trained Athletes. In *J. Sports Med* (Vol. 15, Issue 6).
- Maffiuletti, N. A., Aagaard, P., Blazevich, A. J., Folland, J., Tillin, N., & Duchateau, J. (2016). Rate of force development: physiological and methodological considerations. In *European Journal of Applied Physiology* (Vol. 116, Issue 6, pp. 1091–1116). Springer Verlag. <https://doi.org/10.1007/s00421-016-3346-6>
- Mcbride, J. M., Mccauley, G. O., & Cormie, P. (2008). Influence of preactivity and eccentric muscle activity on concentric performance during vertical jumping. *J Strength Cond Res*, 23(3), 750–757. www.nsc-jscr.org
- Mclellan, C. P., Lovell, D. I., & Gass, G. C. (2011). The role of rate of force development on vertical jump performance. *J Strength Cond Res*, 25(2), 379–385. www.nsc-jscr.org
- McManus, L., Lowery, M., Merletti, R., Sogaard, K., Besomi, M., Clancy, E. A., van Dieën, J. H., Hug, F., Wrigley, T., Besier, T., Carson, R. G., Disselhorst-Klug, C., Enoka, R. M., Falla, D., Farina, D., Gandevia, S., Holobar, A., Kiernan, M. C., McGill, K., ... Hodges, P. W. (2021). Consensus for experimental design in electromyography (CEDE) project: Terminology matrix. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 59. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2021.102565>

- Muraoka, T., Muramatsu, T., Fukunaga, T., & Kanehisa, H. (2005). Elastic properties of human Achilles tendon are correlated to muscle strength. *Journal of Applied Physiology*, 99(2), 665–669. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00624.2004>
- Nikolaidou, M. E., Marzilger, R., Bohm, S., Mersmann, F., & Arampatzis, A. (2017). Operating length and velocity of human M. vastus lateralis fascicles during vertical jumping. *Royal Society Open Science*, 4(5), 1–15. <https://doi.org/10.1098/rsos.170185>
- Nishiumi, D., Nishioka, T., Saito, H., Kurokawa, T., & Hirose, N. (2023). Associations of eccentric force variables during jumping and eccentric lower-limb strength with vertical jump performance: A systematic review. *PLoS ONE*, 18(8 August). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0289631>
- Pérez-Castilla, A., Rojas, F. J., Gómez-Martínez, F., & García-Ramos, A. (2021). Vertical jump performance is affected by the velocity and depth of the countermovement. *Sports Biomechanics*, 20(8), 1015–1030. <https://doi.org/10.1080/14763141.2019.1641545>
- Pérez-Castilla, A., Weakley, J., García-Pinillos, F., Rojas, F. J., & García-Ramos, A. (2021). Influence of countermovement depth on the countermovement jump-derived reactive strength index modified. *European Journal of Sport Science*, 21(12), 1606–1616. <https://doi.org/10.1080/17461391.2020.1845815>
- Sánchez-Sixto, A., Harrison, A. J., & Floría, P. (2018). Larger countermovement increases the jump height of countermovement jump. *Sports*, 6(4). <https://doi.org/10.3390/sports6040131>
- Seynnes, O. R., Bojsen-Møller, J., Albracht, K., Arndt, A., Cronin, N. J., Finni, T., & Magnusson, S. P. (2015). Ultrasound-based testing of tendon mechanical properties: a critical evaluation. *J Appl Physiol*, 118, 133–141. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00849.2014>.-In
- Van, G. J., Schenau, I., Bobbert, M. F., & Rozendal, R. H. (1987). The unique action of bi-articular muscles in complex movements. In *J. Anat* (Vol. 155).
- van Hooren, B., & Zolotarjova, J. (2017). The difference between countermovement and squat jump performances: a review of underlying mechanisms with practical applications. *J Strength Cond Res*, 31(7), 2011–2020. www.nscs.com
- Werkhausen, A., Gløersen, Ø., Nordez, A., Paulsen, G., Bojsen-Møller, J., & Seynnes, O. R. (2022). Rate of force development relationships to muscle architecture and contractile behavior in the human vastus lateralis. *Scientific Reports*, 12(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-26379-5>
- Wiesinger, H. P., Rieder, F., Kösters, A., Müller, E., & Seynnes, O. R. (2016). Are Sport-Specific Profiles of Tendon Stiffness and Cross-Sectional Area Determined by Structural or Functional Integrity? *PLoS ONE*, 11(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158441>
- Xu, J., Turner, A., Comfort, P., Harry, J. R., McMahon, J. J., Chavda, S., & Bishop, C. (2023). A Systematic Review of the Different Calculation Methods for Measuring Jump Height During the Countermovement and Drop Jump Tests. In *Sports Medicine* (Vol. 53, Issue 5, pp. 1055–1072). Springer Science and Business Media Deutschland GmbH. <https://doi.org/10.1007/s40279-023-01828-x>

Discussion générale

Ce travail de thèse avait pour objectif principal de mieux comprendre le lien entre les propriétés mécaniques musculaires et tendineuses, et les interactions muscle-tendon. Nous voulions déterminer comment la modification de ces propriétés influençait les interactions-muscle-tendon, et pouvait ainsi participer à améliorer la performance lors de tâches mono- et plurisegmentaires. Pour répondre à cet objectif général, nous avons conduit trois études expérimentales se focalisant sur les propriétés et le comportement des muscles *gastrocnemius medialis* et/ou *vastus lateralis*, deux muscles ayant une architecture et des propriétés musculaires et tendineuses différentes, ainsi qu'une position spécifique dans la chaîne proximo-distale du membre inférieur.

Dans cette discussion générale, nous discuterons tout d'abord de certains points méthodologiques, nécessitant d'être considérés pour mieux interpréter les conclusions de ce travail. Une seconde partie présentera une analyse complémentaire réalisée afin de mieux comprendre le comportement des faisceaux du GM lors de l'entraînement de l'Étude 1. Une troisième partie synthétisera et mettra en regard les résultats issus des différentes études, afin d'en tirer des conclusions plus générales. Enfin, une quatrième partie tentera, sur cette base, d'apporter des pistes de travail pour de prochaines études.

1. Considérations méthodologiques

1.1. Interactions muscle-tendon in vivo

L'évaluation *in vivo* des interactions muscle-tendon nécessite de mesurer les variations de longueur du SMT à l'aide de la cinématique, et de coupler cette analyse à la mesure du comportement des faisceaux musculaires par échographie, afin d'inférer le comportement des structures tendineuses. Cependant, il est important de noter que l'ensemble de ces mesures sont des estimations, qui comportent certaines limites.

1.1.1. Mesure de la longueur des faisceaux musculaires

Nous avons mesuré la longueur des faisceaux musculaires à l'aide de l'échographie 2D dans les trois études de cette thèse. Le traitement des images échographiques était effectué par la réalisation d'un tracé linéaire des faisceaux. Plusieurs études ont montré que les

faisceaux musculaires n'étaient pas linéaires, et présentait en réalité une courbure, visible au niveau de leur intersection avec les aponévroses superficielle et profonde (Bizet *et al.*, 2024 ; Darby *et al.*, 2013 ; Muramatsu *et al.*, 2002). D'autres études ont également montré une augmentation de la courbure des faisceaux avec le niveau de contraction (Heieis *et al.*, 2023 ; Muramatsu *et al.*, 2002). Cependant, cette visualisation courbée des faisceaux peut être accentuée par un mauvais positionnement de la sonde sur le muscle (Figure 77). Nous avons donc pris beaucoup de précautions pour le placement de la ou des sondes en suivant les recommandations de Van Hooren *et al.* (2020). Aussi, nous plaçons la ou les sondes échographiques au centre du muscle, placement sur lequel la courbure est largement diminuée en comparaison avec les insertions proximale et distale (Bizet *et al.*, 2024 ; Muramatsu *et al.*, 2002). L'ensemble de ces précautions a fait que nous n'observions pas de courbure apparente au niveau des faisceaux au repos ou lors de contractions. Nous avons donc fait le choix dans le cadre de cette thèse de modéliser les faisceaux musculaires de façon linéaire.

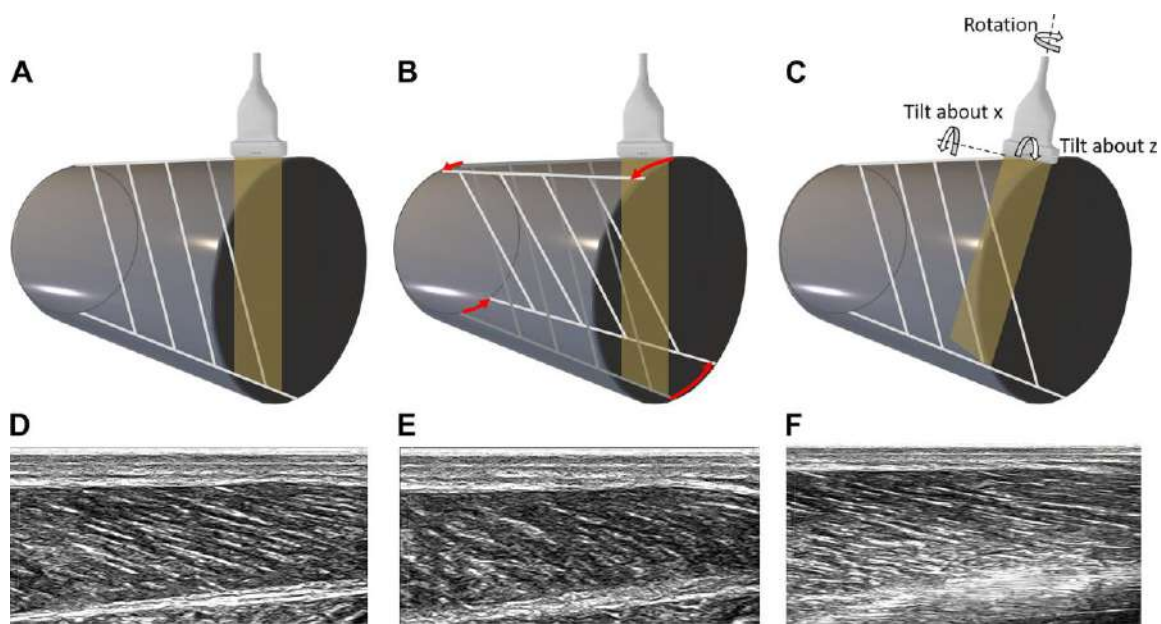


Figure 77 : Effet du placement de la sonde échographique sur la qualité d'image des faisceaux musculaires. En A la sonde est parfaitement placée, produisant une image échographique avec des faisceaux linéaires (E). En B, la sonde n'est pas alignée avec le plan des faisceaux, produisant une image échographique de moins bonne qualité laissant penser à une courbure importante des faisceaux (F). En C, la sonde n'est pas bien orientée, il est donc difficile de déterminer correctement l'aponévrose profonde (F). Figure tirée de Van Hooren *et al.* (2020).

Cependant, il est possible que la longueur des faisceaux mesurée lors de nos études ne corresponde pas parfaitement à la longueur réelle des faisceaux musculaires, due à notre

analyse du comportement de ces derniers en deux dimensions. En effet, le muscle étant une structure en trois dimensions, les faisceaux musculaires ont également une trajectoire en trois dimensions, qui ne peut pas être évaluée par l'échographie classique (Franchi *et al.*, 2018). D'autres méthodes peuvent ainsi être utilisées afin de déterminer la longueur réelle des faisceaux musculaires en trois dimensions, comme par exemple l'échographie 3D freehand (Andrews *et al.*, 2024 ; Pincheira *et al.*, 2022 ; Raiteri *et al.*, 2016) ou l'IRM par le biais de l'imagerie par tenseur de diffusion (Bolsterlee *et al.*, 2015 ; Pai *et al.*, 2025). Cependant, il est pour le moment impossible d'utiliser ces techniques afin de mesurer la longueur des faisceaux lors d'une contraction musculaire (Franchi *et al.*, 2018). Également, la structure en trois dimensions des faisceaux musculaires semble peu impacter la longueur mesurée en deux dimensions. L'étude de Bolsterlee *et al.* (2015) a en effet montré peu de différence de longueur de faisceaux (*i.e.* inférieure à 3 mm) entre l'échographie en 2D et l'imagerie par tenseur de diffusion sur le GM. Ces résultats sont probablement en partie liés au fait que le GM est un muscle possédant une architecture dont l'évaluation par échographie 2D nécessite peu d'extrapolation (Franchi *et al.*, 2018).

En effet, comme nous l'avons brièvement abordé dans la revue de littérature, il est possible de recourir à l'extrapolation des faisceaux musculaires lorsque les faisceaux ne sont pas visibles dans leur entièreté sur l'image échographique (Cronin et Lichtwark, 2013). Le GM possédant des faisceaux courts, il est possible de mesurer leur longueur sans extrapolation. Au contraire, des muscles comme le VL ou le *biceps femoris* possèdent de longs faisceaux, difficiles à mesurer avec une sonde unique. Ainsi, beaucoup d'études procèdent à une extrapolation des faisceaux de ces muscles (Hauraix *et al.*, 2017 ; Quinlan *et al.*, 2021 ; Seynnes *et al.*, 2013 ; Van Hooren *et al.*, 2022). Cependant, cette extrapolation est susceptible de conduire à des erreurs d'estimation de la longueur des faisceaux, comme démontré par l'étude de Brennan *et al.* (2017). Cette dernière étude nous informe qu'il est préférable de mesurer le comportement de ces faisceaux à l'aide de deux sondes placées en série, permettant ainsi de doubler le champ de vision. Nous avons adopté cette stratégie dans les Études 2 et 3 pour les mesures réalisées sur le VL. Aussi, nous avons fait le choix de ne mesurer les faisceaux qu'à partir de l'image de la sonde distale, et d'extrapoler leur longueur sur l'image de la sonde proximale, car il semble difficile de suivre le même faisceau musculaire sur les deux images échographiques. Cette extrapolation est néanmoins plus précise que si nous n'utilisons qu'une seule sonde, car nous mesurons précisément les insertions superficielle et profonde du faisceau étudié (*i.e.* aponévrose) sur les deux images, comme

présenté dans l'étude de Werkhausen *et al.* (2022). Ainsi, nous sommes confiants que notre estimation de la longueur des faisceaux était proche de la réalité.

1.1.2. Modélisation de la longueur du système muscle-tendon

La mesure des variations de longueur de SMT du VL et du GM s'est longtemps basée sur les travaux de Visser *et al.* (1990), et de Grieve *et al.* (1978). Dans ces deux études, la longueur des SMT était déterminée sur des cadavres à différents angles articulaires de hanche et de genou pour les SMT du *quadriceps femoris* (Visser *et al.*, 1990), ou de genou et de cheville pour les SMT du *triceps surae* (Grieve *et al.*, 1978). Des équations de régression permettent alors d'estimer la longueur des SMT au cours du mouvement, en combinant des mesures anthropométriques au repos et la cinématique lors du mouvement. Ces deux modèles ont longtemps été utilisés de manière préférentielle dans la littérature afin de décrire le comportement des SMT de manière simple lors de différentes tâches (Hauraix *et al.*, 2015 ; Hauraix *et al.*, 2017 ; Kurokawa *et al.*, 2001 ; Kurokawa *et al.*, 2003 ; Robin, 2023).

Nous avons fait le choix dans ce travail de thèse d'utiliser le logiciel de modélisation musculosquelettique OpenSim (Delp *et al.*, 2007) afin de mesurer les longueurs des SMT du VL et du GM. Le modèle que nous avons utilisé est celui développé par Rajagopal *et al.* (2016), modifié ensuite par Lai *et al.* (2017), puis par Catelli *et al.* (2018) afin de permettre une modélisation cohérente des SMT dans des amplitudes de mouvement extrêmes, comme par exemple lors du squat. Ce modèle est basé sur des mesures cadavériques, couplées avec l'IRM afin de déterminer les insertions moyennes proximale et distale de chaque SMT, ainsi que leur ligne d'action (Rajagopal *et al.*, 2016). Cependant, ces modèles restent des modèles génériques, pouvant seulement être mis à l'échelle de chaque participant à l'aide des marqueurs de l'analyse du mouvement. Une récente étude du laboratoire a montré des différences de longueur de SMT de repos entre celles estimées par OpenSim, et celles mesurées par échographie 3D. Cela s'explique par i) des variations de points d'insertion proximal et distal et ii) par des lignes d'actions différentes des muscles entre les participants (Figure 78 - Guenanten *et al.*, 2024). Ainsi, les longueurs de SMT mesurées par OpenSim, et le modèle générique utilisé dans les études de cette thèse, ne reflètent peut-être pas totalement les longueurs réelles des SMT de chaque participant. Cette étude ne concerne que les muscles bi-articulaires comme le GM, il serait donc intéressant de prendre en compte ces résultats

pour de futures études afin d'améliorer l'estimation de la longueur des SMT lors de tâches comme le saut vertical, au cours duquel nous observons un comportement très particulier du SMT permettant le stockage-restitution d'énergie élastique.

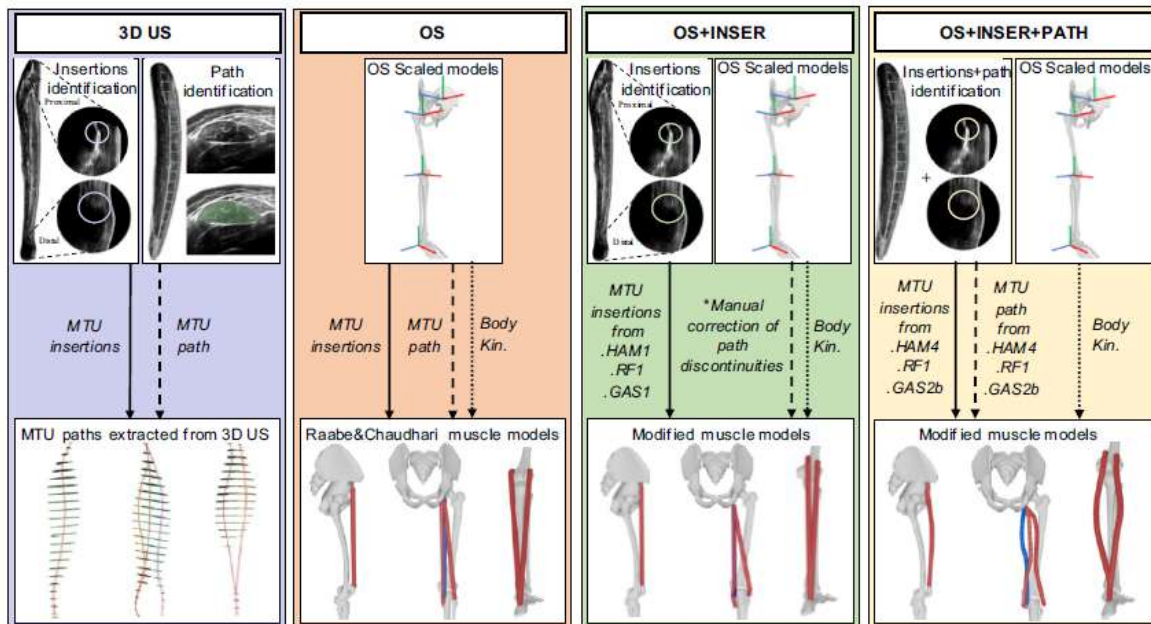


Figure 78 : Comparaison des longueurs de systèmes muscle-tendon mesurées avec l'échographie 3D (3D US), avec un modèle générique OpenSim (OS). Le modèle générique a ensuite été modifié selon les insertions proximale et distale mesurées à l'aide de l'échographie 3D (OS+INSER), puis par la ligne d'action du système muscle-tendon, également mesurée à l'aide de l'échographie 3D (OS+INSER+PATH). Figure tirée de Guenanten et al. (2024).

1.1.3. Estimation du comportement des structures tendineuses

Nous avons fait le choix de ne pas estimer la longueur des structures tendineuses à partir du modèle trigonométrique proposé par Fukunaga *et al.* (2001), calculant la longueur des structures tendineuses comme la différence entre la longueur de SMT et la longueur horizontale des faisceaux (*i.e.* produit de la longueur des faisceaux et du cosinus de l'angle de pennation). Cette approche, utilisée dans de nombreuses études (Albracht et Arampatzis, 2013 ; Fukushiro *et al.*, 2006 ; Hauraix *et al.*, 2017 ; Ishikawa *et al.*, 2007 ; Werkhausen *et al.* 2019), implique une organisation des aponévroses et des tendons en série. Or, une récente revue de littérature a démontré par le biais de données expérimentales que cette hypothèse ne se vérifie pas pour un muscle comme le GM (Herzog, 2019).

Il convient donc d'être prudent lors de l'utilisation de cette approche afin de diminuer le risque d'erreur d'estimation de la longueur des tissus tendineux. Dans le cadre de ces

travaux de thèse, nous avons donc fait le choix d'inférer de manière qualitative le comportement des tissus tendineux à partir du comportement du SMT et des faisceaux musculaires. Par exemple, lors du CMJ, un allongement du SMT du GM lors de la première partie de la phase de propulsion, qui n'est pas accompagné par un allongement des faisceaux musculaires, impliquerait une augmentation de la longueur des structures tendineuses, et donc potentiellement du tendon d'Achille. Cependant il est préférable d'évaluer directement la longueur du tendon d'Achille pour déterminer son comportement lors de tâches, ce que nous avons tenté de faire lors de l'Étude 1.

Cette évaluation consiste à mesurer le déplacement de la JMT à l'aide de l'échographie pour obtenir l'insertion proximale du tendon, et de combiner ces mesures à l'analyse du mouvement afin de déterminer la position de son insertion distale (Oda *et al.*, 2016). Cette approche est intéressante car elle permet, avec la mesure du comportement des faisceaux, d'évaluer l'ensemble des éléments du SMT et donc de mieux appréhender les interactions muscle-tendon lors d'une tâche (Cenni *et al.*, 2024 ; Oda *et al.*, 2016 ; Werkhausen *et al.*, 2019). Cependant, le traitement de l'ensemble de ces données prend beaucoup de temps, et nous avons finalement fait le choix de nous focaliser uniquement sur le comportement des faisceaux musculaires lors de l'Étude 1. Également, même si très intéressante, cette méthodologie semble difficile à mettre en place sur d'autres articulations que la cheville, comme par exemple le genou.

1.2. Mesure des relations moment-angle et moment-longueur

Les relations moment-longueur et moment-angle ont été mesurées dans toutes les études de cette thèse. Concernant la relation moment-longueur, il apparaît que des limites autres que la mesure de la longueur des faisceaux musculaires influencent notre interprétation de ces relations.

1.2.1. Somme des forces au sein d'un groupe musculaire

Dans ces travaux de thèse, nous avons fait le choix de présenter les capacités de production de force des participants sous la forme du moment de force net de flexion plantaire ou d'extension du genou, mesuré par l'ergomètre. D'autres études ont employé

différentes méthodes afin de calculer la force appliquée au tendon (Bohm *et al.*, 2018 ; Nikolaidou *et al.*, 2017) voire la force d'un muscle d'intérêt (Hager *et al.*, 2020 ; Kubo *et al.*, 2017). Dans ces dernières, le moment de force est divisé par le bras de levier afin d'obtenir la force du groupe musculaire, puis peut être divisé une nouvelle fois par le volume relatif du muscle étudié par rapport au volume total du groupe musculaire afin d'obtenir la force du muscle étudié (Hager *et al.*, 2020 ; Hauraix *et al.*, 2015 ; Hauraix *et al.*, 2017 ; Kubo *et al.*, 2017). Cependant, ces calculs sont imprécis car ils mobilisent des valeurs de bras de levier ainsi que des volumes relatifs moyens mesurés dans d'autres études. Or, ces deux paramètres sont dépendants de chaque individu (Seynnes *et al.*, 2015 ; Crouzier *et al.*, 2018), et un volume musculaire important n'implique pas forcément une contribution plus importante du muscle dans la production de force totale (Crouzier *et al.*, 2018). Également, certaines études prennent en compte la force produite par les muscles antagonistes. En effet, les muscles antagonistes participent au moment de force total mesuré (estimé entre 10% et 30% - Seynnes *et al.*, 2015), et leur moment de force est généralement soustrait au moment de force total à partir de leur niveau d'activité EMG, ce qui implique une relation linéaire entre la force et l'activation musculaire, et donc de possibles erreurs d'estimation de la force produite par ces derniers (Seynnes *et al.*, 2015). En prenant en compte tous ces éléments, nous avons fait le choix de n'utiliser que le moment de force produit par les fléchisseurs plantaires ou les extenseurs de genou.

Toutefois, ce moment de force total au niveau de l'articulation représente la somme des moments de force produits par chaque muscle, dont le moment de force maximal ne survient probablement pas aux mêmes longueurs ou aux mêmes angles articulaires (Herzog *et al.*, 1990). Dans cette dernière étude, les relations théoriques force-longueur et force-angle des extenseurs de genou et des fléchisseurs plantaires ont été déterminées à partir de cadavres, et montrent des différences d'angles optimaux très importantes entre les muscles d'un même groupe musculaire (Figure 79). Ainsi, se référer à la relation moment total-longueur pour évaluer la relation moment-longueur d'un des muscles étudiés dans ce manuscrit comporte des limites, mais il n'est pour le moment pas possible de déterminer *in vivo* le moment de force produit par un seul muscle sans prendre en compte ses agonistes et antagonistes.

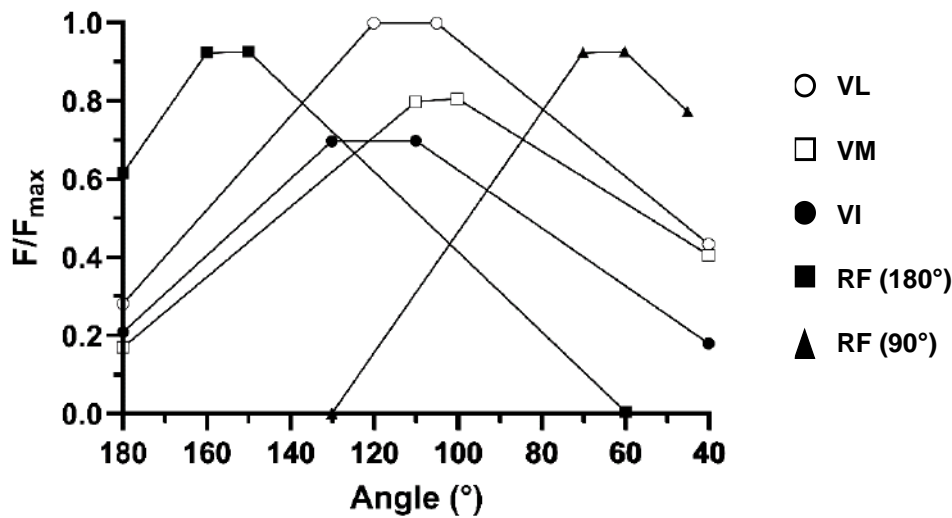


Figure 79 : Relations force-angle théoriques des différents muscles du quadriceps femoris. La force de chaque muscle est calculée relativement à la force maximale du vastus lateralis (VL). Pour le rectus femoris (RF), deux relations sont décrites, en lien avec l'angle de hanche (180° ou 90°). VM : vastus medialis, VI : vastus intermedius. Figure tirée de Herzog et al. (1990).

1.2.2. Effet du niveau d'activation musculaire

Lors de l'Étude 3, nous avons évalué la longueur opératoire des faisceaux musculaires du VL lors du SJ et du CMJ en se basant sur les périodes d'activité EMG du muscle, et leur relation moment-longueur. De même, nous avons mesuré les relations moment-angle et moment-longueur à différentes vitesses articulaires dans l'Étude 2, et suite à l'entraînement excentrique dans l'Étude 1. Dans l'ensemble des cas, il était demandé aux participants de réaliser des contractions maximales volontaires. Quelques études se sont intéressées à l'effet du niveau d'activation EMG sur la relation force-angle et force-longueur des *gastrocnemii* et du *soleus* (Bohm et al., 2024 ; Hessel et al., 2021), et ont montré un décalage vers la droite de ces deux relations lorsque le niveau d'activation diminuait. Concrètement, cela signifie que l'angle optimal était atteint à des angles de cheville plus en flexion dorsale, et la longueur optimale à des longueurs de faisceaux plus importantes. Il apparaît donc important que les participants donnent bien leur maximum à chaque contraction afin de limiter le risque d'erreur d'estimation de ces deux relations. Pour cela, certaines études procèdent à des mesures électriquement stimulées afin d'être sûr que l'activation musculaire est maximale (Mornas et al., 2024), ce que nous n'avons pas fait. De plus, nous avons dans notre cas

beaucoup de conditions de mesure, augmentant le risque de fatigue et de désengagement des participants. Il est d'ailleurs possible que certaines contractions isométriques dans l'Étude 1 aient été sous-maximales, ce qui expliquerait en partie pourquoi certains participants produisaient des niveaux de force inférieurs par rapport aux angles précédents et suivants. Nous avons tenté de limiter au maximum la fatigue lors des expérimentations en laissant un temps de repos minimal, qui pouvait être augmenté selon les besoins des participants, et également en encourageant fortement ces derniers lors des contractions. Aussi, nous contrôlions davantage les valeurs de moment de force maximal après l'Étude 1, afin de limiter le risque d'obtenir des niveaux de force non physiologiques par rapport aux autres conditions mesurées. Ainsi, il semble que les contractions aient été majoritairement maximales dans toutes les conditions mesurées.

Il est également important de prendre en compte le niveau d'activation musculaire lorsque nous comparons les longueurs opératoires des faisceaux lors de tâches sous-maximales, ce qui n'est pas le cas dans nos études. Cependant, dans l'Étude 3, le niveau d'activation musculaire du VL n'est pas maximal en moyenne en comparaison à des contractions isométriques ou isocinétiques (le signal EMG maximal de toutes les conditions de mesure confondues a été utilisé dans cette étude afin de normaliser l'activation EMG). Il est donc possible que nos conclusions soient légèrement modifiées. Toutefois, ces modifications sembleraient être minimales dans notre cas, la longueur optimale du VL étant très peu modifiée par le niveau d'activation (Figure 80 - Brito Fontana et Herzog, 2016).

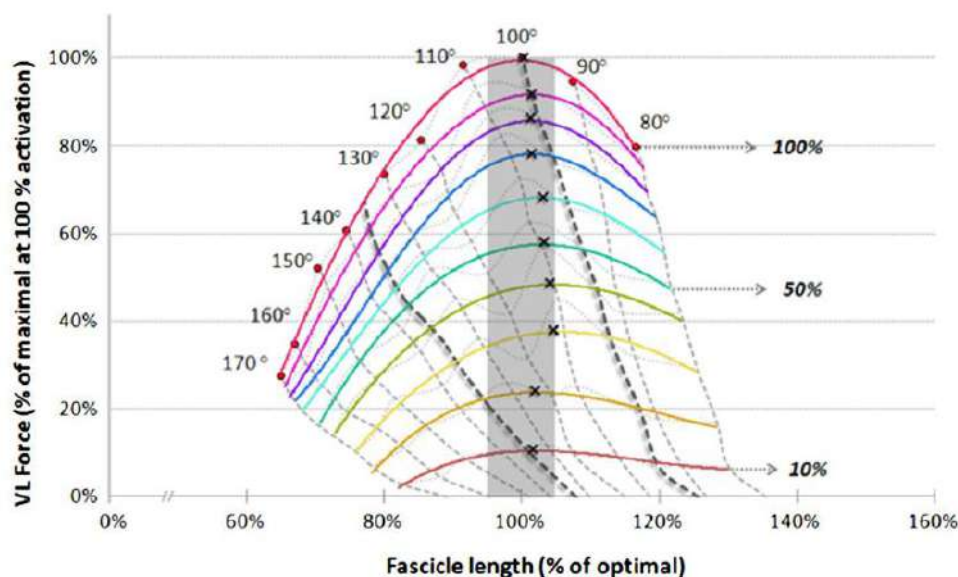


Figure 80 : Relation force-longueur du vastus lateralis selon différents niveaux d'activation musculaire (lignes colorées). Les croix représentent la longueur optimale mesurée en comparaison à celle évaluée lors de contractions maximales. Figure tirée de Brito Fontana et Herzog (2016).

Dans l'ensemble, les éléments évoqués dans cette partie ont probablement influencé les résultats que nous avons obtenus dans le cadre de cette thèse. Nous avons tenté de diminuer les risques d'erreur de mesure et d'estimation, en suivant les recommandations d'autres études et en prenant des précautions particulières au cours des conditions de mesure, mais ce travail n'est pas parfait. Il est donc important d'avoir en tête ces limites afin de prendre du recul sur nos discussions et conclusions.

2. Caractérisation des interactions muscle-tendon lors du heel drop

Afin de mieux comprendre les résultats obtenus lors de l'Étude 1, nous avons réalisé une analyse complémentaire au cours de laquelle deux participants n'ayant pas participé à l'Étude 1 réalisaient les exercices de heel drop sur la barre guidée et la presse inclinée, sur la même amplitude de mouvement que les deux groupes testés. Nous avons pour cela utilisé l'analyse du mouvement afin d'obtenir les angles articulaires ainsi que les longueurs de SMT, et l'échographie pour mesurer la longueur des faisceaux. Aussi, nous avons déterminé la relation moment-longueur de ces deux participants lors de contractions isométriques à cinq

angles de cheville différents, identiques à ceux utilisées lors des Études 1 (Annexe) et 3. Le troisième exercice réalisé par les participants de l'Étude 1 (*i.e.* flexion plantaire maximale excentrique sur ergomètre) n'a pas été analysé, car le comportement des faisceaux durant cette tâche a déjà été étudié auparavant, et montre un allongement plus important des faisceaux du GM sur les angles en flexion dorsale (Guilhem *et al.*, 2016).

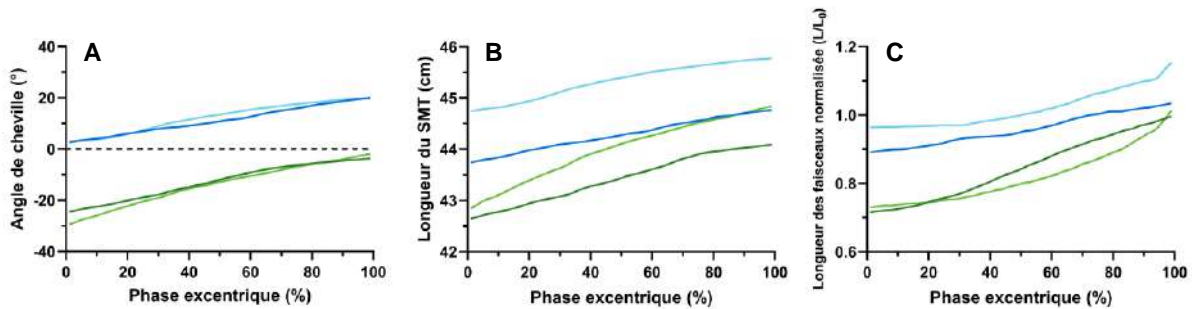


Figure 81 : Variations de l'angle de la cheville (A), de la longueur du système muscle-tendon (B), et de la longueur normalisée des faisceaux du gastrocnemius medialis (C) au cours des exercices proposés lors de l'entraînement chronique de l'Étude 1. Deux exercices étaient réalisés, un heel drop sur barre guidée (couleurs claires) ou sur presse inclinée (couleurs foncées). Les participants appartenaient soit au groupe courte longueur (vert) ou au groupe grande longueur (bleu). Pour l'angle de cheville, les valeurs positives indiquent des angles de flexion dorsale, et les valeurs négatives des angles de flexion plantaire.

Les résultats de cette expérimentation, présentés dans la Figure 81, indiquent que l'amplitude articulaire est bien différente entre les deux conditions de longueur testées. Aussi, les deux exercices (*i.e.* presse inclinée et barre guidée) ont une amplitude articulaire similaire, mais l'angle de cheville lors des exercices réalisés à grande longueur n'atteint que 20° sur les 30° de flexion dorsale attendus (Figure 81A). Nous pouvons voir que le SMT ne se comporte pas de la même manière entre les différentes conditions mesurées (Figure 81B). En effet, la longueur du SMT, ainsi que son allongement, sont inférieurs dans l'exercice sur presse inclinée par rapport à celui sur barre guidée. Également, nous pouvons remarquer que la longueur relative des faisceaux du GM à l'initiation du mouvement est plus faible lorsque l'exercice est réalisé à courte longueur par rapport à la condition grande longueur. Cependant, la variation de longueur est plus importante dans la condition courte longueur (+0,28 L₀ pour l'exercice à courte longueur, et +0,17 L₀ pour l'exercice à grande longueur, en moyenne), ce qui induit une faible différence de longueur finale des faisceaux entre les deux conditions de longueur, pouvant donc expliquer la faible augmentation de longueur observée dans le groupe « grande longueur ». Ces résultats sont probablement liés à la différence d'amplitude de l'articulation de la cheville au cours des exercices. De plus, pour la condition

grande longueur, nous pouvons observer des différences de longueur initiale des faisceaux musculaires, la longueur lors de l'exercice sur presse inclinée étant plus courte que celle sur barre guidée. Ces différences entre presse inclinée et barre guidée sur la longueur du SMT et des faisceaux peuvent s'expliquer par un angle de genou plus important sur la presse inclinée dans cette condition (*i.e.* 8° en moyenne sur l'exercice de barre guidée contre 16° en moyenne pour l'exercice sur presse inclinée), autorisée sur cet exercice afin de limiter le risque éventuel d'hyperextension du genou, mais qui modifie cependant la longueur du SMT ainsi que la longueur des faisceaux, et diminue leur allongement (Wakahara *et al.*, 2009). Enfin, nous pouvons voir un comportement quasi-isométrique des faisceaux au début des exercices réalisés à courte longueur, tandis que le SMT s'allonge. Il est donc probable que le tendon d'Achille joue un rôle d'amortisseur afin de limiter l'allongement des faisceaux dans ces conditions, comme démontré par Guilhem *et al.* (2016) lors d'une contraction mono-segmentaire sur ergomètre ou lors d'atterrissages (Hollville *et al.*, 2018). À grande longueur, ce phénomène est probablement réduit car le tendon d'Achille est plus étiré, augmentant donc sa raideur et limitant sa capacité à amortir l'allongement des faisceaux (Guilhem *et al.*, 2016).

Lorsque nous nous attachons aux longueurs opératoires des faisceaux au regard de la relation moment-longueur (Figure 82), nous pouvons voir que ces derniers opèrent principalement sur la pente ascendante de la relation dans les conditions à courte longueur, validant notre objectif initial d'une plus petite longueur des faisceaux pour cette condition. Cependant, les résultats sont plus contrastés pour la condition grande longueur. En effet, nous pouvons voir que, dans cette condition, les faisceaux agissent principalement sur le plateau de la relation ML, à des longueurs peu éloignées de la condition courte longueur, en particulier pour l'exercice sur presse inclinée. Ces nouvelles informations apportent donc des éléments intéressants pouvant expliquer en partie les faibles augmentations de longueur de faisceaux que nous avons observées dans l'Étude 1, ainsi que sur l'absence de décalage de la longueur optimale des faisceaux pour le groupe s'étant entraîné à grande longueur. Cependant, ces éléments ne permettent pas d'expliquer en totalité nos résultats, car 14 séances (*i.e.* 10 séances sur barre guidée et 4 séances sur ergomètre) sur les 24 réalisées par les participants étaient sur des exercices induisant un réel changement de longueur des faisceaux pour le groupe grande longueur. Il semblerait donc qu'un entraînement réalisé uniquement sur barre guidée et ergomètre soit plus favorable pour induire un allongement

important des faisceaux au cours des exercices, et donc potentiellement une augmentation plus importante de la longueur des faisceaux suite à l'entraînement.

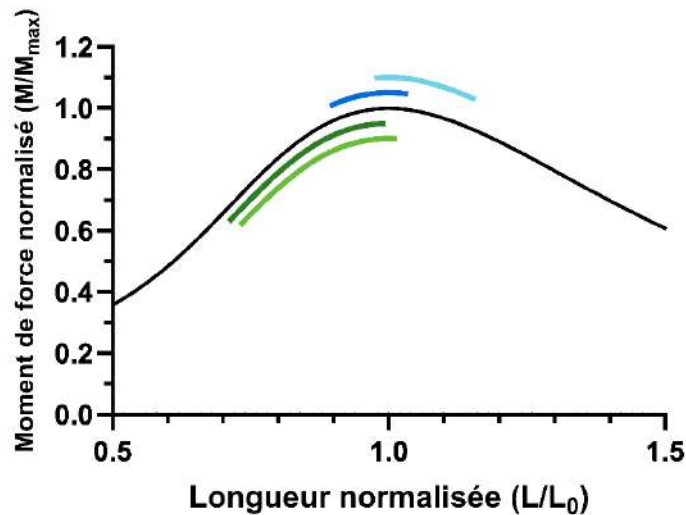


Figure 82 : Longueurs opératoires des faisceaux musculaires du gastrocnemius medialis lors des exercices réalisés au cours de l'entraînement chronique de l'Étude 1 (lignes colorées), au regard de la relation moment-longueur normalisée des deux participants testés (noir). Deux exercices étaient réalisés, un heel drop sur barre guidée (couleurs claires) ou sur presse inclinée (couleurs foncées). Les participants appartenaient soit au groupe courte longueur (vert) ou au groupe grande longueur (bleu).

3. Apports scientifiques

Dans cette partie, nous allons discuter plus globalement des résultats obtenus dans les différentes études. Nous tenterons de lier ces derniers entre les études afin de tirer les grandes conclusions de ce travail de thèse. Cette discussion s'articulera autour de trois sous-parties : i) évaluation des relations moment-angle et moment-longueur, ii) différences entre le GM et le VL, et iii) facteurs de performance en saut vertical.

3.1. Évaluation des relations moment-angle et moment-longueur

Les relations MA et ML sont classiquement liées dans la littérature, la relation MA reflétant en grande partie la relation ML (Brughelli et Cronin, 2007). Ainsi, certaines études évaluent les effets d'un protocole d'entraînement sur l'architecture musculaire en se basant sur l'évolution de la relation MA (Blazevich *et al.*, 2009 ; Clark *et al.*, 2005 ; Quinlan *et al.*, 2021).

L'Étude 2 nous a permis de voir qu'il peut exister une dissociation entre la relation MA et la relation ML. En effet, lors de cette étude, nous avons montré que l'angle optimal des extenseurs de genou était décalé vers des angles davantage en extension avec l'augmentation de la vitesse articulaire, quand la longueur optimale du VL, elle, restait inchangée. De même, lors d'une contraction isocinétique à $300^{\circ} \cdot s^{-1}$ avec ou sans pré-activation, nous avons mis en lumière un décalage de la longueur optimale suite à une pré-activation isométrique ou excentrique, tandis que l'angle optimal n'était pas modifié. Ces résultats montrent une forte influence des interactions muscle-tendon dans la production de moment de force maximal et soulignent que les associations classiquement réalisées dans la littérature entre les relations MA et ML sont peut-être biaisées. Initialement nous souhaitions également analyser cette association entre la relation MA et ML dans l'Étude 1, en observant l'effet d'un entraînement excentrique à grande longueur, susceptible de modifier la longueur des faisceaux musculaires du GM. Malheureusement, comme expliqué dans la partie Annexe de l'Étude 1, nous n'avons pas pu valider nos hypothèses, du fait d'une augmentation de longueur de faisceaux inférieure à nos attentes ainsi qu'à des limites méthodologiques pour reconstruire les relations MA et ML. Néanmoins, même si les relations MA et ML doivent être relativisées du fait des limitations méthodologiques évoquées à la fin de l'Étude 1, nos résultats tendent à confirmer un découplage entre l'angle optimal et la longueur optimale. En effet, nous n'observons pas de différence entre les groupes grande longueur et courte longueur sur la longueur optimale après entraînement (*i.e.* diminution de 6% de la longueur optimale pour les deux groupes), mais il semble que l'angle optimal se décale vers une flexion plantaire plus importante pour le groupe courte longueur (*i.e.* diminution de 10% de l'angle optimal) par rapport au groupe grande longueur (*i.e.* diminution de 6% de l'angle optimal).

Afin de répondre à la question de l'effet de la vitesse de mouvement sur les relations MA et ML, nous avons réalisé dans l'Étude 2 des relations ML discrètes en deux dimensions à chaque vitesse testée, et montré que ces relations étaient correctement modélisables entre 0 et $300^{\circ} \cdot s^{-1}$. Nous avons réalisé ces modélisations à des zones sur lesquelles la vitesse articulaire ou des faisceaux était constante. Pour aller plus loin dans cette analyse, nous pouvons également tenter d'ajouter la composante moment-vitesse à la modélisation de la relation ML, afin de modéliser les relations moment-vitesse articulaire-angle et moment-vitesse des faisceaux-longueur, et de nous permettre de prendre en compte tous les aspects pouvant jouer sur la capacité de production de force des extenseurs de genou. Pour réaliser cette

analyse complémentaire, nous avons utilisé une équation de modélisation de la relation moment-vitesse (Eq. 12) utilisée dans les études de Brennan *et al.* (2018), ou encore Werkhausen *et al.*, (2022 ; 2023). Considérant l'impossibilité de modéliser les relations ML à des vitesses supérieures à $300^{\circ}.s^{-1}$, nous avons dû contraindre les vitesses maximales articulaires et fasciculaires à celles déterminées par Hauraix *et al.* (2017), soit $1000^{\circ}.s^{-1}$ et $47,4 \text{ cm}.s^{-1}$, respectivement.

$$M = M_{max} \times \frac{\left(1 - \frac{V}{V_{max}}\right)}{1 + G \times \frac{V}{V_{max}}} \quad \text{Eq. 12}$$

Où M représente le moment de force, M_{max} le moment de force maximal théorique (*i.e.* à vitesse nulle), V la vitesse de l'articulation ou des faisceaux, V_{max} la vitesse maximale théorique de l'articulation ou des faisceaux, et G la courbure de la relation (comprise entre 3 et 9 - Brennan *et al.*, 2018).

À partir de cette équation et de celle utilisée pour modéliser les relations ML (Eq. 6), nous pouvons utiliser l'Eq. 13 afin de construire les relations 3D moment-vitesse articulaire-angle et moment-vitesse des faisceaux-longueur (Werkhausen *et al.*, 2022).

$$M = M_{max} \times \frac{\left(1 - \frac{V}{V_{max}}\right)}{1 + G \times \frac{V}{V_{max}}} \times e^{\frac{-\left|\left(\frac{L}{L_0}\right)^b - 1\right|^2}{s}} \quad \text{Eq. 13}$$

Ces deux relations 3D moyennes pour l'ensemble des participants sont représentées dans la Figure 83.

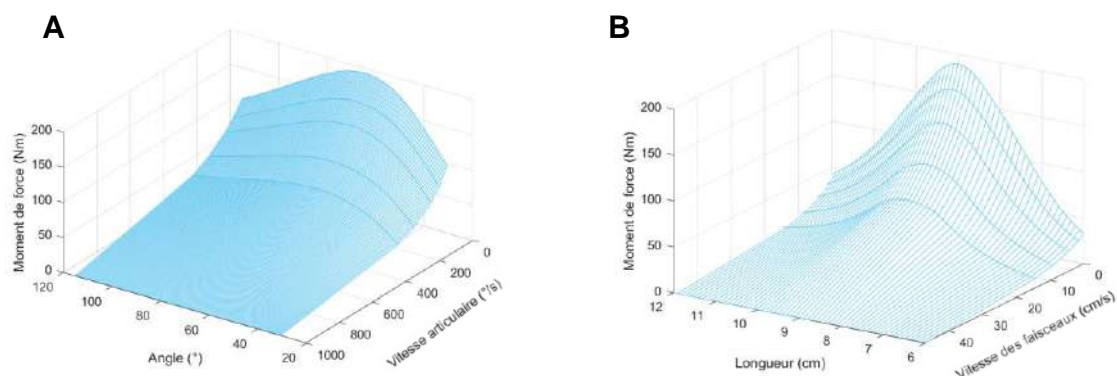


Figure 83 : Modélisation des relations moyennes moment de force-angle-vitesse articulaire des extenseurs du genou (A), et moment de force-longueur-vitesse des faisceaux du vastus lateralis (B) mesurées lors de l'Étude 2, à partir des données expérimentales des contractions isométriques et isocinétiques à $50^{\circ} \cdot s^{-1}$, $100^{\circ} \cdot s^{-1}$, $200^{\circ} \cdot s^{-1}$ et $300^{\circ} \cdot s^{-1}$.

Pour aller plus loin, nous avons également décidé d'analyser l'effet de la pré-activation sur les relations MA et ML. La grande majorité des mouvements que nous réalisons tous les jours n'est en effet pas uniquement concentrique, mais est précédée de contractions excentriques du VL, comme lors du saut ou de la course (Bohm *et al.*, 2018 ; Hollville *et al.*, 2020 ; Nikolaidou *et al.*, 2017). Également, certaines études préconisent la réalisation d'une pré-activation isométrique avant de réaliser une contraction isocinétique, afin d'avoir une activité musculaire plus importante lors de cette dernière (Brito Fontana *et al.*, 2014 ; Finni *et al.*, 2003 ; Pain *et al.*, 2013). Nous avons montré au cours de l'Étude 2 un décalage de la relation ML vers des longueurs de faisceaux plus importantes lorsque les participants réalisaient une pré-activation isométrique, ou excentrique à $200^{\circ} \cdot s^{-1}$, suivie d'une contraction isocinétique à $300^{\circ} \cdot s^{-1}$. Ces deux vitesses étaient choisies selon les vitesses articulaires moyennes du genou lors du SJ et du CMJ. Lors de l'Étude 3, nous avons montré que l'utilisation de la relation ML dans ces conditions particulières semblait pertinente, le groupe d'experts ayant des faisceaux davantage sur le plateau de la relation dans cette condition, en comparaison avec les non-experts. De prochaines études sont cependant nécessaires pour confirmer ces hypothèses. Également, il pourrait être intéressant d'analyser le comportement des faisceaux lors de pré-activations sous-maximales. En effet, nous avons comparé la longueur opératoire des faisceaux à la relation ML avec pré-activation maximale isométrique pour le squat, or la position fléchie adoptée avant la propulsion dans ce saut n'est jamais maximale.

Un des résultats les plus originaux et les moins attendus de l'Étude 2 était qu'une pré-activation maximale isométrique induisait une diminution de la capacité de production de force des extenseurs de genou en comparaison à la pré-activation excentrique ou à l'absence de pré-activation. Nous avons expliqué ce résultat par l'apparition du phénomène de *residual force depression* lors de la contraction isométrique. Il est en effet possible d'observer un raccourcissement des faisceaux musculaires au début d'une contraction isométrique, dû aux interactions muscle-tendon (Ito *et al.*, 1998). Le raccourcissement des sarcomères induirait alors une liaison entre l'actine et la titine à une courte longueur du sarcomère, ce qui limiterait la possibilité de création de ponts actine-myosine lors de la contraction concentrique suivante. Peu d'études à ce jour se sont intéressées à l'apparition de ce phénomène lors de contractions isométriques (Goecking *et al.*, 2024 ; Holt & Williams, 2018), ainsi qu'à leur implication sur des contractions mono- ou plurisegmentaires subséquentes. Dans le cadre de notre Étude 3 par exemple, il est possible que la diminution de performance en SJ par rapport au CMJ soit en partie liée à l'apparition du rFD lors de la phase isométrique précédant la propulsion. En effet, le phénomène de rFD a été détecté suite à des contractions maximales et sous-maximales (Chen *et al.*, 2019). Il est donc possible que la capacité de production de force du VL soit diminuée lors de la propulsion en SJ, diminuant ainsi la hauteur de saut en comparaison avec un CMJ, dans lequel les faisceaux du VL bénéficieraient du *residual force enhancement* en lien avec leur comportement excentrique lors de la phase de maintien+freinage. Cependant, aucune étude, à notre connaissance, n'a pour le moment investigué la possible apparition de ces phénomènes, ni leur contribution dans la performance plurisegmentaire (Hahn, 2023).

3.2. Différences entre le gastrocnemius medialis et le vastus lateralis

Au cours de ce travail de thèse, nous avons évalué les interactions muscle-tendon lors de tâches mono- et plurisegmentaires sur deux SMT différentes : le GM (Études 1 et 3) et le VL (Études 2 et 3). Comme nous avons pu le voir dans la revue de littérature, ces deux SMT possèdent des architectures et des propriétés mécaniques différentes, ainsi que des positions spécifiques dans la chaîne proximo-distale (Biewener *et al.*, 2016). En accord avec nos hypothèses, les résultats obtenus lors des différentes études de cette thèse indiquent que ces éléments influencent également les interactions muscle-tendon.

3.2.1. Effet de l'entraînement sur l'allongement des faisceaux musculaires

Lors de l'Étude 1, nous avons tenté d'induire un allongement des faisceaux musculaires du GM en proposant un entraînement excentrique, et avons montré une augmentation de la longueur passive des faisceaux de 8,5% pour le groupe grande longueur, atteinte pour des angles articulaires entre 40° et 37° de flexion plantaire. Ces résultats étaient largement inférieurs à nos attentes, puisqu'aucune différence significative de longueur n'était observée à 0° (*i.e.* angle neutre de cheville), contrairement aux études de Duclay *et al.* (2009) et de Geremia *et al.* (2019), ayant respectivement montré des augmentations de longueur de faisceaux de 6,8% et de 13,2% à cet angle. Plus généralement, nos résultats étaient très inférieurs à ceux observés dans la littérature suite à des entraînements comportant une part excentrique réalisés sur le VL (*i.e.* entre 7% et 29% - Franchi *et al.*, 2014 ; McMahon *et al.*, 2014a ; McMahon *et al.*, 2014b ; Quinlan *et al.*, 2021 ; Seynnes *et al.*, 2007 ; Walker *et al.*, 2020) ou sur le *biceps femoris* longue portion (*i.e.* entre 7% et 33% - Andrews *et al.*, 2024 ; Guex *et al.*, 2016 ; Marušič *et al.*, 2020 ; Potier *et al.*, 2009).

De même, plusieurs études ont observé des allongements de faisceaux musculaires sur le VL suite à des entraînements concentriques (Blazevich *et al.*, 2007), traditionnels à courte longueur (McMahon *et al.*, 2014a ; McMahon *et al.*, 2014b), ou encore isométriques à courte longueur (Noorkõiv *et al.*, 2014). Cependant, il est possible que ces augmentations de longueur des faisceaux ne soient pas liées à une augmentation du nombre de sarcomères en série. En effet, deux hypothèses permettraient d'expliquer l'allongement des faisceaux musculaires : i) une augmentation du nombre de sarcomères en série, ou ii) une augmentation de la longueur des sarcomères (Blazevich *et al.*, 2025). L'étude de Pincheira *et al.* (2022) a observé une augmentation de la longueur des faisceaux du *biceps femoris* longue portion suite à un entraînement excentrique, mais qui n'était cependant pas accompagnée d'une augmentation du nombre de sarcomères en série, mesuré par microendoscopie. Il est donc possible que les études citées précédemment soient dans le même cas, ces études ayant mesuré la longueur des faisceaux après la *slack length* du VL (Xu *et al.*, 2018). Dans notre cas cependant, nous pouvons affirmer que l'augmentation de la longueur des faisceaux suite à l'entraînement excentrique était liée à une augmentation du nombre de sarcomères en série, les différences de longueurs étant observées avant la *slack length* (Bizet *et al.*, 2025).

Dans l'ensemble, il apparaît tout de même que les faisceaux du VL soient beaucoup plus sensibles à l'entraînement que ceux du GM, et il est possible que ce phénomène repose sur les interactions muscle-tendon. En effet, lors d'une contraction excentrique, le tendon d'Achille agit comme un amortisseur afin de limiter l'allongement trop important des faisceaux et de diminuer les dommages musculaires (Guilhem *et al.*, 2016). Ce phénomène est lié à la compliance du tendon d'Achille (Guilhem *et al.*, 2016), il est donc probable qu'un tendon plus raide, comme le tendon patellaire, ne permette pas de protéger de la même manière les faisceaux du VL, conduisant ainsi à un allongement plus important de ces derniers au cours de l'exercice. Nous avons vu dans la revue de littérature que l'augmentation du nombre de sarcomères en série suite à l'entraînement était grandement liée à l'amplitude de la déformation de ces derniers lors des exercices réalisés dans l'intervention (Blazevich *et al.*, 2025), il apparaît donc logique que les faisceaux du VL soient plus sensibles à l'entraînement. Les faisceaux du GM, quant à eux seraient beaucoup plus difficiles à déformer lors de la contraction excentrique, ce qui explique en partie les plus faibles augmentations de longueur observées suite à un entraînement.

3.2.2. Effet de la pré-activation sur les interactions muscle-tendon

L'Étude 2 de ce travail de thèse présente l'effet de la pré-activation isométrique ou excentrique sur l'angle optimal et la longueur optimale des faisceaux du VL lors d'une contraction concentrique isocinétique à $300^{\circ} \cdot s^{-1}$. Nos résultats montrent que la pré-activation induit un raccourcissement des faisceaux avant le début de la contraction concentrique, provoquant un allongement des structures tendineuses. Ce raccourcissement initial des faisceaux entraîne une diminution de leur vitesse de raccourcissement au début de la contraction, surtout à grande vitesse (*i.e.* $300^{\circ} \cdot s^{-1}$). Ces résultats sont en accord avec d'autres travaux réalisés sur le GM, mais dans lesquels la diminution de vitesse de raccourcissement des faisceaux semble perdurer tout au long de la contraction (Beumatin *et al.*, 2018 ; Holzer *et al.*, 2023). La différence de vitesse des faisceaux entre le VL et le GM lors d'une contraction avec pré-activation pourrait être liée à la compliance de leur tendon respectif. En effet, Holzer *et al.* (2023) ont montré, par simulation, un effet de la compliance du tendon sur la relation force-vitesse avec pré-activation. Un tendon souple permet de réduire la vitesse des faisceaux et ainsi de leur permettre de produire davantage de force tandis qu'un tendon très raide ne modifie pas le comportement des faisceaux et leur capacité de production de force.

Cependant, il est également possible que les résultats avancés par Holzer *et al.* (2023), soient liés à l'amplitude de mouvement réalisée par l'articulation de la cheville. En effet, dans l'Étude 2 de ce manuscrit de thèse, nous avons réalisé des contractions sur un plage angulaire de 100° environ, tandis que l'étude de Holzer *et al.* (2023) s'est focalisée sur une amplitude de 30°. Aussi, il est possible que la diminution de la capacité de production de force maximale concentrique observée dans notre étude suite à une pré-activation isométrique soit moins visible lors d'une flexion plantaire. En effet, les faisceaux se raccourcissent à une vitesse moins importante, ce qui est avantageux pour produire de la force. Également, le raccourcissement des faisceaux lors de la pré-activation induit un stockage d'énergie élastique dans les structures tendineuse étirées, et la libération de cette énergie pourrait augmenter la force totale produite par les fléchisseurs plantaires lors de la contraction concentrique. Ces deux éléments pourraient compenser le phénomène de *residual force depression* et ainsi permettre une production de force plus importante lors d'une contraction précédée d'une pré-activation isométrique, en comparaison avec une contraction sans pré-activation. Cette hypothèse peut être en partie confortée par l'étude de Goecking *et al.* (2023) montrant un travail plus important sur l'articulation de la cheville lors d'une contraction isocinétique précédée d'une pré-activation isométrique, en comparaison à une contraction isocinétique sans pré-activation. Considérant une amplitude de mouvement similaire, ces résultats impliquent une production de force moyenne plus importante au cours de la contraction isocinétique avec pré-activation isométrique. Cependant, cette dernière étude ne s'intéressait pas à la relation moment-longueur et à la production de force pendant la contraction. De prochaines études pourraient donc tenter d'analyser l'effet de la pré-activation sur la relation ML du GM.

Les différences architecturales et les propriétés mécaniques musculaires et tendineuses entre le GM et le VL peuvent influencer les interactions muscle-tendon spécifiques à ces deux muscles lors du saut vertical. En effet, nous avons pu confirmer dans l'Étude 3 que les faisceaux du GM agissent principalement de manière concentrique lors du SJ et du CMJ (Farris *et al.*, 2016 ; Hauraix, 2015 ; Hollville *et al.*, 2020 ; Jo et Lee, 2023 ; Kurokawa *et al.*, 2001 ; Kurokawa *et al.*, 2003), tandis que les faisceaux du VL agissent en concentrique sur le SJ (Hauraix, 2015 ; Nikolaidou *et al.*, 2017) et en excentrique puis concentrique sur le CMJ (Hollville *et al.*, 2020 ; Nikolaidou *et al.*, 2017). Ces différences d'interactions muscle-tendon vont être liées à la capacité des SMT à produire des niveaux de puissance importants, qui

peuvent influencer la performance en saut vertical, comme nous allons le voir dans la prochaine partie.

3.3. Facteurs de performance en saut vertical

L'un des grands objectifs de ce travail de thèse était de voir si des modifications ou des différences de propriétés mécaniques musculaires et/ou tendineuses induisaient des modifications des interactions muscle-tendon, voire une amélioration de la performance sportive. Cette dernière étape n'est pas simple à réaliser, et l'Étude 1 n'aboutit pas à ce niveau d'adaptations. En effet, l'entraînement excentrique a induit un allongement des faisceaux du GM, couplé avec une augmentation du moment de force et de la raideur du tendon d'Achille, mais n'a montré aucun changement sur la performance lors du *hopping* et du CMJ. Ces résultats, s'ils n'étaient que peu surprenants sur CMJ, l'étaient davantage pour le *hopping* car il s'agit d'un saut avec une très forte contribution de l'articulation de la cheville à la puissance totale produite (Farris et Sawicki, 2012), et qui semble fortement influencé par la raideur tendineuse (Hirayama *et al.*, 2017).

L'étude d'Hirayama *et al.* (2017) a montré une amélioration de la performance en *hopping* suite à un entraînement ayant induit une forte augmentation de la raideur tendineuse, mais pas d'augmentation de la force maximale isométrique des fléchisseurs plantaires. L'étude de Kubo *et al.* (2021) a montré des résultats différents, la hauteur de *hopping* étant augmentée sans modification de la raideur tendineuse et avec une augmentation de la force maximale. Il semble donc que les facteurs de performance dans ce saut ne soient pas uniquement liés à la force maximale isométrique et à la raideur du tendon d'Achille, mais aussi à une modification de la coordination motrice lors du saut, induisant une modification des interactions muscle-tendon. En effet, les études d'Hirayama *et al.* (2017) et de Kubo *et al.* (2021) ont réalisé leurs entraînements sous la forme de répétitions de *hopping*, induisant une augmentation de l'activité musculaire lors de la phase excentrique du saut, et par conséquent une modification du comportement des faisceaux. Ces derniers se raccourcissaient lors de la phase excentrique (Hirayama *et al.*, 2017 ; Kubo *et al.*, 2021), permettant un stockage d'énergie plus important dans les structures tendineuses. Dans l'Étude 1, nous n'avons pas entraîné les participants sur une tâche mobilisant la coordination spécifique de *hopping*, ce qui peut

expliquer l'absence de changement du comportement des faisceaux du GM lors de la phase excentrique du saut.

Les résultats de l'Étude 1 n'ont montré aucune augmentation de la hauteur de saut en CMJ suite à l'entraînement, confirmant ainsi notre hypothèse qu'une augmentation de la longueur des faisceaux, du moment de force maximal et de la raideur tendineuse, ne modifiait pas les interactions muscle-tendon lors de ce saut. Dans l'Étude 3, nous avons une absence de corrélation entre la hauteur de saut en CMJ, la longueur des faisceaux, et la raideur tendineuse. Cependant, ce résultat était probablement lié à un trop faible échantillon. En effet, en prenant en compte les résultats des Études 1 et 3 ($n = 41$), nous parvenons à trouver une corrélation significative, quoique faible, entre la hauteur de saut en CMJ et la raideur du tendon d'Achille (Figure 84A). Également, cette analyse plus globale nous permet de confirmer le lien entre le moment de force maximal des fléchisseurs plantaires et la performance en CMJ (Figure 84B). En revanche, aucune corrélation significative n'a été obtenue pour la longueur optimale (Figure 84C). Ces éléments nous permettent de voir un lien entre la capacité de production de force des fléchisseurs plantaires, la raideur tendineuse et la performance en CMJ, suggérant ainsi que les interactions muscle-tendon, via l'effet catapulte, peuvent jouer un rôle dans la performance.

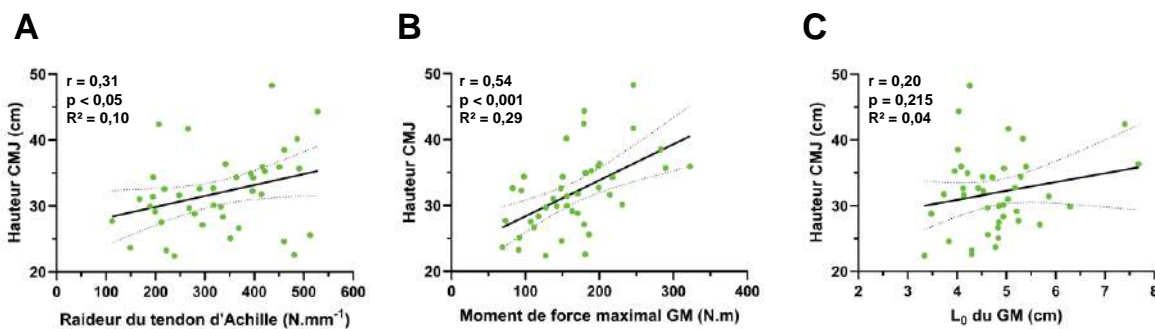


Figure 84 : Corrélations entre la hauteur de saut en contremouvement jump et la raideur du tendon d'Achille (A), le moment de force maximal des fléchisseurs plantaires (B), et la longueur optimale des faisceaux du gastrocnemius medialis (C). Les données sont issues des Études 1 ($n=27$) et 3 ($n=14$).

Aussi, nous avons expliqué notre absence de changement de performance en saut vertical lors de l'Étude 1 par la plus faible contribution de la cheville à la production de puissance totale (Williams *et al.*, 2018). Cependant, les résultats de l'Étude 3 ont montré un

lien entre la hauteur de saut en CMJ et les interactions muscle-tendon du GM. Le même résultat était observé pour le SJ. Il semblerait donc que l'articulation de la cheville joue bien un rôle important dans la performance en saut vertical, probablement en lien avec la transmission d'énergie produite par les muscles proximaux via les *gastrocnemii* (Ingen Schenau, 1987), et, comme nous venons de le voir, probablement par le biais de l'effet catapulte, permettant d'accélérer l'articulation de la cheville et le centre de gravité à la fin de la propulsion.

Les muscles proximaux participent également grandement à la performance en saut vertical. Pour le SJ, nous avons montré des corrélations entre la hauteur de saut et l'angle de hanche et de genou au début de la propulsion. Concernant l'articulation du genou, nous avons relevé un lien entre la hauteur de saut en CMJ et certaines variables du VL, comme par exemple avec la raideur tendineuse, l'angle de genou au début de la phase de propulsion, ou encore avec l'allongement des faisceaux lors des phases de décharge et de maintien+freinage (*i.e.* yielding+braking), révélant ainsi une forte influence des interactions muscle-tendon du VL permettant de produire un travail plus important par l'articulation du genou et donc une amélioration de la performance. L'allongement des faisceaux lors de la phase de maintien+freinage serait lié à une plus grande flexion de genou permettant de placer les faisceaux à des longueurs plus optimales afin de produire de la force. Au-delà de l'influence des propriétés musculaires et tendineuses isolées, la performance en saut vertical semble dépendre fortement de la coordination lors du mouvement. En effet, cette dernière permet une modification des faisceaux plus adaptée (*i.e.* en lien avec les propriétés mécaniques intrinsèques du muscle), permettant d'optimiser le comportement global du muscle et du tendon lors du saut.

Lors de l'Étude 3, nous avons constitué les groupes de performance en SJ et en CMJ selon la hauteur de saut (*i.e.* différence de 7 cm pour le SJ et de 10 cm pour le CMJ), de la même manière que l'étude de Jo et Lee (2023), ou de Cormie *et al.* (2009). Il est intéressant de noter que cette différence était associée à une quantité de travail relative plus importante lors de la propulsion, entre le groupe d'experts et le groupe de non-experts (*i.e.* +29% pour le SJ et +20% pour le CMJ), mais pas à la puissance relative moyenne développée lors de cette même phase en SJ et en CMJ. Il apparaît donc que la durée de la phase de propulsion est plus longue pour les experts, en lien avec une flexion de genou plus importante, afin de produire des niveaux de force plus importants et une plus grande impulsion. Cependant, la distance de

poussée différente entre les groupes peut également modifier la production de puissance, et conduire à l'absence de différences entre les experts et non-experts (Pommerell, 2025).

Pour autant, intrinsèquement la puissance maximale lors de ces sauts est un facteur important de performance dans beaucoup de pratiques sportives (Morin *et al.*, 2018), et permet de refléter plus directement les qualités musculaires des individus indépendamment de leur masse ou de leur taille. Il s'avère donc intéressant de regarder les facteurs influençant la production de puissance lors du saut vertical. De manière générale, il est important de noter que seules les variables relatives à l'articulation du genou semblent liées à la production de puissance en SJ et en CMJ. En effet, pour le SJ, nous avons relevé une corrélation significative entre la puissance et l'activité EMG moyenne du VL ($r=0,70$; $p<0,05$) et avec la vitesse du SMT du VL ($r=0,69$; $p<0,01$). Pour le CMJ, nous avons observé une tendance forte de corrélation entre la puissance lors de la phase de propulsion et la flexion de genou au début de la phase de propulsion, et la vitesse pic du genou ($r=0,53$; $p=0,051$ pour ces deux variables). Également, la puissance était corrélée à l'allongement et à la vitesse des faisceaux lors de la phase de décharge ($r=0,62$ et $r=0,66$, respectivement, $p<0,05$), ainsi qu'à la vitesse du SMT lors de la phase de maintien+freinage ($r=0,58$; $p<0,05$) et lors de la phase de propulsion ($r=0,60$; $p<0,05$). L'ensemble de ces résultats nous permet donc de confirmer que le genou est un gros producteur de puissance lors du saut, ce qui est cohérent avec la littérature (Jandacka *et al.*, 2014 ; Williams *et al.*, 2018).

4. Perspectives de recherche

Ce travail de thèse a permis d'apporter plus d'éléments de compréhension de l'influence des propriétés mécaniques musculaires et tendineuses sur les interactions muscle-tendon. Les principaux résultats dont nous avons discuté nous amènent à des pistes de réflexion pour de futures recherches. Ces perspectives s'articulent autour de deux grands axes récurrents dans ce travail de thèse : i) la mesure des relations moment-angle et moment-longueur, et ii) l'optimisation des interactions muscle-tendon lors du saut vertical.

4.1. Évaluation des relations moment-angle et moment-longueur excentriques

La caractérisation des exercices d'entraînement réalisés dans l'Étude 1 a montré une faible différence entre les deux modalités d'exercice excentriques (*i.e.* grande ou courte longueur) au regard de la relation ML. Cependant, cette dernière relation était mesurée à partir de contractions isométriques. L'étude de Ando *et al.* (2017) a comparé les relations MA estimées à partir d'un exercice d'extensions de genou concentrique et excentrique, et n'a relevé aucune différence d'angle optimal entre ces deux contractions. Toutefois, considérant la dissociation entre la relation MA et la relation ML que nous avons montrée dans l'Étude 2, ainsi que le comportement particulier des faisceaux lors d'une contraction excentrique dû à l'effet protecteur du tendon (Guilhem *et al.*, 2016), il est possible que la relation ML excentrique soit différente de celle concentrique. Concernant l'impact de la vitesse dans cette modalité de contraction, Sharifnezhad *et al.* (2014) ont montré qu'un protocole d'entraînement excentrique des extenseurs de genou réalisé à grande vitesse (*i.e.* $240^{\circ}.s^{-1}$) induisait plus d'augmentation de la longueur des faisceaux en comparaison avec un entraînement réalisé à plus faible vitesse (*i.e.* $90^{\circ}.s^{-1}$). Selon ces chercheurs, la vitesse de mouvement induirait plus de dommages musculaires, en lien avec une vitesse des faisceaux plus importante. Il semblerait alors que le phénomène de protection des faisceaux par les tissus tendineux ne soit pas similaire à toutes les vitesses, modifiant le comportement des faisceaux et par conséquent, peut-être la relation ML. Ces hypothèses impliqueraient que ce que nous avons montré lors de contractions concentriques dans l'Étude 2 (*i.e.* pas de modification de la longueur optimale avec l'augmentation de la vitesse d'extension de genou) ne s'appliquerait pas lors de contractions excentriques.

Considérant l'ensemble de ces éléments, il serait intéressant de mesurer les relations MA et ML à différentes vitesses articulaires dans un régime excentrique. Nous nous focaliserions sur le *soleus*, muscle mono-articulaire dont la longueur des faisceaux est susceptible d'être plus modifiée lors de contractions excentriques que le GM, et pouvant être mesurée indépendamment des *gastrocnemii*. Les résultats de cette nouvelle étude permettraient d'apporter plus d'éléments sur le comportement des faisceaux lors d'une contraction excentrique, ce qui pourrait nous permettre de mieux comprendre comment la vitesse articulaire est susceptible d'induire des augmentations de longueur de faisceaux plus importantes suite à l'entraînement, mais également de mieux comprendre l'influence de la vitesse dans la survenue des dommages musculaires au cours du mouvement.

4.2. Modification des interactions muscle-tendon sur la performance en saut vertical

4.2.1. Effet de l'accentuated eccentric load sur la performance en CMJ

Nous avons présenté dans la revue de littérature l'*accentuated eccentric load* (AEL), une méthode de saut dans laquelle les participants utilisent des haltères ou un élastique lors de la phase de contremouvement lors du CMJ, afin d'augmenter la charge excentrique et la hauteur de saut. En effet, il existe un lien fort entre la production de force lors de la phase de freinage et la performance en saut (Moran *et al.*, 2007 ; Nishiumi *et al.*, 2023). De plus, l'augmentation de la production de force lors de cette phase peut induire une amélioration de la force lors de la phase de propulsion (Nishiumi *et al.*, 2023). Dans l'Étude 3, nous avons montré que le groupe Ratio>1 produisait une force verticale plus importante que le groupe Ratio≤1 lors des phases de maintien+freinage et de propulsion du CMJ, confirmant ainsi les études précédemment citées. Nous avons mis en évidence que ces augmentations de force verticale étaient liées à des différences d'activation musculaire induisant des modifications d'interactions muscle-tendon sur le VL et le GM.

À notre connaissance, une seule équipe de chercheur s'est intéressée à comprendre les facteurs influençant la performance en CMJ avec AEL, mais n'a montré aucun résultat significatif, que ce soit par simulation (Su *et al.*, 2023), ou expérimentalement (Su *et al.*, 2024). Cependant, dans ces deux études, les participants n'étaient pas plus performants en CMJ avec AEL par rapport au CMJ classique, ce qui peut expliquer leurs résultats.

Au cours des expérimentations de l'Étude 3, nous avons demandé aux participants de réaliser des CMJ avec AEL en tenant un haltère dans chaque main, représentant au total 20% de leur masse, charge à laquelle il semble y avoir le plus d'amélioration de performance (Bridgeman *et al.*, 2017). Lors de ces sauts, nous avons mesuré le comportement des faisceaux musculaires du GM et du VL, ainsi que l'activité EMG des mêmes muscles étudiés dans l'Étude 3. Cependant, les résultats de cette condition particulière de mesure ne sont pas encore traités, et ne sont donc pas présentés dans le cadre de ce manuscrit. Nous pouvons cependant émettre l'hypothèse que l'augmentation de la force produite lors de la phase de maintien+freinage lors du CMJ AEL serait majoritairement liée à l'articulation du genou, par

une augmentation de l'activation musculaire lors de cette phase en lien avec les mécanismes de reflexe myotatique dont nous avons parlé dans l'Étude 3.

4.2.2. Optimisation des interactions muscle-tendon

Au cours de ce travail de thèse, nous avons montré qu'il existait un lien entre les propriétés musculaires et tendineuses et les interactions muscle-tendon. Nous avons également montré que la performance en saut vertical résultait en partie d'une combinaison entre la coordination lors de la tâche, et les interactions muscle-tendon. La question se pose désormais concernant la possible optimisation des interactions muscle-tendon lors du CMJ. Cette optimisation pourrait se faire sur l'articulation du genou, démontré par nos études comme un important contributeur de puissance lors du saut, mais aussi sur l'articulation de la cheville, dont nous avons montré l'influence sur la performance en saut vertical. Notre objectif serait alors de proposer un entraînement permettant un gain de puissance au niveau des extenseurs de genou, accompagné par une augmentation de la raideur du tendon patellaire. Cet entraînement permettrait également un gain de force des fléchisseurs plantaires et de raideur du tendon d'Achille. Enfin, l'entraînement proposé devrait mobiliser des sauts afin d'avoir une coordination plus adéquate à la tâche.

Ainsi, l'objectif de cette étude serait de réaliser un entraînement combinant pliométrie lourde (>70% de la 1-RM) et pliométrie plus légère, sur des exercices de sauts plurisegmentaires (*i.e.* CMJ) et mono-segmentaires (*i.e.* *hopping*). Les exercices de pliométrie lourde permettraient une augmentation de la force et de la raideur sur les extenseurs de genou et les fléchisseurs de cheville, tandis que la pliométrie plus légère permettrait d'améliorer la coordination lors du saut. Il serait également possible de proposer l'utilisation du CMJ AEL dans les exercices de pliométrie plus légère afin d'améliorer la production de force dans la phase excentrique du saut, comme démontré par Maroto-Izquierdo *et al.* (2023).

Cet entraînement serait proposé sur une durée minimale de 8 semaines afin de permettre une augmentation de la raideur tendineuse, et comparerait un groupe entraînement avec un groupe contrôle. Avant et après entraînement, nous mesurerons la relation moment-longueur des faisceaux du VL et du GM, et nous évaluerons la raideur tendineuse du tendon patellaire et du tendon d'Achille. Enfin, nous étudierons les

interactions muscle-tendon lors du CMJ en mesurant le comportement du VL et du GM lors de ce saut, afin de voir si l'entraînement a induit une optimisation de ces interactions.

Conclusion Générale

Conclusion générale

Ce travail de thèse a permis dans l'ensemble d'apporter plus d'éléments sur l'influence des propriétés mécaniques musculaires et tendineuses sur les interactions muscle-tendon et sur la performance lors de tâches mono- et plurisegmentaires. Au travers des différentes études présentées dans ce manuscrit, nous avons pu mettre en évidence trois grands points.

Premièrement, la réalisation d'un entraînement excentrique en *heel drop* dans l'Étude 1, induisant une légère augmentation de la longueur des faisceaux du GM, ainsi qu'une augmentation du moment de force maximal et de la raideur du tendon d'Achille, n'a pas permis de modifier le comportement des faisceaux musculaires lors de tâches mono- et plurisegmentaires. Ces résultats indiquent que la modification de l'architecture musculaire, quoique faible, ainsi que de certaines propriétés mécaniques musculaires ou tendineuses ne semble pas suffisante pour induire des changements des interactions muscle-tendon.

Deuxièmement, nous avons montré dans les Études 1 (Annexe) et 2 une dissociation entre les relations moment-angle et moment-longueur. L'Étude 2 a mis en évidence que la vitesse de mouvement lors d'une extension de genou induisait un décalage de l'angle optimal sans modifier la longueur optimale des faisceaux musculaires du VL. Nous avons également montré dans cette étude un décalage de la longueur optimale lors d'une contraction isocinétique à grande vitesse, précédée d'une pré-activation. Enfin, lors de l'Étude 3, nous avons montré que l'utilisation des relations moment-longueur avec pré-activation semblait être intéressante afin de déterminer les longueurs opératoires des faisceaux du VL lors du squat jump ou du contermouvement jump, les experts en saut étant à des longueurs plus optimales pour produire de la force.

Troisièmement, l'observation de deux groupes de performance en saut vertical lors de l'Étude 3 nous a permis de détecter des différences d'interactions muscle-tendon chez les experts en comparaison avec les non-experts. Ces modifications de comportement étaient présentes à la fois sur le VL mais aussi sur le GM, et semblaient être le résultat d'une cinématique de saut différente, et d'une activation musculaire plus précoce chez les experts.

Dans l'ensemble, cette thèse a mis en évidence le rôle important des propriétés musculaires et tendineuses sur les interactions muscle-tendon et la performance motrice. Il semble également que la coordination et l'exécution du mouvement soient des facteurs clés à prendre en compte afin de pouvoir optimiser les interactions muscle-tendon, et ainsi maximiser la performance lors de tâches plurisegmentaires.

Références bibliographiques

- A**bbott, B. C., & Aubert, X. M. (1952). The force exerted by active striated muscle during and after change of length. In *J Physiol.* (1952) (Vol. 7).
- Abe, T., Fukashiro, S., Harada, Y., & Kawamoto, K. (2001). Relationship Between Sprint Performance and Muscle Fascicle Length in Female Sprinters. In *J Physiol Anthropol* (Vol. 20, Issue 2). <http://www.jstage.jst.go.jp/en/>
- Abe, T., Kumagai, K., & Brechue, W. F. (2000). Fascicle length of leg muscles is greater in sprinters than distance runners. In *Med. Sci. Sports Exerc* (Vol. 32, Issue 6). <http://www.msse.org>
- Aboodarda, S. J., Yusof, A., Osman, N. A. A., Thompson, M. W., & Halim Mokhtar, A. (2013). Enhanced Performance With Elastic Resistance During the Eccentric Phase of a Countermovement Jump. In *International Journal of Sports Physiology and Performance* (Issue 8).
- Aggeloussis, N., Giannakou, E., Albracht, K., & Arampatzis, A. (2010). Reproducibility of fascicle length and pennation angle of gastrocnemius medialis in human gait *in vivo*. *Gait and Posture*, 31(1), 73–77. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2009.08.249>
- Akagi, R., Hinks, A., & Power, G. A. (2020). Differential changes in muscle architecture and neuromuscular fatigability induced by isometric resistance training at short and long muscle-tendon unit lengths. *J Appl Physiol*, 129, 173–184. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00280.2020.-We>
- Albracht, K., & Arampatzis, A. (2013). Exercise-induced changes in *triceps surae* tendon stiffness and muscle strength affect running economy in humans. *European Journal of Applied Physiology*, 113(6), 1605–1615. <https://doi.org/10.1007/s00421-012-2585-4>
- Alcazar, J., Csapo, R., Ara, I., & Alegre, L. M. (2019). On the shape of the force-velocity relationship in skeletal muscles: The linear, the hyperbolic, and the double-hyperbolic. *Frontiers in Physiology*, 10(JUN). <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00769>
- Alegre, L. M., Ferri-Morales, A., Rodriguez-Casares, R., & Aguado, X. (2014). Effects of isometric training on the knee extensor moment-angle relationship and vastus lateralis muscle architecture. *European Journal of Applied Physiology*, 114(11), 2437–2446. <https://doi.org/10.1007/s00421-014-2967-x>
- Anderson, D. E., Madigan, M. L., & Nussbaum, M. A. (2007). Maximum voluntary joint torque as a function of joint angle and angular velocity: Model development and application to the lower limb. *Journal of Biomechanics*, 40(14), 3105–3113. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2007.03.022>
- Ando, R., Nosaka, K., Tomita, A., Watanabe, K., Blazeovich, A. J., & Akima, H. (2018). Vastus intermedius vs vastus lateralis fascicle behaviors during maximal concentric and eccentric contractions. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 28(3), 1018–1026. <https://doi.org/10.1111/sms.13022>
- Andrews, M. H., S., A. P., Gurchiek, R. D., Pincheira, P. A., Chaudhari, A. S., Hodges, P. W., Lichtwark, G. A., & Delp, S. L. (2025). Multiscale hamstring muscle adaptations following 9 weeks of eccentric training. *Journal of Sport and Health Science*, 14, 100996. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2024.100996>
- Arakawa, H., Nagano, A., Yoshioka, S., & Fukashiro, S. (2010). Interaction between elastic energy utilization and active state development within the work enhancing mechanism during countermovement. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 20(2), 340–347.

<https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2009.04.004>

Arampatzis, A., de Monte, G., Karamanidis, K., Morey-Klapsing, G., Stafilidis, S., & Brüggemann, G. P. (2006). Influence of the muscle-tendon unit's mechanical and morphological properties on running economy. *Journal of Experimental Biology*, *209*(17), 3345–3357. <https://doi.org/10.1242/jeb.02340>

Arampatzis, A., Karamanidis, K., & Albracht, K. (2007a). Adaptational responses of the human Achilles tendon by modulation of the applied cyclic strain magnitude. *Journal of Experimental Biology*, *210*(15), 2743–2753. <https://doi.org/10.1242/jeb.003814>

Arampatzis, A., Karamanidis, K., & Albracht, K. (2007b). Adaptational responses of the human Achilles tendon by modulation of the applied cyclic strain magnitude. *Journal of Experimental Biology*, *210*(15), 2743–2753. <https://doi.org/10.1242/jeb.003814>

Arampatzis, A., Peper, A., Bierbaum, S., & Albracht, K. (2010). Plasticity of human Achilles tendon mechanical and morphological properties in response to cyclic strain. *Journal of Biomechanics*, *43*(16), 3073–3079. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2010.08.014>

Arampatzis, A., Stafilidis, S., DeMonte, G., Karamanidis, K., Morey-Klapsing, G., & Brüggemann, G. P. (2005). Strain and elongation of the human gastrocnemius tendon and aponeurosis during maximal plantarflexion effort. *Journal of Biomechanics*, *38*(4), 833–841. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2004.04.031>

Arnold, E. M., Hamner, S. R., Seth, A., Millard, M., & Delp, S. L. (2013). How muscle fiber lengths and velocities affect muscle force generation as humans walk and run at different speeds. *Journal of*

Experimental Biology, *216*(11), 2150–2160. <https://doi.org/10.1242/jeb.075697>

Azizi, E., Brainerd, E. L., & Roberts, T. J. (2008). Variable gearing in pennate muscles. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0709212105

Azizi, E., & Roberts, T. J. (2014). Geared up to stretch: Pennate muscle behavior during active lengthening. *Journal of Experimental Biology*, *217*(3), 376–381. <https://doi.org/10.1242/jeb.094383>

Bakenecker, P., Raiteri, B., & Hahn, D. (2019). Patella tendon moment arm function considerations for human vastus lateralis force estimates. *Journal of Biomechanics*, *86*, 225–231. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2019.01.042>

Bakenecker, P., Raiteri, B. J., & Hahn, D. (2020). Force enhancement in the human vastus lateralis is muscle-length-dependent following stretch but not during stretch. *European Journal of Applied Physiology*, *120*(12), 2597–2610. <https://doi.org/10.1007/s00421-020-04488-1>

Balshaw, T. G., Maden-Wilkinson, T. M., Massey, G. J., & Folland, J. P. (2021). The Human Muscle Size and Strength Relationship: Effects of Architecture, Muscle Force, and Measurement Location. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *53*(10), 2140–2151. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000002691>

Balshaw, T. G., Massey, G. J., Miller, R., McDermott, E. J., Maden-Wilkinson, T. M., & Folland, J. P. (2024). Muscle and tendon morphology of a world strongman and deadlift champion. *Journal of Applied Physiology*, *137*(4), 789–799. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00342.2024>

Baratta, R. V., Solomonow, M., Best, R., & D'Ambrosia, R. (1993). Isotonic

length/force models of nine different skeletal muscles. *Med & Biol Eng & Comput.*

Beaumatin, N., Hauraix, H., Nordez, A., Hager, R., Rabita, G., Guilhem, G., & Dorel, S. (2017). Maximal shortening velocity during plantar flexion: Effects of pre-activity and initial stretching state. *Journal of Medicine and Science in Sports*, 28(4), 1361–1370. <https://doi.org/10.1111/sms.13043i>

Bennett, E. C., Machado, E., & Fletcher, J. R. (2023). How do differences in Achilles' tendon moment arm lengths affect muscle-tendon dynamics and energy cost during running? *Frontiers in Sports and Active Living*, 5. <https://doi.org/10.3389/fspor.2023.1125095>

Biewener, A. A. (1998). Muscle Function *in vivo*: A Comparison of Muscles Used for Elastic Energy Savings versus Muscles Used to Generate Mechanical Power. In *Source: American Zoologist* (Vol. 38, Issue 4).

Biewener, A. A. (2016). Locomotion as an emergent property of muscle contractile dynamics. In *Journal of Experimental Biology* (Vol. 219, Issue 2, pp. 285–294). Company of Biologists Ltd. <https://doi.org/10.1242/jeb.123935>

Bizet, B., Trinchini, M., Magris, R., Monte, A., & Zamparo, P. (2025). Accounting for fascicle curvature affects muscle architecture characterization in dynamic conditions (isokinetic contractions). *Journal of Biomechanics*, 180. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2025.112520>

Blazevich, A. J. (2006a). Effects of Physical Training and Detraining, Immobilisation, Growth and Aging on Human Fascicle Geometry. In *Sports Med* (Vol. 36, Issue 12).

Blazevich, A. J. (2006b). Effects of Physical Training and Detraining, Immobilisation, Growth and Aging on Human Fascicle Geometry. In *Sports Med* (Vol. 36, Issue 12).

Blazevich, A. J., Cannavan, D., Coleman, D. R., & Horne, S. (2007a). Influence of concentric and eccentric resistance training on architectural adaptation in human quadriceps muscles. *Journal of Applied Physiology*, 103(5), 1565–1575. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00578.2007>

Blazevich, A. J., Cannavan, D., Coleman, D. R., & Horne, S. (2007b). Influence of concentric and eccentric resistance training on architectural adaptation in human quadriceps muscles. *Journal of Applied Physiology*, 103(5), 1565–1575. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00578.2007>

Blazevich, A. J., Cannavan, D., Horne, S., Coleman, D. R., & Aagaard, P. (2009). Changes in muscle force-length properties affect the early rise of force *in vivo*. *Muscle and Nerve*, 39(4), 512–520. <https://doi.org/10.1002/mus.21259>

Blazevich, A. J., Coleman, D. R., Horne, S., & Cannavan, D. (2009). Anatomical predictors of maximum isometric and concentric knee extensor moment. *European Journal of Applied Physiology*, 105(6), 869–878. <https://doi.org/10.1007/s00421-008-0972-7>

Blazevich, A. J., Gill, N. D., Bronks, R., & Newton, R. U. (2003). Training-Specific Muscle Architecture Adaptation after 5-wk Training in Athletes. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 35(12), 2013–2022. <https://doi.org/10.1249/01.MSS.0000099092.83611.20>

Blazevich, A. J., Gill, N. D., & Zhou, S. (2006). Intra- and intermuscular variation in human quadriceps femoris architecture assessed *in vivo*. *Journal of Anatomy*, 209(3), 289–310. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2006.00619.x>

Blazevich, A. J., Herzog, W., & Nunes, J. P. (2025). Triggering sarcomerogenesis: Examining key stimuli and the role attributed to eccentric training—

- Historical, systematic, and meta-analytic review. *Journal of Sport and Health Science*, 101073. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2025.101073>
- Blazevich, A. J., Horne, S., Cannavan, D., Coleman, D. R., & Aagaard, P. (2008a). Effect of contraction mode of slow-speed resistance training on the maximum rate of force development in the human quadriceps. *Muscle and Nerve*, 38(3), 1133–1046. <https://doi.org/10.1002/mus.21021>
- Blazevich, A. J., Horne, S., Cannavan, D., Coleman, D. R., & Aagaard, P. (2008b). Effect of contraction mode of slow-speed resistance training on the maximum rate of force development in the human quadriceps. *Muscle and Nerve*, 38(3), 1133–1046. <https://doi.org/10.1002/mus.21021>
- Bobbert, M. F., & Casius, L. J. R. (2005). Is the effect of a countermovement on jump height due to active state development? *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 37(3), 440–446. <https://doi.org/10.1249/01.MSS.0000155389.34538.97>
- Bobbert, M. F., Van, G. J., & Schenau, I. (1990). Isokinetic plantar flexion: experimental results and model calculations. *Journal of Biomechanics*, 23(2), 105–119.
- Boccia, G., Brustio, P. R., Salvaggio, F., Grossio, L., Calcagno, E., Pintore, A., Rainoldi, A., & Samozino, P. (2025). The Rate of Torque Development as a Determinant of the Torque–Velocity Relationship. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 35(3). <https://doi.org/10.1111/sms.70035>
- Bodine, S. C., Roy, R. R., Meadows, D. A., Zernicke, R. F., Sacks, R. D., Fournier, M., & Edgerton, V. R. (1982). *Architectural, Histochemical, and Contractile Characteristics of a Unique Biarticular Muscle: the Cat Semitendinosus* (Vol. 48, Issue 1).
- Bohm, S., Marzilger, R., Mersmann, F., Santuz, A., & Arampatzis, A. (2018). Operating length and velocity of human vastus lateralis muscle during walking and running. *Scientific Reports*, 8(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23376-5>
- Bohm, S., Mersmann, F., & Arampatzis, A. (2015). Human tendon adaptation in response to mechanical loading: a systematic review and meta-analysis of exercise intervention studies on healthy adults. In *Sports Medicine - Open* (Vol. 1, Issue 1). Springer. <https://doi.org/10.1186/s40798-015-0009-9>
- Bohm, S., Mersmann, F., Santuz, A., & Arampatzis, A. (2021). Enthalpy efficiency of the soleus muscle contributes to improvements in running economy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1943). <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2784>
- Bohm, S., Mersmann, F., Schroll, A., Mäkitalo, N., & Arampatzis, A. (2016). Insufficient accuracy of the ultrasound-based determination of Achilles tendon cross-sectional area. *Journal of Biomechanics*, 49(13), 2932–2937. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2016.07.002>
- Bohm, S., Mersmann, F., Tettke, M., Kraft, M., & Arampatzis, A. (2014). Human Achilles tendon plasticity in response to cyclic strain: Effect of rate and duration. *Journal of Experimental Biology*, 217(22), 4010–4017. <https://doi.org/10.1242/jeb.112268>
- Bohm, S., Schroll, A., Mersmann, F., Arampatzis, A., & Bohm, S. (2024a). The Journal of Physiology Assessment and modelling of the activation-dependent shift in optimal length of the human soleus muscle *in vivo* Key points. *J Physiol*, 0, 1–14. <https://doi.org/10.1113/JP285986#support-information-section>

- Bohm, S., Schroll, A., Mersmann, F., Arampatzis, A., & Bohm, S. (2024b). The Journal of Physiology Assessment and modelling of the activation-dependent shift in optimal length of the human soleus muscle *in vivo* Key points. *J Physiol*, *0*, 1–14. <https://doi.org/10.1113/JP285986#support-information-section>
- Bojsen-Møller, J., Seynnes, O. R., Magnusson, S. P., Hernæs, H., Refsdal, A. S., Sironga, J., Maro, V. P., Ramaiya, K., Christensen, D. L., & Aagaard, P. (2025). Jumping performance and muscle–tendon characteristics of Maasai men of East Africa. *Scientific Reports*, *15*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-025-01694-9>
- Bolsterlee, B., Gandevia, S. C., & Herbert, R. D. (2016). Ultrasound imaging of the human medial gastrocnemius muscle: How to orient the transducer so that muscle fascicles lie in the image plane. *Journal of Biomechanics*, *49*(7), 1002–1008. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2016.02.014>
- Bolsterlee, B., Veeger, H. E. J., van der Helm, F. C. T., Gandevia, S. C., & Herbert, R. D. (2015). Comparison of measurements of medial gastrocnemius architectural parameters from ultrasound and diffusion tensor images. *Journal of Biomechanics*, *48*(6), 1133–1140. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2015.01.012>
- Brennan, S. F., Cresswell, A. G., Farris, D. J., & Lichtwark, G. A. (2017). *In vivo* fascicle length measurements via B-mode ultrasound imaging with single vs dual transducer arrangements. *Journal of Biomechanics*, *64*, 240–244. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2017.09.019>
- Brennan, S. F., Cresswell, A. G., Farris, D. J., & Lichtwark, G. A. (2018). The effect of muscle–tendon unit vs. fascicle analyses on vastus lateralis force-generating capacity during constant power output cycling with variable cadence. *J Appl Physiol*, *124*, 993–1002. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00356.2017.-The>
- Brown, S. R., Brughelli, M., & Bridgeman, L. A. (2016). Profiling isokinetic strength by leg preference and position in rugby union athletes. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, *11*(4), 500–507. <https://doi.org/10.1123/ijsp.2015-0241>
- Brughelli, M., & Cronin, J. (2007). Altering the Length-Tension Relationship with Eccentric Exercise Implications for Performance and Injury. In *Sports Med* (Vol. 37, Issue 9).
- Burgess, K. E., Connick, M. J., Graham-Smith, P., & Pearson, S. J. (2007). PLYOMETRIC VS. ISOMETRIC TRAINING INFLUENCES ON TENDON PROPERTIES AND MUSCLE OUTPUT. In *Journal of Strength and Conditioning Research* (Vol. 21, Issue 3).
- Burkholder, T. J., & Lieber, R. L. (2001). REVIEW SARCOMERE LENGTH OPERATING RANGE OF VERTEBRATE MUSCLES DURING MOVEMENT. In *The Journal of Experimental Biology* (Vol. 204).
- Butterfield, T. A., Leonard, T. R., & Herzog, W. (2005). Differential serial sarcomere number adaptations in knee extensor muscles of rats is contraction type dependent. *J Appl Physiol*, *99*, 1352–1358. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00481.2005.-Sarcomerogenesis>
- Cadore, E. L., González-Izal, M., Pallarés, J. G., Rodríguez-Falces, J., Häkkinen, K., Kraemer, W. J., Pinto, R. S., & Izquierdo, M. (2014). Muscle conduction velocity, strength, neural activity, and morphological changes after eccentric and concentric training. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, *24*(5), e343–e352. <https://doi.org/10.1111/sms.12186>
- Catelli, D. S., Wesseling, M., Jonkers, I., & Lamontagne, M. (2019). A musculoskeletal

- model customized for squatting task. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 22(1), 21–24. <https://doi.org/10.1080/10255842.2018.1523396>
- Centeno-Prada, R. A., Lopez, C., & Naranjo-Orellana, J. (2015). Jump percentile: a proposal for evaluation of high level sportsmen. *J Sports Med Phys Fitness*, 55(5), 464–470. <http://www.wma.net/es/30publications/10policies/>
- Chen, J., Hahn, D., & Power, G. A. (2019). Shortening-induced residual force depression in humans. *J Appl Physiol*, 126, 1066–1073. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00931.2018.-When>
- Clark, R., Bryant, A., Culgan, J. P., & Hartley, B. (2005). The effects of eccentric hamstring strength training on dynamic jumping performance and isokinetic strength parameters: A pilot study on the implications for the prevention of hamstring injuries. *Physical Therapy in Sport*, 6(2), 67–73. <https://doi.org/10.1016/j.ptsp.2005.02.003>
- Close, R. I. (1972). Dynamic Properties of Mammalian Skeletal Muscles. In *REVIEWS* (Vol. 52, Issue 1). www.physiology.org/journal/physrev
- Cooper, A. N., McDermott, W. J., Martin, J. C., Dulaney, S. O., & Carrier, D. R. (2021). Great power comes at a high (locomotor) cost: The role of muscle fascicle length in the power versus economy performance trade-off. *Journal of Experimental Biology*, 224(21). <https://doi.org/10.1242/jeb.236679>
- Cormie, P., McBride, J. M., & McCaulley, G. O. (2009). Power-time, force-time, and velocity-time curve analysis of the countermovement jump: impact of training. *J Strength Cond Res*, 23(1), 177–186. www.nscj-scr.org
- Crawford, G. N. C. (1961). Experimentally Induced Hypertrophy of Growing Voluntary Muscle. In *Biological Sciences* (Vol. 154, Issue 954).
- Cronin, N. J., Carty, C. P., Barrett, R. S., & Lichtwark, G. (2011). Automatic tracking of medial gastrocnemius fascicle length during human locomotion. *J Appl Physiol*, 111, 1491–1496. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00530.2011.-During>
- Cronin, N. J., & Lichtwark, G. (2013). The use of ultrasound to study muscle-tendon function in human posture and locomotion. In *Gait and Posture* (Vol. 37, Issue 3, pp. 305–312). <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2012.07.024>
- Cronin, N. J., Peltonen, J., Ishikawa, M., Komi, P. v., Avela, J., Sinkjaer, T., & Voigt, M. (2008). Effects of contraction intensity on muscle fascicle and stretch reflex behavior in the human *triceps surae*. *Journal of Applied Physiology*, 105(1), 226–232. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.90432.2008>
- Cross, M. R., Rivière, J. R., van Hooren, B., Coulmy, N., Jiménez-Reyes, P., Morin, J. B., & Samozino, P. (2021). The effect of countermovement on force production capacity depends on extension velocity: A study of alpine skiers and sprinters. *Journal of Sports Sciences*, 39(16), 1882–1892. <https://doi.org/10.1080/02640414.2021.1906523>
- Crouzier, M., Tucker, K., Lacourpaille, L., Doguet, V., Fayet, G., Dauty, M., & Hug, F. (2020). Force-sharing within the *Triceps surae*: An Achilles Heel in Achilles Tendinopathy. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 52(5), 1076–1087. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000002229>
- Cutts, A. (1988). The range of sarcomere lengths in the muscles of the human lower limb. In *J. Anat* (Vol. 160).

- Darby, J., Li, B., Costen, N., Loram, I., & Hodson-Tole, E. (2013). Estimating skeletal muscle fascicle curvature from B-mode ultrasound image sequences. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 60(7), 1935–1945. <https://doi.org/10.1109/TBME.2013.2245328>
- de Brito Fontana, H., & Herzog, W. (2016). Vastus lateralis maximum force-generating potential occurs at optimal fascicle length regardless of activation level. *European Journal of Applied Physiology*, 116(6), 1267–1277. <https://doi.org/10.1007/s00421-016-3381-3>
- de Brito Fontana, H., Roesler, H., & Herzog, W. (2014). *In vivo* vastus lateralis force-velocity relationship at the fascicle and muscle tendon unit level. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 24(6), 934–940. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2014.06.010>
- de Ruyter, C. J., Kooistra, R. D., Paalman, M. I., de Haan, A., Ruyter, D., & De, A. (2004). Initial phase of maximal voluntary and electrically stimulated knee extension torque development at different knee angles. *J Appl Physiol*, 97, 1693–1701. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00230.2004.-We>
- Delp, S. L., Anderson, F. C., Arnold, A. S., Loan, P., Habib, A., John, C. T., Guendelman, E., & Thelen, D. G. (2007). OpenSim: Open-source software to create and analyze dynamic simulations of movement. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 54(11), 1940–1950. <https://doi.org/10.1109/TBME.2007.901024>
- Dick, T. J. M., Clemente, C. J., Punith, L. K., & Sawicki, G. S. (2021). Series elasticity facilitates safe plantar flexor muscle-tendon shock absorption during perturbed human hopping. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1947). <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0201>
- Drazan, J. F., Hullfish, T. J., & Baxter, J. R. (2019a). An automatic fascicle tracking algorithm quantifying gastrocnemius architecture during maximal effort contractions. *PeerJ*, 2019(7). <https://doi.org/10.7717/peerj.7120>
- Drazan, J. F., Hullfish, T. J., & Baxter, J. R. (2019b). Muscle structure governs joint function: Linking natural variation in medial gastrocnemius structure with isokinetic plantar flexor function. *Biology Open*, 8(12). <https://doi.org/10.1242/bio.048520>
- Duclay, J., Martin, A., Duclay, A., Cometti, G., & Pousson, M. (2009). Behavior of fascicles and the myotendinous junction of human medial gastrocnemius following eccentric strength training. *Muscle and Nerve*, 39(6), 819–827. <https://doi.org/10.1002/mus.21297>
- Earp, J. E., Kraemer, W. J., Cormie, P., Volek, J. S., Maresh, C. M., Joseph, M., & Newton, R. U. (2011). Influence of muscle-tendon unit structure on rate of force development during the squat, countermovement, and drop jumps. *J Strength Cond Res*, 25(2), 340–347. www.nscj-scr.org
- el Helou, A. (2011). *Caractérisation biomécanique de la cheville et analyse de l'équilibre du sujet âgé en reprise d'autonomie*. <https://pastel.archives-ouvertes.fr/pastel-00659814>
- Enoka, R. M. (2002). *Neuromechanics of human movement*. Human Kinetics.
- Eythorsdottir, I., Gløersen, Ø., Rice, H., Werkhausen, A., Ettema, G., Mentzoni, F., Solberg, P., Lindberg, K., & Paulsen, G. (2024). The Battle of the Equations: A Systematic Review of Jump Height Calculations Using Force Platforms. In *Sports Medicine* (Vol. 54, Issue 11, pp. 2771–

2791). Springer Science and Business Media Deutschland GmbH. <https://doi.org/10.1007/s40279-024-02098-x>

Farcy, S., Nordez, A., Dorel, S., Hauraix, H., Portero, P., & Rabita, G. (2014). Interaction between gastrocnemius medialis fascicle and Achilles tendon compliance: a new insight on the quick-release method. *J Appl Physiol*, *116*, 259–266. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00309.2013.-The>

Farris, D. J., & Lichtwark, G. A. (2016). UltraTrack: Software for semi-automated tracking of muscle fascicles in sequences of B-mode ultrasound images. *Computer Methods and Programs in Biomedicine*, *128*, 111–118. <https://doi.org/10.1016/j.cmpb.2016.02.016>

Farris, D. J., Lichtwark, G. A., Brown, N. A. T., & Cresswell, A. G. (2016). The role of human ankle plantar flexor muscle-tendon interaction and architecture in maximal vertical jumping examined *in vivo*. *Journal of Experimental Biology*, *219*(4), 528–534. <https://doi.org/10.1242/jeb.126854>

Farris, D. J., Robertson, B. D., & Sawicki, G. S. (2013). Elastic ankle exoskeletons reduce soleus muscle force but not work in human hopping. *J Appl Physiol*, *115*, 579–585. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00253.2013.-Inspired>

Farris, D. J., & Sawicki, G. S. (2012a). Human medial gastrocnemius force-velocity behavior shifts with locomotion speed and gait. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *109*(3), 977–982. <https://doi.org/10.1073/pnas.1107972109>

Farris, D. J., & Sawicki, G. S. (2012b). Linking the mechanics and energetics of hopping with elastic ankle exoskeletons. *Journal of Applied Physiology*, *113*(12), 1862–1872.

<https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00802.2012>

Faux-Dugan, L., & Piazza, S. J. (2024). Correlations between Achilles tendon moment arm and plantarflexor muscle architecture variables. *PLoS ONE*, *19*(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0309406>

Finni, T., Ikegawa, S., Lepola, V., & Komi, P. v. (2003). Comparison of force-velocity relationships of vastus lateralis muscle in isokinetic and in stretch-shortening cycle exercises. *Acta Physiologica Scandinavica*, *177*(4), 483–491. <https://doi.org/10.1046/j.1365-201X.2003.01069.x>

Finni, T., Komi, P. v., & Lepola, V. (2000). *In vivo* human triceps surae and quadriceps femoris muscle function in a squat jump and counter movement jump. *Eur J Appl Physiol*, *83*, 416–426.

Finni, T., Kovanen, V., Ronkainen, P. H. A., Pöllänen, E., Bashford, G. R., Kaprio, J., Alén, M., Kujala, U. M., & Sipilä, S. (2009). Combination of hormone replacement therapy and high physical activity is associated with differences in Achilles tendon size in monozygotic female twin pairs. *J Appl Physiol*, *106*, 1332–1337. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.91439.2008.-Estrogen>

Folland, J. P., Buckthorpe, M. W., & Hannah, R. (2014). Human capacity for explosive force production: Neural and contractile determinants. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, *24*(6), 894–906. <https://doi.org/10.1111/sms.12131>

Forrester, S. E., Yeadon, M. R., King, M. A., & Pain, M. T. G. (2011). Comparing different approaches for determining joint torque parameters from isovelocity dynamometer measurements. *Journal of Biomechanics*, *44*(5), 955–961. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2010.11.024>

- Fouré, A., Nordez, A., & Cornu, C. (2010). Plyometric training effects on Achilles tendon stiffness and dissipative properties. *J Appl Physiol*, *109*, 849–854. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01150.2009>.-The
- Fouré, A., Nordez, A., & Cornu, C. (2013). Effects of eccentric training on mechanical properties of the plantar flexor muscle-tendon complex. *J Appl Physiol*, *114*, 523–537. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01313.2011>.-Eccentric
- Fouré, A., Nordez, A., McNair, P., & Cornu, C. (2011). Effects of plyometric training on both active and passive parts of the plantarflexors series elastic component stiffness of muscle-tendon complex. *European Journal of Applied Physiology*, *111*(3), 539–548. <https://doi.org/10.1007/s00421-010-1667-4>
- Franchi, M. v., Atherton, P. J., Reeves, N. D., Flück, M., Williams, J., Mitchell, W. K., Selby, A., Beltran Valls, R. M., & Narici, M. v. (2014). Architectural, functional and molecular responses to concentric and eccentric loading in human skeletal muscle. *Acta Physiologica*, *210*(3), 642–654. <https://doi.org/10.1111/apha.12225>
- Franchi, M. v., Raiteri, B. J., Longo, S., Sinha, S., Narici, M. v., & Csapo, R. (2018). Muscle Architecture Assessment: Strengths, Shortcomings and New Frontiers of *in vivo* Imaging Techniques. In *Ultrasound in Medicine and Biology* (Vol. 44, Issue 12, pp. 2492–2504). Elsevier USA. <https://doi.org/10.1016/j.ultrasmedbio.2018.07.010>
- Frayne, D. H., Zettel, J. L., Beach, T. A. C., & Brown, S. H. M. (2021). The Influence of Countermovements on Inter-Segmental Coordination and Mechanical Energy Transfer during Vertical Jumping. *Journal of Motor Behavior*, *53*(5), 545–557. <https://doi.org/10.1080/00222895.2020.1810611>
- Frizziero, A., Trainito, S., Oliva, F., Nicoli Aldini, N., Masiero, S., & Maffulli, N. (2014). The role of eccentric exercise in sport injuries rehabilitation. *British Medical Bulletin*, *110*(1), 47–75. <https://doi.org/10.1093/bmb/ldu006>
- Frouin, A. (2024). *Création et mise en place d'un programme d'entraînement contre résistance, en rééducation pre opératoire, des suites d'une rupture du ligament croisé antérieur en vue d'une intervention chirurgicale.*
- Fukashiro, S., Hay, D. C., & Nagano, A. (2006). Biomechanical Behavior of Muscle-Tendon Complex During Dynamic Human Movements. In *Journal of Applied Biomechanics* (Vol. 22).
- Fukunaga, T., Kubo, K., Kawakami, Y., Fukashiro, S., Kanehisa, H., & Maganaris, C. N. (2001). *In vivo* behaviour of human muscle tendon during walking. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *268*(1464), 229–233. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1361>
- Fukutani, A., & Herzog, W. (2019). Current understanding of residual force enhancement: Cross-bridge component and non-cross-bridge component. In *International Journal of Molecular Sciences* (Vol. 20, Issue 21). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/ijms20215479>
- Fukutani, A., Joumaa, V., & Herzog, W. (2017). Influence of residual force enhancement and elongation of attached cross-bridges on stretch-shortening cycle in skinned muscle fibers. *Physiological Reports*, *5*(22). <https://doi.org/10.14814/phy2.13477>
- Gajdosik, R. L. (2001). *Passive extensibility of skeletal muscle: review of the literature with clinical implications.* www.elsevier.com/locate/clinbiomech
- Geremia, J. M., Baroni, B. M., Bini, R. R., Lanferdini, F. J., de Lima, A. R., Herzog, W., & Vaz, M. A. (2019). *Triceps surae* Muscle

- Architecture Adaptations to Eccentric Training. *Frontiers in Physiology*, 10. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.01456>
- Geremia, J. M., Baroni, B. M., Bobbert, M. F., Bini, R. R., Lanferdini, F. J., & Vaz, M. A. (2018). Effects of high loading by eccentric *triceps surae* training on Achilles tendon properties in humans. *European Journal of Applied Physiology*, 118(8), 1725–1736. <https://doi.org/10.1007/s00421-018-3904-1>
- Geremia, J. M., Baroni, B. M., Lanferdini, F. J., Bini, R. R., Sonda, F. C., & Vaz, M. A. (2018). Time course of neuromechanical and morphological adaptations to *triceps surae* isokinetic eccentric training. *Physical Therapy in Sport*, 34, 84–91. <https://doi.org/10.1016/j.ptsp.2018.09.003>
- Gheller, R. G., Dal Pupo, J., Ache-Dias, J., Detanico, D., Padulo, J., & dos Santos, S. G. (2015). Effect of different knee starting angles on intersegmental coordination and performance in vertical jumps. *Human Movement Science*, 42, 71–80. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2015.04.010>
- Giannakou, E., Aggeloussis, N., & Arampatzis, A. (2011). Reproducibility of gastrocnemius medialis muscle architecture during treadmill running. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 21(6), 1081–1086. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2011.06.004>
- Giroux, C., Guilhem, G., Chollet, D., Rabita, G., Giroux ab, C., Guilhem, G., Chollet, D., Rabita, G., & Giroux, C. (2014). Muscle coordination in loaded squat jump. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 17(sup1), 158–159. <https://doi.org/10.1080/10255842.2014.931621i>
- Goecking, T., Holzer, D., Hahn, D., Siebert, T., Seiberl, W., Goecking, T., & Seiberl, W. (2024). Unlocking the benefit of active stretch: the eccentric muscle action, not the preload, maximizes muscle-tendon unit stretch-shortening cycle performance. *Journal of Applied Physiology*, 137(2), 394–408. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00809.2023>
- Gordon, A. M., Huxley, A. F., & Jitliant, F. J. (1966). THE VARIATION IN ISOMETRIC TENSION WITH SARCOMERE LENGTH IN VERTEBRATE MUSCLE FIBRES. In *J. Physiol* (Vol. 184).
- Goubel, Francis., & Lessel-Corbeil, Ghislaine. (2003). *Biomécanique : éléments de mécanique musculaire* (Masson, Ed.; 2nd ed.). Masson.
- Grieve, D., Pheasant, S., & Cavanagh, P. R. (1978). *Prediction of gastrocnemius length from knee and ankle joint posture*.
- Guenanten, H., Retailleau, M., Dorel, S., Sarcher, A., Colloud, F., & Nordez, A. (2024). Muscle-Tendon Unit Length Measurement Using 3D Ultrasound in Passive Conditions: OpenSim Validation and Development of Personalized Models. *Annals of Biomedical Engineering*, 52(4), 997–1008. <https://doi.org/10.1007/s10439-023-03436-2>
- Guex, K., Degache, F., Morisod, C., Saily, M., & Millet, G. P. (2016). Hamstring architectural and functional adaptations following long vs. short muscle length eccentric training. *Frontiers in Physiology*, 7(AUG). <https://doi.org/10.3389/fphys.2016.00340>
- Guilhem, G., Cornu, C., & Guével, A. (2010). Neuromuscular and muscle-tendon system adaptations to isotonic and isokinetic eccentric exercise. In *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine* (Vol. 53, Issue 5, pp. 319–341). Elsevier Masson SAS. <https://doi.org/10.1016/j.rehab.2010.04.003>
- 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 Physiologica*, 217(2), 152–163. <https://doi.org/10.1111/apha.12654>

Hager, R. (2019). *Vitesse et explosivité musculaire : influence des interactions muscle-tendon*.

Hager, R., Poulard, T., Nordez, A., Dorel, S., & Guilhem, X. G. (2020). Influence of joint angle on muscle fascicle dynamics and rate of torque development during isometric explosive contractions. *J Appl Physiol*, 129, 569–579. <https://doi.org/10.1152/jappp>

Hahn, D., Han, S. won, & Joumaa, V. (2023). The history-dependent features of muscle force production: A challenge to the cross-bridge theory and their functional implications. In *Journal of Biomechanics* (Vol. 152). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2023.11579>

Hahn, D., Herzog, W., & Schwirtz, A. (2014). Interdependence of torque, joint angle, angular velocity and muscle action during human multi-joint leg extension. *European Journal of Applied Physiology*, 114(8), 1691–1702. <https://doi.org/10.1007/s00421-014-2899-5>

Hahn, D., & Riedel, T. N. (2018). Residual force enhancement contributes to increased performance during stretch-shortening cycles of human plantar flexor muscles *in vivo*. *Journal of Biomechanics*, 77, 190–193. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2018.06.003>

Halvorsen, K., Lesser, M., & Lundberg, A. (1999). A new method for estimating the axis of rotation and the center of rotation. In *Journal of Biomechanics* (Vol. 32).

Hamard, R. (2023). *A neuromechanical approach to the coordination between the human gastrocnemius medialis and gastrocnemius lateralis muscles*.

Hamner, S. R., & Delp, S. L. (2013). Muscle contributions to fore-aft and vertical body mass center accelerations over a range of running speeds. *Journal of Biomechanics*, 46(4), 780–787. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2012.11.024>

Handsfield, G. G., Slane, L. C., & Screen, H. R. C. (2016). Nomenclature of the tendon hierarchy: An overview of inconsistent terminology and a proposed size-based naming scheme with terminology for multi-muscle tendons. In *Journal of Biomechanics* (Vol. 49, Issue 13, pp. 3122–3124). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2016.06.028>

Harry, J. R., Barker, L. A., & Paquette, M. R. (2020). A Joint Power Approach to Define Countermovement Jump Phases Using Force Platforms. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 52(4), 993–1000. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000002197>

Hauraix, H., Dorel, S., Rabita, G., Guilhem, G., & Nordez, A. (2017). Muscle fascicle shortening behaviour of vastus lateralis during a maximal force-velocity test. *European Journal of Applied Physiology*, 117(2), 289–299. <https://doi.org/10.1007/s00421-016-3518-4>

Hauraix, H., Nordez, A., Guilhem, G., Rabita, G., & Dorel, S. (2015). *In vivo* maximal fascicle-shortening velocity during plantar flexion in humans. *J Appl Physiol*, 119, 1262–1271. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00542.2015.-Interindividual>

Heieis, J., Böcker, J., D'Angelo, O., Mittag, U., Albracht, K., Schönau, E., Meyer, A., Voigtmann, T., & Rittweger, J. (2023). Curvature of gastrocnemius muscle fascicles as function of muscle-tendon complex length and contraction in humans. *Physiological Reports*, 11(11). <https://doi.org/10.14814/phy2.15739>

- Heinemeier, K. M., & Kjaer, M. (2011). *In vivo* investigation of tendon responses to mechanical loading. *J Musculoskelet Neuronal Interact*.
- Herring, S. W., Grimm, A. F., & Grimm, B. R. (1984). *REGULATION OF SARCOMERE NUMBER IN SKELETAL MUSCLE: A COMPARISON OF HYPOTHESES*.
- Herzog, W. (2014). Mechanisms of enhanced force production in lengthening (eccentric) muscle contractions. *J Appl Physiol*, 116, 1407–1417. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00069.2013>.-In
- Herzog, W. (2019). The problem with skeletal muscle series elasticity. *BMC Biomedical Engineering*, 1(1). <https://doi.org/10.1186/s42490-019-0031-y>
- Herzog, W., Abrahamse, S. K., & ter Keurs, H. E. D. J. (1990). *Efi'fi e hfi Journal of Physiology Theoretical determination of force-length relations of intact human skeletal muscles using the cross-bridge model* (Vol. 416).
- Herzog, W., & Leonard, T. R. (1997). *DEPRESSION OF CAT SOLEUS FORCES FOLLOWING ISOKINETIC SHORTENING*.
- Herzog, W., & Leonard, T. R. (2000). The history dependence of force production in mammalian skeletal muscle following stretch-shortening and shortening-stretch cycles. In *Journal of Biomechanics* (Vol. 33).
- Herzog, W., & Leonard, T. R. (2002). Force enhancement following stretching of skeletal muscle. *Journal of Experimental Biology*, 205(9), 1275–1283. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.9.1275>
- Herzog, W., Leonard, T. R., & Wu, J. Z. (2000). The relationship between force depression following shortening and mechanical work in skeletal muscle. In *Journal of General Physiology* (Vol. 33, Issue 9).
- Hessel, A. L., Lindstedt, S. L., & Nishikawa, K. C. (2017). Physiological mechanisms of eccentric contraction and its applications: A role for the giant titin protein. In *Frontiers in Physiology* (Vol. 8, Issue FEB). Frontiers Research Foundation. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00070>
- Hessel, A. L., Raiteri, B. J., Marsh, M. J., & Hahn, D. (2021). Rightward shift of optimal fascicle length with decreasing voluntary activity level in the soleus and lateral gastrocnemius muscles. *Journal of Experimental Biology*, 224(1). <https://doi.org/10.1242/jeb.235614>
- Hicks, K. M., Onambele-Pearson, G. L., Winwood, K., & Morse, C. I. (2013). Gender differences in fascicular lengthening during eccentric contractions: the role of the patella tendon stiffness. *Acta Physiologica*, 209(3), 235–244. <https://doi.org/10.1111/apha.12159>
- Hill, A. V. (1938). *The heat of shortening and the dynamic constants of muscle*. <https://royalsocietypublishing.org/>
- Hill, A. V. (1951). *The effect of series compliance on the tension developed in a muscle* *tw* *it*ch. <https://royalsocietypublishing.org/>
- Hill, A. v. (1953). *The mechanics of active muscle*. <https://royalsocietypublishing.org/>
- Hinks, A., Franchi, M. v., & Power, G. A. (2023). Ultrasonographic measurements of fascicle length overestimate adaptations in serial sarcomere number. *Experimental Physiology*, 108(10), 1308–1324. <https://doi.org/10.1113/EP091334>
- Hirayama, K., Iwanuma, S., Ikeda, N., Yoshikawa, A., Ema, R., & Kawakami, Y. (2017). Plyometric training favors optimizing muscle-tendon behavior during depth jumping. *Frontiers in Physiology*, 8(JAN). <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00016>

- Hoffman, B. W., Lichtwark, G. A., Carroll, T. J., & Cresswell, A. G. (2012). A comparison of two Hill-type skeletal muscle models on the construction of medial gastrocnemius length-tension curves in humans *in vivo*. *J Appl Physiol*, *113*, 90–96. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00070.2012.-Human>
- Hoffman, B. W., Raiteri, B. J., Connick, M. J., Beckman, E. M., Macaro, A., Kelly, V. G., & James, L. P. (2022). Altered countermovement jump force profile and muscle-tendon unit kinematics following combined ballistic training. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, *32*(10), 1464–1476. <https://doi.org/10.1111/sms.14211>
- Hollville, E., Nordez, A., Guilhem, G., Lecompte, J., & Rabita, G. (2019). Interactions between fascicles and tendinous tissues in gastrocnemius medialis and vastus lateralis during drop landing. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, *29*(1), 55–70. <https://doi.org/10.1111/sms.13308>
- Hollville, E., Rabita, G., Guilhem, G., Lecompte, J., & Nordez, A. (2020). Effects of Surface Properties on Gastrocnemius Medialis and Vastus Lateralis Fascicle Mechanics During Maximal Countermovement Jumping. *Frontiers in Physiology*, *11*. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00917>
- Holt, N. C., & Mayfield, D. L. (2023). Muscle-tendon unit design and tuning for power enhancement, power attenuation, and reduction of metabolic cost. In *Journal of Biomechanics* (Vol. 153). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2023.111585>
- Holt, N. C., & Williams, C. D. (2018). Can strain dependent inhibition of cross-bridge binding explain shifts in optimum muscle length? *Integrative and Comparative Biology*, *58*(2), 174–185. <https://doi.org/10.1093/icb/icy050>
- Holzer, D., Millard, M., Hahn, D., Siebert, T., Schwirtz, A., & Seiberl, W. (2023). Tendon compliance and preload must be considered when determining the *in vivo* force-velocity relationship from the torque-angular velocity relation. *Scientific Reports*, *13*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-33643-9>
- Holzer, D., Paternoster, F. K., Hahn, D., Siebert, T., & Seiberl, W. (2020). Considerations on the human Achilles tendon moment arm for *in vivo* triceps surae muscle-tendon unit force estimates. *Scientific Reports*, *10*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76625-x>
- Ichinose, Y., Kawakami, Y., Ito, M., & Fukunaga, T. (1997). Estimation of active force-length characteristics of human vastus lateralis muscle. *Acta Anat.*
- Ichinose, Y., Kawakami, Y., Ito, M., Kanehisa, H., & Fukunaga, T. (2000). *In vivo* estimation of contraction velocity of human vastus lateralis muscle during “isokinetic” action. *J. Appl Physiol*, *88*, 851–856. <http://www.jap.org>
- Ishigaki, T., & Kubo, K. (2018). Effects of eccentric training with different training frequencies on blood circulation, collagen fiber orientation, and mechanical properties of human Achilles tendons *in vivo*. *European Journal of Applied Physiology*, *118*(12), 2617–2626. <https://doi.org/10.1007/s00421-018-3985-x>
- Ishikawa, M., & Komi, P. v. (2008). Muscle Fascicle and Tendon Behavior During Human Locomotion Revisited. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, *36*, 193–199. <https://doi.org/10.1097/JES.0b013e3181878417>
- Ishikawa, M., Komi, P. v., Grey, M. J., Lepola, V., & Bruggemann, G.-P. (2005). Muscle-tendon interaction and elastic energy usage in human walking. *J Appl Physiol*, *99*,

- 603–608.
<https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00189.2005>.-The
- Ishikawa, M., Pakaslahti, J., & Komi, P. v. (2007). Medial gastrocnemius muscle behavior during human running and walking. *Gait and Posture*, 25(3), 380–384. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2006.05.002>
- Ito, M., Kawakami, Y., Ichinose, Y., Fukushima, S., & Fukunaga, T. (1998). Nonisometric behavior of fascicles during isometric contractions of a human muscle. *J. Appl. Physiol*, 85(4), 1230–1235. <http://www.jap.org>
- Jandacka, D., Uchytíl, J., Farana, R., Zahradník, D., & Hamill, J. (2014). Lower extremity power during the squat jump with various barbell loads. *Sports Biomechanics*, 13(1), 75–86. <https://doi.org/10.1080/14763141.2013.872287>
- Jo, I., & Lee, H.-D. (2023). Coordination and Muscle-Tendon Interaction Differ Depending on The Level of Jumping Performance. *Journal of Sports Science and Medicine*, 22, 189–195. <https://doi.org/10.52082/jssm.2023.189> Joint
- Johnson, M. A., Polgar, J., Weightman, D., & Appleton, D. (1973). Data on the Distribution of Fibre Types in Thirty-six Human Muscles An Autopsy Study. In *Journal of the neurological Sciences* (Vol. 18).
- Jozsa, L., Kvist, M., B´, B. J., Lint, ;, Reffy, A., Jarvinen, M., Lehto, M., & Barzo, M. (1989). *The role of recreational sport activity in Achilles tendon rupture A clinical, pathoanatomical, and sociological study of 292 cases report on a 5 year period revealed only 40 cases of ruptured Achilles tendons from a hospital for a city of 2.5 million inhabitants.30 Increased leisure time, together with the associated in-creased activity in recreational sports, leads to an increasing incidence of overuse injuries 14,21 and also of acute sports injuries.25.*
- Karamanidis, K., Albracht, K., Braunstein, B., Catala, M. M., Goldmann, J. P., & Brüggemann, G. P. (2011). Lower leg musculoskeletal geometry and sprint performance. *Gait and Posture*, 34(1), 138–141. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2011.03.009>
- Karamanidis, K., & Arampatzis, A. (2006). Mechanical and morphological properties of human quadriceps femoris and *triceps surae* muscle-tendon unit in relation to aging and running. *Journal of Biomechanics*, 39(3), 406–417. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2004.12.017>
- Kassiano, W., Costa, B., Kunevaliki, G., Soares, D., Zaca-, G., Manske, I., Takaki, Y., Fernanda Ruggiero, M., Stavinski, N., Tricoli, I., S Carneiro, M. A., & Cyrino, E. S. (2022). *Greater gastrocnemius muscle hypertrophy after partial range of motion training carried 1 out at long muscle lengths 2 Short title: Range of motion and calf muscle hypertrophy 3.*
- Kassiano, W., Costa, B., Nunes, J. P., Ribeiro, A. S., Schoenfeld, B. J., & Cyrino, E. S. (2023). Which ROMs Lead to Rome? A Systematic Review of the Effects of Range of Motion on Muscle Hypertrophy. In *Journal of Strength and Conditioning Research* (Vol. 37, Issue 5, pp. 1135–1144). NSCA National Strength and Conditioning Association. <https://doi.org/10.1519/JSC.0000000000004415>
- Kawakami, Y., Ichinose, Y., & Fukunaga, T. (1998). *Architectural and functional features of human triceps surae muscles during contraction.* <http://www.jap.org>
- Kawakami, Y., Kubo, K., Kanehisa, H., & Fukunaga, T. (2002). Effect of series elasticity on isokinetic torque-angle relationship in humans. *European Journal of Applied Physiology*, 87(4–5), 381–387.

- <https://doi.org/10.1007/s00421-002-0657-6>
- Kellis, E., & Blazevich, A. J. (2022). Hamstrings force-length relationships and their implications for angle-specific joint torques: a narrative review. In *BMC Sports Science, Medicine and Rehabilitation* (Vol. 14, Issue 1). BioMed Central Ltd. <https://doi.org/10.1186/s13102-022-00555-6>
- Khair, R. M., Sukanen, M., & Finni, T. (2024). Achilles Tendon Stiffness: Influence of Measurement Methodology. *Ultrasound in Medicine and Biology*, *50*(10), 1522–1529. <https://doi.org/10.1016/j.ultrasmedbio.2024.06.005>
- Khim Kwah, L., Pinto, R. Z., Diong, J., & Herbert, R. D. (2013). Reliability and validity of ultrasound measurements of muscle fascicle length and pennation in humans: a systematic review. *J Appl Physiol*, *114*, 761–769. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01430.2011.-Ultrasound>
- Kipp, K., Krzyszkowski, J., & Heeneman, J. (2021). Hip moment and knee power eccentric utilisation ratios determine lower-extremity stretch-shortening cycle performance. *Sports Biomechanics*, *20*(5), 532–542. <https://doi.org/10.1080/14763141.2019.1579854>
- Kjær, M. (2004). Role of Extracellular Matrix in Adaptation of Tendon and Skeletal Muscle to Mechanical Loading. In *Physiological Reviews* (Vol. 84, Issue 2, pp. 649–698). <https://doi.org/10.1152/physrev.00031.2003>
- Komi, P. v., & Nicol, C. (2000). Stretch-shortening cycle of muscle function. In *Biomechanics in sport performance enhancement and injury prevention*.
- Kongsgaard, M., Reitelsheder, S., Pedersen, T. G., Holm, L., Aagaard, P., Kjaer, M., & Magnusson, S. P. (2007). Region specific patellar tendon hypertrophy in humans following resistance training. *Acta Physiologica*, *191*(2), 111–121. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.2007.01714.x>
- Konow, N., & Roberts, T. J. (2015). The series elastic shock absorber: Tendon elasticity modulates energy dissipation by muscle during burst deceleration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1804). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2800>
- Kovács, B., Kóbor, I., Sebestyén, & Tihanyi, J. (2020). Longer Achilles tendon moment arm results in better running economy. *Physiology International*, *107*(4), 527–541. <https://doi.org/10.1556/2060.2020.10000>
- Kozinc, Ž., Žitnik, J., Smajla, D., & Šarabon, N. (2022). The difference between squat jump and countermovement jump in 770 male and female participants from different sports. *European Journal of Sport Science*, *22*(7), 985–993. <https://doi.org/10.1080/17461391.2021.1936654>
- Kruse, A., Stafilidis, S., & Tilp, M. (2017). Ultrasound and magnetic resonance imaging are not interchangeable to assess the Achilles tendon cross-sectional-area. *European Journal of Applied Physiology*, *117*(1), 73–82. <https://doi.org/10.1007/s00421-016-3500-1>
- Kubo, K. (2023). Maximal fascicle shortening velocity measurements in human medial gastrocnemius muscle *in vivo*. *Physiological Reports*, *11*(1). <https://doi.org/10.14814/phy2.15541>
- Kubo, K., Ikebukuro, T., & Yata, H. (2021). Effects of plyometric training on muscle-tendon mechanical properties and behavior of fascicles during jumping. *Physiological Reports*, *9*(21). <https://doi.org/10.14814/phy2.15073>
- Kubo, K., Ishigaki, T., & Ikebukuro, T. (2017). Effects of plyometric and isometric training on muscle and tendon stiffness *in*

- vivo. *Physiological Reports*, 5(15).
<https://doi.org/10.14814/phy2.13374>
- Kubo, K., Kanehisa, H., & Fukunaga, T. (2005a). Comparison of Elasticity of Human Tendon and Aponeurosis in Knee Extensors and Ankle Plantar Flexors *In vivo*. *Journal of Applied Biomechanics*, 21, 129–142. <https://doi.org/10.1123/jab.21.2.129>
- Kubo, K., Kanehisa, H., & Fukunaga, T. (2005b). Effects of viscoelastic properties of tendon structures on stretch-shortening cycle exercise *in vivo*. *Journal of Sports Sciences*, 23(8), 851–860. <https://doi.org/10.1080/02640410400022029>
- Kubo, K., Kanehisa, H., Takeshita, D., Kawakami, Y., Fukashiro, S., & Fukunaga, T. (2000). *In vivo* dynamics of human medial gastrocnemius muscle-tendon complex during stretch-shortening cycle exercise. *Acta Physiol Scand*.
- Kubo, K., Ohgo, K., Takeishi, R., Yoshinaga, K., Tsunoda, N., Kanehisa, H., & Fukunaga, T. (2006). Effects of isometric training at different knee angles on the muscle-tendon complex *in vivo*. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 16(3), 159–167. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0838.2005.00450.x>
- Kubo, K., Tabata, T., Ikebukuro, T., Igarashi, K., Yata, H., & Tsunoda, N. (2010). Effects of mechanical properties of muscle and tendon on performance in long distance runners. *European Journal of Applied Physiology*, 110(3), 507–514. <https://doi.org/10.1007/s00421-010-1528-1>
- Kubo, K., & Yata, H. (2017). Effects of Concentric and Eccentric Training on the Stiffness and Blood Circulation of the Patellar Tendon. *Sports Medicine International Open*, 01(02), E43–E49. <https://doi.org/10.1055/s-0042-121000>
- Kudo, S., Sato, T., & Miyashita, T. (2020). *Effect of plyometric training on the fascicle length of the gastrocnemius medialis muscle*.
- Kulas, A. S., Schmitz, R. J., Shultz, S. J., Waxman, J. P., Wang, H. M., Kraft, R. A., & Partington, H. S. (2018). Bilateral quadriceps and hamstrings muscle volume asymmetries in healthy individuals. *Journal of Orthopaedic Research*, 36(3), 963–970. <https://doi.org/10.1002/jor.23664>
- Kunimasa, Y., Sano, K., Oda, T., Nicol, C., Komi, P. V., & Ishikawa, M. (2022). Muscle-tendon architecture in Kenyans and Japanese: Potential role of genetic endowment in the success of elite Kenyan endurance runners. *Acta Physiologica*, 235(2). <https://doi.org/10.1111/apha.13821>
- Kunimasa, Y., Sano, K., Oda, T., Nicol, C., Komi, P. v., Locatelli, E., Ito, A., & Ishikawa, M. (2014). Specific muscle-tendon architecture in elite Kenyan distance runners. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 24(4). <https://doi.org/10.1111/sms.12161>
- Kurokawa, S., Fukunaga, T., & Fukashiro, S. (2001). Behavior of fascicles and tendinous structures of human gastrocnemius during vertical jumping. *J Appl Physiol*, 1349–1358. <http://www.jap.org>
- Kurokawa, S., Fukunaga, T., Nagano, A., & Fukashiro, S. (2003). Interaction between fascicles and tendinous structures during counter movement jumping investigated *in vivo*. *Journal of Applied Physiology*, 95(6), 2306–2314. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00219.2003>
- Kyröläinen, H., & Komi, I. v. (1994). Stretch Reflex Responses Following Mechanical Stimulation in Power- and Endurance-Trained Athletes. In *J. Sports Med* (Vol. 15, Issue 6).
- Lai, A. K. M., Arnold, A. S., & Wakeling, J. M. (2017). Why are Antagonist Muscles Co-activated in My

- Simulation? A Musculoskeletal Model for Analysing Human Locomotor Tasks. *Annals of Biomedical Engineering*, 45(12), 2762–2774. <https://doi.org/10.1007/s10439-017-1920-7>
- Lai, A. K. M., Biewener, A. A., & Wakeling, J. M. (2019). Muscle-specific indices to characterise the functional behaviour of human lower-limb muscles during locomotion. *Journal of Biomechanics*, 89, 134–138. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2019.04.027>
- Lai, A. K. M., Lichtwark, G. A., Schache, A. G., & Pandy, M. G. (2018). Differences in *in vivo* muscle fascicle and tendinous tissue behavior between the ankle plantarflexors during running. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 28(7), 1828–1836. <https://doi.org/10.1111/sms.13089>
- Lake, S. P., Snedeker, J. G., Wang, V. M., Awad, H., Screen, H. R. C., & Thomopoulos, S. (2023). Guidelines for *ex vivo* mechanical testing of tendon. *Journal of Orthopaedic Research*, 41(10), 2105–2113. <https://doi.org/10.1002/jor.25647>
- Lamontagne, M., & Kennedy, M. J. (2013). The biomechanics of vertical hopping: A review. In *Research in Sports Medicine* (Vol. 21, Issue 4, pp. 380–394). <https://doi.org/10.1080/15438627.2013.825795>
- Lattier, G., Millet, G. Y., Maffiuletti, N. A., Babault, N., & Lepers, R. (2003). Neuromuscular Differences Between Endurance-Trained, Power-Trained, and Sedentary Subjects. In *National Strength & Conditioning Association J. Strength Cond. Res* (Vol. 17, Issue 3).
- Laurent, C. ´ E., St´, S., Baudry, S., & Duchateau, J. (2020). Comparison of Plyometric Training With Two Different Jumping Techniques on Achilles Tendon Properties and Jump Performances. <https://journals.lww.com/nsca-jscr>
- Lazarczuk, S. L., Collings, T. J., Hams, A. H., Timmins, R. G., Shield, A. J., Barrett, R. S., & Bourne, M. N. (2024). Hamstring Muscle-Tendon Geometric Adaptations to Resistance Training Using the Hip Extension and Nordic Hamstring Exercises. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 34(9). <https://doi.org/10.1111/sms.14728>
- Lazarczuk, S. L., Maniar, N., Opar, D. A., Duhig, S. J., Shield, A., Barrett, R. S., & Bourne, M. N. (2022). Mechanical, Material and Morphological Adaptations of Healthy Lower Limb Tendons to Mechanical Loading: A Systematic Review and Meta-Analysis. In *Sports Medicine* (Vol. 52, Issue 10, pp. 2405–2429). Springer Science and Business Media Deutschland GmbH. <https://doi.org/10.1007/s40279-022-01695-y>
- Lee, H. D., & Herzog, W. (2003). Force depression following muscle shortening of voluntarily activated and electrically stimulated human adductor pollicis. *Journal of Physiology*, 551(3), 993–1003. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2002.037333>
- Leonard, T. R., & Herzog, W. (2010). Regulation of muscle force in the absence of actin-myosin-based cross-bridge interaction. *Am J Physiol Cell Physiol*, 299, 14–20. <https://doi.org/10.1152/ajpcell.00049.2010>-For
- Levin, A., & Wyman, J. (1927). *The Viscous Elastic Properties of Muscle*. <https://royalsocietypublishing.org/>
- Li, L., Landin, D., Grodesky, J., & Myers, J. (2002). The function of gastrocnemius as a knee flexor at selected knee and ankle angles. In *Journal of Electromyography and Kinesiology* (Vol. 12). www.elsevier.com/locate/jelekin
- Lichtwark, G. A., & Wilson, A. M. (2008). Optimal muscle fascicle length and tendon stiffness for maximising gastrocnemius

- efficiency during human walking and running. *Journal of Theoretical Biology*, 252(4), 662–673. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.01.018>
- Lieber, R. L., & Fridfin, J. (1993). *Muscle damage is not a function of muscle force but active muscle strain*.
- Lieber, R. L., & Fridén, J. (2000). Functional and clinical significance of skeletal muscle architecture. *Muscle & Nerve*, 23(11), 1647–1666. [https://doi.org/10.1002/1097-4598\(200011\)23:11<1647::AID-MUS1>3.0.CO;2-M](https://doi.org/10.1002/1097-4598(200011)23:11<1647::AID-MUS1>3.0.CO;2-M)
- Lieber, R. L., Roberts, T. J., Blemker, S. S., Lee, S. S. M., & Herzog, W. (2017). Skeletal muscle mechanics, energetics and plasticity Daniel P Ferris. In *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation* (Vol. 14, Issue 1). BioMed Central Ltd. <https://doi.org/10.1186/s12984-017-0318-y>
- Lindstedt, S. L., LaStayo, P. C., & Reich, T. E. (2001). When active muscle lengthen: properties and consequences of eccentric contractions. *News Physiol.Sci.*, 16.
- Linthorne, N. P. (2001). Analysis of standing vertical jumps using a force platform. *American Journal of Physics*, 69(11), 1198–1204. <https://doi.org/10.1119/1.1397460>
- Liu, M. Q., Anderson, F. C., Pandy, M. G., & Delp, S. L. (2006). Muscles that support the body also modulate forward progression during walking. *Journal of Biomechanics*, 39(14), 2623–2630. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2005.08.017>
- Lloyd, R. S., Howard, S. W., Pedley, J. S., Read, P. J., Gould, Z. I., & Oliver, J. L. (2021). *The Acute Effects of Accentuated Eccentric Loading on Drop Jump Kinetics in Adolescent Athletes*. www.nsc.com
- Lynn, R., & Morgan, D. L. (1994). Decline running produces more sarcomeres in rat vastus intermedius muscle fibers than does incline running. In *J. Appl. Physiol* (Vol. 77, Issue 3).
- Lynn, R., Talbot, J. A., & Morgan, D. L. (1998). *Differences in rat skeletal muscles after incline and decline running*. <http://www.jap.org>
- Maciél, D. G., Dantas, G. A. F., Cerqueira, M. S., Barboza, J. A. M., Caldas, V. V. D. A., de Barros, A. C. M., Varela, R. R., Magalhães, D. H., & de Brito Vieira, W. H. (2023). Peak torque angle, acceleration time and time to peak torque as additional parameters extracted from isokinetic test in professional soccer players: a cross-sectional study. *Sports Biomechanics*, 22(9), 1108–1119. <https://doi.org/10.1080/14763141.2020.1784260>
- MacIntosh, B. R., & MacNaughton, M. B. (2005). The length dependence of muscle active force: Considerations for parallel elastic properties. *Journal of Applied Physiology*, 98(5), 1666–1673. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01045.2004>
- Maffiuletti, N. A., Aagaard, P., Blazevich, A. J., Folland, J., Tillin, N., & Duchateau, J. (2016a). Rate of force development: physiological and methodological considerations. In *European Journal of Applied Physiology* (Vol. 116, Issue 6, pp. 1091–1116). Springer Verlag. <https://doi.org/10.1007/s00421-016-3346-6>
- Maffiuletti, N. A., Aagaard, P., Blazevich, A. J., Folland, J., Tillin, N., & Duchateau, J. (2016b). Rate of force development: physiological and methodological considerations. In *European Journal of Applied Physiology* (Vol. 116, Issue 6, pp. 1091–1116). Springer Verlag. <https://doi.org/10.1007/s00421-016-3346-6>
- Maganaris, C. N. (2003). Force-length characteristics of the *in vivo* human gastrocnemius muscle. *Clinical Anatomy*,

- 16(3), 215–223.
<https://doi.org/10.1002/ca.10064>
- Maganaris, C. N., Baltzopoulos, V., & Sargeant, A. J. (2000). *In vivo measurement-based estimations of the human Achilles tendon moment arm.*
- Maganaris, C. N., & Paul, J. P. (2002). Tensile properties of the *in vivo* human gastrocnemius tendon. In *Journal of Biomechanics* (Vol. 35).
- Malliaras, P., Kamal, B., Nowell, A., Farley, T., Dhamu, H., Simpson, V., Morrissey, D., Langberg, H., Maffulli, N., & Reeves, N. D. (2013). Patellar tendon adaptation in relation to load-intensity and contraction type. *Journal of Biomechanics*, 46(11), 1893–1899.
<https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2013.04.022>
- Manal, K., Cowder, J. D., & Buchanan, T. S. (2013). Subject-specific measures of achilles tendon moment arm using ultrasound and video-based motion capture. *Physiological Reports*, 1(6), 1–8.
<https://doi.org/10.1002/phy2.139>
- Maroto-Izquierdo, S., Martín-Rivera, F., Nosaka, K., Beato, M., González-Gallego, J., & de Paz, J. A. (2023). Effects of submaximal and supramaximal accentuated eccentric loading on mass and function. *Frontiers in Physiology*, 14.
<https://doi.org/10.3389/fphys.2023.1176835>
- Marsh, B. S. (1935). *MUSCULAR FORCE AT DIFFERENT SPEEDS OF SHORTENING.*
- Marušič, J., Vatovec, R., Marković, G., & Šarabon, N. (2020). Effects of eccentric training at long-muscle length on architectural and functional characteristics of the hamstrings. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 30(11), 2130–2142.
<https://doi.org/10.1111/sms.13770>
- Marzilger, R., Legerlotz, K., Panteli, C., Bohm, S., & Arampatzis, A. (2018). Reliability of a semi-automated algorithm for the vastus lateralis muscle architecture measurement based on ultrasound images. *European Journal of Applied Physiology*, 118(2), 291–301. <https://doi.org/10.1007/s00421-017-3769-8>
- Massey, G. J., Balshaw, T. G., Maden-Wilkinson, T. M., Tillin, N. A., & Folland, J. P. (2017). The influence of patellar tendon and muscle-tendon unit stiffness on quadriceps explosive strength in man. *Experimental Physiology*, 102(4), 448–461.
<https://doi.org/10.1113/EP086190>
- Mcbride, J. M., Mccauley, G. O., & Cormie, P. (2008). Influence of preactivity and eccentric muscle activity on concentric performance during vertical jumping. *J Strength Cond Res*, 23(3), 750–757.
www.nscj-jscr.org
- McDaniel, J., Elmer, S. J., & Martin, J. C. (2010). The effect of shortening history on isometric and dynamic muscle function. *Journal of Biomechanics*, 43(4), 606–611.
<https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2009.10.041>
- Mclellan, C. P., Lovell, D. I., & Gass, G. C. (2011). The role of rate of force development on vertical jump performance. *J Strength Cond Res*, 25(2), 379–385. www.nscj-jscr.org
- Mcmahon, G. E., Morse, C. I., Burden, A., Winwood, K., & Lé, G. L. O. (2014). *IMPACT OF RANGE OF MOTION DURING ECOLOGICALLY VALID RESISTANCE TRAINING PROTOCOLS ON MUSCLE SIZE, SUBCUTANEOUS FAT, AND STRENGTH.*
www.nscj.com
- Mcmahon, G., Morse, C. I., Burden, A., Winwood, K., & Onambélé, G. L. (2014). Muscular adaptations and insulin-like growth factor-1 responses to resistance training are stretch-mediated. *Muscle and Nerve*, 49(1), 108–119.
<https://doi.org/10.1002/mus.23884>
- McManus, L., Lowery, M., Merletti, R., Søgaard, K., Besomi, M., Clancy, E. A., van

- Dieën, J. H., Hug, F., Wrigley, T., Besier, T., Carson, R. G., Disselhorst-Klug, C., Enoka, R. M., Falla, D., Farina, D., Gandevia, S., Holobar, A., Kiernan, M. C., McGill, K., ... Hodges, P. W. (2021). Consensus for experimental design in electromyography (CEDE) project: Terminology matrix. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 59. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2021.102565>
- Monte, A., & Franchi, M. v. (2023). Regional muscle features and their association with knee extensors force production at a single joint angle. *European Journal of Applied Physiology*, 123(10), 2239–2248. <https://doi.org/10.1007/s00421-023-05237-w>
- Monte, A., Maganaris, C., Baltzopoulos, V., & Zamparo, P. (2020). The influence of Achilles tendon mechanical behaviour on “apparent” efficiency during running at different speeds. *European Journal of Applied Physiology*, 120(11), 2495–2505. <https://doi.org/10.1007/s00421-020-04472-9>
- Monte, A., Tecchio, P., Nardello, F., Bachero-Mena, B., Ardigò, L. P., & Zamparo, P. (2023). The interplay between gastrocnemius medialis force–length and force–velocity potentials, cumulative EMG activity and energy cost at speeds above and below the walk to run transition speed. *Experimental Physiology*, 108(1), 90–102. <https://doi.org/10.1113/EP090657>
- Monte, A., & Zignoli, A. (2021). Muscle and tendon stiffness and belly gearing positively correlate with rate of torque development during explosive fixed end contractions. *Journal of Biomechanics*, 114. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2020.110110>
- Moore, C. A., Weiss, L. W., Schilling, B. K., Fry, A. C., Moore, A., Weiss, L., Schilling, B., Fry, A., & Li, Y. (2007). ACUTE EFFECTS OF AUGMENTED ECCENTRIC LOADING ON JUMP SQUAT PERFORMANCE. In *Journal of Strength and Conditioning Research* (Vol. 21, Issue 2).
- Moran, K. A., & Wallace, E. S. (2007). Eccentric loading and range of knee joint motion effects on performance enhancement in vertical jumping. *Human Movement Science*, 26(6), 824–840. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2007.05.001>
- Morin, J.-B., Jiménez-Reyes, P., Brughelli, M., & Samozino, P. (2018). *Jump height is a poor indicator of lower limb maximal power output: theoretical demonstration, experimental evidence and practical solutions.* <https://doi.org/10.31236/osf.io/6nxyu>
- Mornas, A., Hollville, E., Brocherie, F., Derouck, T., Racinais, S., & Guilhem, G. (2024). Test-retest reliability of gastrocnemius medialis fascicle force-length relationship. *Journal of Biomechanics*, 171. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2024.112170>
- Muramatsu, T., Muraoka, T., Kawakami, Y., Shibayama, A., & Fukunaga, T. (2002). *In vivo determination of fascicle curvature in contracting human skeletal muscles.* <http://www.jap.org>
- Muraoka, T., Muramatsu, T., Fukunaga, T., & Kanehisa, H. (2005). Elastic properties of human Achilles tendon are correlated to muscle strength. *Journal of Applied Physiology*, 99(2), 665–669. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00624.2004>
- Narici, M. v, Sirtori, M. D., Mastore, S., & Mogroni, P. (1991). The effect of range of motion and isometric pre-activation on isokinetic torques. In *Eur J Appl Physiol* (Vol. 62).
- Nikolaidou, M. E., Marzilger, R., Bohm, S., Mersmann, F., & Arampatzis, A. (2017). Operating length and velocity of human M. vastus lateralis fascicles during vertical jumping. *Royal Society Open Science*, 4(5), 1–15. <https://doi.org/10.1098/rsos.170185>

Nishiumi, D., Nishioka, T., Saito, H., Kurokawa, T., & Hirose, N. (2023). Associations of eccentric force variables during jumping and eccentric lower-limb strength with vertical jump performance: A systematic review. *PLoS ONE*, *18*(8 August).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0289631>

Noorkõiv, M., Nosaka, K., & Blazevich, A. J. (2014). Neuromuscular adaptations associated with knee joint angle-specific force change. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *46*(8), 1525–1537.
<https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000000269>

Noorkõiv, M., Nosaka, K., & Blazevich, A. J. (2015). Effects of isometric quadriceps strength training at different muscle lengths on dynamic torque production. *Journal of Sports Sciences*, *33*(18), 1952–1961.
<https://doi.org/10.1080/02640414.2015.1020843>

Nordez, A., Luc Gennisson, J., Casari, P., Catheline, S., Cornu, C., Nordez, A., Gennisson, J., Casari, P., Catheline, S., & Cornu, C. (2008). Characterization of muscle belly elastic properties during passive stretching using transient elastography. *Journal of Biomechanics*, *10*, pp. 3.033i
<https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2008.03.033i>

Oda, H., Sano, K., Kunimasa, Y., Komi, P. v., & Ishikawa, M. (2017). Neuromechanical Modulation of the Achilles Tendon During Bilateral Hopping in Patients with Unilateral Achilles Tendon Rupture, Over 1 Year After Surgical Repair. *Sports Medicine*, *47*(6), 1221–1230.
<https://doi.org/10.1007/s40279-016-0629-3>

Oliveira, A. S., Corvino, R. B., Caputo, F., Aagaard, P., & Denadai, B. S. (2016). Effects of fast-velocity eccentric resistance training on early and late rate of force development. *European Journal of Sport Science*, *16*(2), 199–205.
<https://doi.org/10.1080/17461391.2015.1010593>

Olszewski, K., Dick, T. J. M., & Wakeling, J. M. (2015). Achilles tendon moment arms: The importance of measuring at constant tendon load when using the tendon excursion method. *Journal of Biomechanics*, *48*(6), 1206–1209.
<https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2015.02.007>

Oranchuk, D., Neville, J. G., Storey, A. G., Nelson, A. R., & Cronin, J. B. (2020). Variability of concentric angle-specific isokinetic torque and impulse. *Physiol Meas.*, *41*(1).
<https://doi.org/10.1088/1361-6579/ab635e>

Pai S, A., Andrews, M. H., Gurchiek, R. D., Pincheira, P. A., Barbieri, M., Friedrich, T., Kogan, F., Gold, G. E., Mazzoli, V., Lichtwark, G. A., Delp, S. L., & Chaudhari, A. S. (2025). Hamstring muscle architecture and microstructure changes following Nordic hamstring exercise training and detraining. *Journal of Sport and Health Science*, *14*, 101070.
<https://doi.org/10.1016/j.jshs.2025.101070>

Pain, M. T. G., Young, F., Kim, J., & Forrester, S. E. (2013). The torque-velocity relationship in large human muscles: Maximum voluntary versus electrically stimulated behaviour. *Journal of Biomechanics*, *46*(4), 645–650.
<https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2012.11.052>

Pandy, M. G., & Zajac, F. E. (1991). OPTIMAL MUSCULAR COORDINATION STRATEGIES FOR JUMPING. In *PP 1 IO* (Vol. 24, Issue 1).

- Pang, B. S. F., & Ying, M. (2006). Sonographic Measurement of Achilles Tendons in Asymptomatic Subjects. *Journal of Ultrasound in Medicine*, 25(10), 1291–1296. <https://doi.org/10.7863/jum.2006.25.10.1291>
- Pękala, P. A., Henry, B. M., Ochała, A., Kopacz, P., Tatoń, G., Młyniec, A., Walocha, J. A., & Tomaszewski, K. A. (2017). The twisted structure of the Achilles tendon unraveled: A detailed quantitative and qualitative anatomical investigation. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 27(12), 1705–1715. <https://doi.org/10.1111/sms.12835>
- Pérez-Castilla, A., Rojas, F. J., Gómez-Martínez, F., & García-Ramos, A. (2021). Vertical jump performance is affected by the velocity and depth of the countermovement. *Sports Biomechanics*, 20(8), 1015–1030. <https://doi.org/10.1080/14763141.2019.1641545>
- Pérez-Castilla, A., Weakley, J., García-Pinillos, F., Rojas, F. J., & García-Ramos, A. (2021). Influence of countermovement depth on the countermovement jump-derived reactive strength index modified. *European Journal of Sport Science*, 21(12), 1606–1616. <https://doi.org/10.1080/17461391.2020.1845815>
- Peter Magnusson, S., Aagaard, P., Rosager, S., Dyhre-Poulsen, P., & Kjaer, M. (2001). Load-displacement properties of the human *triceps surae* aponeurosis *in vivo*. *Journal of Physiology*, 531(1), 277–288. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.2001.0277j.x>
- Pette, Dirk., Fürst, D. ., & Blaustein, M. P. . (1999). *Reviews of physiology, biochemistry and pharmacology*. 138, *Special issue on the third filament system*. Springer.
- Piazzesi, G., Reconditi, M., Linari, M., Lucii, L., Bianco, P., Brunello, E., Decostre, V., Stewart, A., Gore, D. B., Irving, T. C., Irving, M., & Lombardi, V. (2007). Skeletal Muscle Performance Determined by Modulation of Number of Myosin Motors Rather Than Motor Force or Stroke Size. *Cell*, 131(4), 784–795. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.09.045>
- Pincheira, P. A., Boswell, M. A., Franchi, M. v., Delp, S. L., & Lichtwark, G. A. (2022). Biceps femoris long head sarcomere and fascicle length adaptations after 3 weeks of eccentric exercise training. *Journal of Sport and Health Science*, 11(1), 43–49. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2021.09.002>
- Pinel, S., Kelp, N. Y., Bugeja, J. M., Bolsterlee, B., Hug, F., & Dick, T. J. M. (2021). Quantity versus quality: Age-related differences in muscle volume, intramuscular fat, and mechanical properties in the *triceps surae*. *Experimental Gerontology*, 156. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2021.111594>
- Pommerell, F. (2025). *Etude des déterminants et modélisation biomécanique de la capacité de production de force en saut vertical*.
- Potier, T. G., Alexander, C. M., & Seynnes, O. R. (2009). Effects of eccentric strength training on biceps femoris muscle architecture and knee joint range of movement. *European Journal of Applied Physiology*, 105(6), 939–944. <https://doi.org/10.1007/s00421-008-0980-7>
- Pun, C., Syed, A., & Rassier, D. E. (2010). History-dependent properties of skeletal muscle myofibrils contracting along the ascending limb of the force-length relationship. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1680), 475–484. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1579>
- Quinlan, J. I., Franchi, M. V., Gharahdaghi, N., Badiali, F., Francis, S., Hale, A., Phillips, B. E., Szewczyk, N., Greenhaff, P. L., Smith, K., Maganaris, C., Atherton, P. J., & Narici, M. V. (2021). Muscle and tendon adaptations to

moderate load eccentric vs. concentric resistance exercise in young and older males. *GeroScience*, 43(4), 1567–1584. <https://doi.org/10.1007/s11357-021-00396-0>

Raiteri, B. J., Cresswell, A. G., & Lichtwark, G. A. (2016). Three-dimensional geometrical changes of the human tibialis anterior muscle and its central aponeurosis measured with three-dimensional ultrasound during isometric contractions. *PeerJ*, 2016(7). <https://doi.org/10.7717/peerj.2260>

Raiteri, B. J., Lauret, L., & Hahn, D. (2024). Residual force depression is not related to positive muscle fascicle work during submaximal voluntary dorsiflexion contractions in humans Key points. *The Journal of Physiology*, 602, 1085–1103. <https://doi.org/10.1113/JP285703#support-information-section>

Rajagopal, A., Dembia, C. L., DeMers, M. S., Delp, D. D., Hicks, J. L., & Delp, S. L. (2016). Full-Body Musculoskeletal Model for Muscle-Driven Simulation of Human Gait. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 63(10), 2068–2079. <https://doi.org/10.1109/TBME.2016.2586891>

Ramsey, R. W., & Street, S. F. (1940). The isometric length-tension diagram of isolated skeletal muscle fibers of the frog. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, 15(1), 11–34. <https://doi.org/10.1002/jcp.1030150103>

Randhawa, A., Jackman, M. E., & Wakeling, J. M. (2013). Muscle gearing during isotonic and isokinetic movements in the ankle plantarflexors. *European Journal of Applied Physiology*, 113(2), 437–447. <https://doi.org/10.1007/s00421-012-2448-z>

Reeves, N. D., & Cooper, G. (2017). Is human Achilles tendon deformation greater in regions where cross-sectional area is smaller? *Journal of Experimental Biology*,

220(9), 1634–1642. <https://doi.org/10.1242/jeb.157289>

Reeves, N. D., & Narici, M. v. (2003). Behavior of human muscle fascicles during shortening and lengthening contractions *in vivo*. *Journal of Applied Physiology*, 95(3), 1090–1096. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01046.2002>

Rissmann, L.-F., Raiteri, B. J., Seiberl, W., Siebert, T., & Hahn, D. (2025). The stretch-shortening cycle effect is not associated with cortical or spinal excitability modulations. *The Journal of Physiology*, 603, 3987–4004. <https://doi.org/10.1113/JP287508#support-information-section>

Roberts, T. J., & Konow, N. (2013). How tendons buffer energy dissipation by muscle. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 41(4), 186–193. <https://doi.org/10.1097/JES.0b013e3182a4e6d5>

Robin, M. (2022). *Analyse de la production de puissance maximale au cours du sprint final en cyclisme sur route: apport de l'étude du comportement muscle-tendon.*

Rossato, J., Tucker, K., Avrillon, S., Lacourpaille, L., Holobar, A., & Hug, F. (2022). Less common synaptic input between muscles from the same group allows for more flexible coordination strategies during a fatiguing task. *Journal of Neurophysiology*, 127(2), 421–433. <https://doi.org/10.1152/jn.00453.2021>

Sánchez-Sixto, A., Harrison, A. J., & Floría, P. (2018). Larger countermovement increases the jump height of countermovement jump. *Sports*, 6(4). <https://doi.org/10.3390/sports6040131>

Sano, K., Ishikawa, M., Nobue, A., Danno, Y., Akiyama, M., Oda, T., Ito, A., Hoffrén, M., Nicol, C., Locatelli, E., & Komi, P. v. (2013). Muscle-tendon interaction and EMG profiles of world class endurance runners

- during hopping. *European Journal of Applied Physiology*, 113(6), 1395–1403. <https://doi.org/10.1007/s00421-012-2559-6>
- Schenau, I., Bobbert, G. J. ;, & de Haan, M. F. ; (1997). *VU Research Portal Does elastic energy enhance work and efficiency in the stretch-shortening cycle?*
- Seiberl, W., Hahn, D., Power, G. A., Fletcher, J. R., & Siebert, T. (2021). Editorial: The Stretch-Shortening Cycle of Active Muscle and Muscle-Tendon Complex: What, Why and How It Increases Muscle Performance? In *Frontiers in Physiology* (Vol. 12). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fphys.2021.693141>
- Seynnes, O. R., Bojsen-Møller, J., Albracht, K., Arndt, A., Cronin, N. J., Finni, T., & Magnusson, S. P. (2015). Ultrasound-based testing of tendon mechanical properties: a critical evaluation. *J Appl Physiol*, 118, 133–141. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00849.2014>-In
- Seynnes, O. R., & Cronin, N. J. (2020). Simple muscle architecture analysis (SMA): An ImageJ macro tool to automate measurements in B-mode ultrasound scans. *PLoS ONE*, 15(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229034>
- Seynnes, O. R., Erskine, R. M., Maganaris, C. N., Longo, S., Simoneau, E. M., Grosset, J. F., & Narici, M. v. (2009). Training-induced changes in structural and mechanical properties of the patellar tendon are related to muscle hypertrophy but not to strength gains. *J Appl Physiol*, 107, 523–530. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00213.2009>-To
- Seynnes, O. R., Kamandulis, S., Kairaitis, R., Helland, C., Campbell, E.-L., Brazaitis, M., Skurvydas, A., & Narici, M. v. (2013). Effect of androgenic-anabolic steroids and heavy strength training on patellar tendon morphological and mechanical properties. *J Appl Physiol*, 115, 84–89. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01417.2012>-Combined
- Sheppard, J., Newton, R., & Mcguigan, M. (2007). The Effect of Accentuated Eccentric Load on Jump Kinetics in High-Performance Volleyball Players. In *International Journal of Sports Science & Coaching* (Vol. 2, Issue 3).
- Shinder, Jason., O’Keefe, Michael., & Taylor, Lili. (2008). *The poem I turn to : actors & directors present poems that inspire them*. Sourcebooks MediaFusion.
- Siebert, T., Rode, C., Herzog, W., Till, O., & Blickhan, R. (2008). Nonlinearities make a difference: Comparison of two common Hill-type models with real muscle. *Biological Cybernetics*, 98(2), 133–143. <https://doi.org/10.1007/s00422-007-0197-6>
- Stenroth, L., Peltonen, J., Cronin, N. J., Sipilä, S., & Finni, T. (2012). Age-related differences in Achilles tendon properties and triceps surae muscle architecture in vivo. *Journal of Applied Physiology*, 113(10), 1537–1544. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00782.2012>
- Su, E. Y. S., Carroll, T. J., Farris, D. J., & Lichtwark, G. (2024). Increased force and elastic energy storage are not the mechanisms that improve jump performance with accentuated eccentric loading during a constrained vertical jump. *PLoS ONE*, 19(8 August). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0308226>
- Su, E. Y. S., Carroll, T. J., Farris, D. J., & Lichtwark, G. A. (2023). Musculoskeletal simulations to examine the effects of accentuated eccentric loading (AEL) on jump height. *PeerJ*, 11. <https://doi.org/10.7717/peerj.14687>

Tardieu, C., Tabary, J. C., De, E. H., Tour, L. A., Tabary, C., & Tardieu, G. (1977). The relationship between sarcomere length in the soleus and tibialis anterior and the articular angle of the tibia-calcaneum in cats during growth. In *J. Anat* (Vol. 124, Issue 3).

Tecchio, P., Raiteri, B. J., & Hahn, D. (2023). *Eccentric exercise ≠ eccentric contraction*. <https://doi.org/10.1101/2023.11.23.568422>

Thorstensson, A., Grimby, G., & Karlsson, J. (1976). Force-velocity relations and fiber composition in human knee extensor muscles. In *JOURNAL OF APPLIED PHYSIOLOGY* (Vol. 40, Issue 1).

Tillin, N. A., Pain, M. T. G., & Folland, J. P. (2013). Identification of contraction onset during explosive contractions. Response to Thompson *et al.* “Consistency of rapid muscle force characteristics: Influence of muscle contraction onset detection methodology” [J Electromyogr Kinesiol 2012;22(6):893-900]. In *Journal of Electromyography and Kinesiology* (Vol. 23, Issue 4, pp. 991-994). <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2013.04.015>

Trappe, S., Luden, N., Minchev, K., Raue, U., Jemiolo, B., & Trappe, T. A. (2015). Skeletal muscle signature of a champion sprint runner. *J Appl Physiol*, 118, 1460-1466. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00037.2015>.-We

Uchida, T. K. ., & Delp, S. L. . (2021). *Biomechanics of Movement: The Science of Sports, Robotics, and Rehabilitation*. MIT Press.

Ueno, H., Suga, T., Takao, K., Tanaka, T., Miyake, Y., Kusagawa, Y., Terada, M., Nagano, A., & Isaka, T. (2021). Association between patellar tendon moment arm and running performance in endurance runners. *Physiological Reports*, 9(15). <https://doi.org/10.14814/phy2.14981>

Van den Bogert, A. J., Gerritsen, K. G. M., & Cole, G. K. (1998). Human muscle modelling from a user's perspective. In *Journal of Electromyography and Kinesiology* (Vol. 8).

van der Zee, T. J., & Kuo, A. D. (2022). TimTrack: A drift-free algorithm for estimating geometric muscle features from ultrasound images. *PLoS ONE*, 17(3 March). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0265752>

van der Zee, T. J., Tecchio, P., Hahn, D., & Raiteri, B. J. (2024). *UltraTimTrack: a Kalman-filter-based algorithm to track muscle fascicles in ultrasound image sequences*. <https://doi.org/10.1101/2024.08.07.607010>

Van, G. J., & Schenau, I. (1989). Target article from rotation to translation: constraints on multi-joint movements and the unique action of bi-articular muscles *. In *Human Movement Science* (Vol. 8).

Van, G. J., Schenau, I., Bobbert, M. F., & Rozendal, R. H. (1987). The unique action of bi-articular muscles in complex movements. In *J. Anat* (Vol. 155).

van Hooren, B., Panayiotis Teratsias, X., & Hodson-Tole, E. F. (2020). Ultrasound imaging to assess skeletal muscle architecture during movements: a systematic review of methods, reliability, and challenges. *J Appl Physiol*, 128, 978-999. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00835.2019>.-B-mode

van Hooren, B., Vanwanseele, B., van Rossom, S., Teratsias, P., Willems, P., Drost, M., & Meijer, K. (2022). Muscle forces and fascicle behavior during three hamstring exercises. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 32(6), 997-1012. <https://doi.org/10.1111/sms.14158>

van Hooren, B., & Zolotarjova, J. (2017). The difference between countermovement and squat jump performances: a review of underlying mechanisms with practical

applications. *J Strength Cond Res*, 31(7), 2011–2020. www.nscs.com

Vandewalle, H., Peres, G., Heller, J., Panel, J., & Monod, H. (1987). Force-velocity relationship and maximal power on a cycle ergometer Correlation with the height of a vertical jump. In *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology* (Vol. 56).

Vickers, A. J. (2001). The use of percentage change from baseline as an outcome in a controlled trial is statistically inefficient: a simulation study. In *BMC Medical Research Methodology* (Vol. 1, Issue 6). <http://www.biomedcentral.com/1471-2288/1/6>

Visser, J. J., Hoogkamer, J. E., Bobbert, M. F., & Huijing, P. A. (1990). Length and moment arm of human leg muscles as a function of knee and hip-joint angles. In *European Applied Physiology and Occupational Physiology* (Vol. 61).

Wakahara, T., Kanehisa, H., Kawakami, Y., & Fukunaga, T. (2009). Effects of knee joint angle on the fascicle behavior of the gastrocnemius muscle during eccentric plantar flexions. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 19(5), 980–987. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2008.05.008>

Wakeling, J. M., Blake, O. M., Wong, I., Rana, M., & Lee, S. S. M. (2011). Movement mechanics as a determinate of muscle structure, recruitment and coordination. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1570), 1554–1564. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0294>

Wakeling, J. M., Jackman, M., & Namburete, A. I. (2013). The Effect of External Compression on the Mechanics of Muscle Contraction. In *Journal of Applied Biomechanics* (Vol. 29). www.JAB-Journal.com

Walker, S., Trezise, J., Haff, G. G., Newton, R. U., Häkkinen, K., & Blazevich, A. J. (2020).

Increased fascicle length but not patellar tendon stiffness after accentuated eccentric-load strength training in already-trained men. *European Journal of Applied Physiology*, 120(11), 2371–2382. <https://doi.org/10.1007/s00421-020-04462-x>

Wang, J. H. C. (2006). Mechanobiology of tendon. In *Journal of Biomechanics* (Vol. 39, Issue 9, pp. 1563–1582). <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2005.05.011>

Wang, K., McCarter, R., Wright, J., Beverly, J., & Ramirez-Mitchell, R. (1993). *Viscoelasticity of the sarcomere matrix of skeletal muscles The titin-myosin composite filament is a dual-stage molecular spring.*

Werkhausen, A., Albracht, K., Cronin, N. J., Meier, R., Bojsen-Møller, J., & Seynnes, O. R. (2017). Modulation of muscle-tendon interaction in the human *triceps surae* during an energy dissipation task. *Journal of Experimental Biology*, 220(22), 4141–4149. <https://doi.org/10.1242/jeb.164111>

Werkhausen, A., Cronin, N. J., Albracht, K., Bojsen-Møller, J., & Seynnes, O. R. (2019). Distinct muscle-tendon interaction during running at different speeds and in different loading conditions. *J Appl Physiol*, 127, 246–253. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00710.2018>.-The

Werkhausen, A., Cronin, N. J., Albracht, K., Paulsen, G., Larsen, A. v., Bojsen-Møller, J., & Seynnes, O. R. (2019). Training-induced increase in Achilles tendon stiffness affects tendon strain pattern during running. *PeerJ*, 2019(4). <https://doi.org/10.7717/peerj.6764>

Werkhausen, A., Gløersen, Ø., Nordez, A., Paulsen, G., Bojsen-Møller, J., & Seynnes, O. R. (2022). Rate of force development relationships to muscle architecture and contractile behavior in the human vastus lateralis. *Scientific Reports*, 12(1).

<https://doi.org/10.1038/s41598-022-26379-5>

Werkhausen, A., Gløersen, Ø., Nordez, A., Paulsen, G., Bojsen-Møller, J., & Seynnes, O. R. (2023). Linking muscle architecture and function *in vivo*: conceptual or methodological limitations? *PeerJ*, 11. <https://doi.org/10.7717/peerj.15194>

Wiesinger, H. P., Kösters, A., Müller, E., & Seynnes, O. R. (2015). Effects of Increased Loading on *in vivo* Tendon Properties: A Systematic Review. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 47(9), 1885–1895. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000000603>

Wiesinger, H. P., Rieder, F., Kösters, A., Müller, E., & Seynnes, O. R. (2016). Are Sport-Specific Profiles of Tendon Stiffness and Cross-Sectional Area Determined by Structural or Functional Integrity? *PLoS ONE*, 11(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158441>

Williams, K. J., Chapman, D. W., Phillips, E. J., & Ball, N. B. (2018). LOAD-POWER relationship during a countermovement jump: A joint level analysis. *Journal of Strength and Conditioning Research*, 32(4), 955–961. <https://doi.org/10.1519/JSC.0000000000002432>

Wisdish, S. J., Rice, H. M., & Farris, D. J. (2025). Torque–angle relationships of human toe flexor muscles highlight their capacity for propulsion in gait. *Journal of Experimental Biology*, 228(1). <https://doi.org/10.1242/jeb.249816>

Wolf, M., Androulakis-Korakakis, P., Fisher, J., Schoenfeld, B., & Steele, J. (2022). Partial vs full range of motion resistance training. <https://doi.org/10.51224/SRXIV.198>

Wolf, M., Androulakis-Korakakis, P., Fisher, J., Schoenfeld, B., & Steele, J. (2023). Partial Vs Full Range of Motion Resistance Training: A Systematic Review and Meta-

Analysis. *International Journal of Strength and Conditioning*, 3(1). <https://doi.org/10.47206/ijsc.v3i1.182>

Wolf, M., Korakakis, P. A., Roberts, M. D., Plotkin, D. L., Franchi, M. v., Contreras, B., Henselmans, M., Larsen, S., & Schoenfeld, B. J. (2025). Does longer-muscle length resistance training cause greater longitudinal growth in humans? A systematic review. In *Sports Medicine and Health Science*. KeAi Communications Co. <https://doi.org/10.1016/j.smhs.2025.03.001>

Wong, J. D., Bobbert, M. F., van Soest, A. J., Gribble, P. L., & Kistemaker, D. A. (2016). Optimizing the distribution of leg muscles for vertical jumping. *PLoS ONE*, 11(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150019>

Xu, J., Hug, F., & Fu, S. N. (2016). Stiffness of individual quadriceps muscle assessed using ultrasound shear wave elastography during passive stretching. *Journal of Sport and Health Science*, 7(2), 245–249. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2016.07.001>

Xu, J., Turner, A., Comfort, P., Harry, J. R., McMahon, J. J., Chavda, S., & Bishop, C. (2023). A Systematic Review of the Different Calculation Methods for Measuring Jump Height During the Countermovement and Drop Jump Tests. In *Sports Medicine* (Vol. 53, Issue 5, pp. 1055–1072). Springer Science and Business Media Deutschland GmbH. <https://doi.org/10.1007/s40279-023-01828-x>

Zajac, F. E. (1989). *Muscle and tendon: properties, models, scaling, and application to biomechanics and motor control*.

Zajac, F. E., Neptune, R. R., & Kautz, S. A. (2003). *Biomechanics and muscle coordination of human walking Part II: Lessons from dynamical simulations and clinical*

implications.

www.elsevier.com/locate/gaitpost

Zhou, G. Q., & Zheng, Y. P. (2015). Automatic Fascicle Length Estimation on Muscle Ultrasound Images With an

Orientation-Sensitive Segmentation. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 62(12), 2828–2836. <https://doi.org/10.1109/TBME.2015.2445345>

Titre : Influence des propriétés mécaniques musculaires et tendineuses sur les interactions muscle-tendon et la performance lors de tâches plurisegmentaires

Mots clés : échographie, relation moment-longueur, raideur tendineuse, saut vertical, entraînement excentrique, expertise

Résumé : Il est communément admis dans la littérature que les comportements du muscle et du tendon sont dissociés. De même, les propriétés mécaniques musculaires et tendineuses varient selon les individus et les systèmes muscle-tendon étudiés, et peu d'études se sont focalisées sur le rôle de ces dernières sur le comportement des faisceaux musculaires lors de tâches plurisegmentaires. Ce travail de thèse cherche à mieux comprendre comment les propriétés mécaniques musculaires et tendineuses influencent, voire modifient, les interactions muscle-tendon, et ainsi conduisent à une amélioration de la performance motrice. Pour répondre à ces objectifs, nous avons mis en place trois études expérimentales au cours desquelles nous avons mesuré le comportement des faisceaux musculaires du *gastrocnemius medialis* (GM) et/ou du *vastus lateralis* (VL) lors de tâches mono- et plurisegmentaires, à l'aide de l'échographie.

Premièrement, nous avons mis en évidence qu'un entraînement excentrique en heel drop induisant un faible allongement des faisceaux du GM, couplé

à une augmentation du moment de force et de la raideur tendineuse, ne permettait pas de modifier le comportement des faisceaux lors de tâches explosives, de la course, ou du saut vertical.

Deuxièmement, nous avons montré que lors d'un mouvement d'extension de genou, la vitesse articulaire n'altérait pas la longueur optimale du VL, tandis que l'angle optimal était modifié. Nous avons aussi mis en évidence que la réalisation d'une pré-activation avant la contraction pouvait induire des modifications de la longueur optimale, et une diminution du moment de force maximal dans le cas d'une pré-activation isométrique.

Troisièmement, nous avons montré que la performance en saut vertical était influencée par une amélioration de l'effet catapulte sur le GM, ainsi qu'à une modification du comportement des faisceaux du VL, leur permettant d'être à des longueurs plus optimales pour produire de la force. Cette optimisation des interactions muscle-tendon était intimement liée à une modification de la cinématique de saut.

Title: Influence of muscle and tendon mechanical properties on muscle-tendon interactions and multi-articular task performance

Keywords: ultrasound, torque-length relationship, tendon stiffness, vertical jump, eccentric training, expertise

Abstract: It is generally known in the literature that the muscle and tendon display a dissociated behaviour during tasks. Also, muscle and tendon mechanical properties differ among individuals and among the muscle-tendon units analysed. Only a few studies have tried to determine the role of these properties in muscle fascicle behaviour during multi-articular tasks. Therefore, this work aimed to determine how the muscle and tendon mechanical properties affect muscle-tendon interactions, and enable an increase in performance. For that purpose, we conducted three experiments in which we measured with ultrasound the fascicle behaviour of the *gastrocnemius medialis* (GM) and/or the *vastus lateralis* (VL) during mono- and multi-articular tasks.

First, we highlighted that a heel drop eccentric training programme, inducing a slight increase in GM's fascicle length, paired with an increase in

maximal torque and tendon stiffness, did not modify the fascicle behaviour during explosive tasks, running, or vertical jumping.

Second, we found an alteration of the optimal angle at increased velocities during a knee extension task, without inducing changes in the VL optimal length. Also, we highlighted that pre-activation prior to an isokinetic contraction could induce changes in fascicle optimal length, but also a reduction in maximal torque in the case of an isometric pre-activation.

Third, we demonstrated that vertical jump performance is linked to an increase in the catapult effect on the GM, but also to an alteration of the VL's fascicle behaviour during the jump, enabling them to be at more favourable lengths to produce force. These muscle-tendon optimisations were closely linked to a change in kinematics during the task.