

THÈSE DE DOCTORAT

Soutenue à Aix-Marseille Université
Le 29 novembre 2021 par

Arnaud HAYS

Vers une nouvelle classification des sports intermittents irréguliers : typologie des sports et mécanismes physiologiques sollicités

Discipline

Sciences du Mouvement Humain

Spécialité

Sciences du Mouvement Humain

École doctorale

ED 463

Laboratoire/Partenaires de recherche

UMR 7287 Institut des sciences du
Mouvement (EJ Marey)



Composition du jury

Guy THIBAULT	Rapporteur
Institut national du sport du Québec	
Laurent BOSQUET	Rapporteur
Université de Poitier	
Guillaume MILLET	Examineur
Université de Saint-Étienne	
Nathalie BOISSEAU	Examineur
Université de Clermont Auvergne	
Serge BERTHOIN	Président du jury
Université de Lille	
Denis BERTIN	Directeur de thèse
Aix-Marseille Université	
Jeanick BRISSWALTER	Co-directeur de thèse
Université Côte d'Azur	

Affidavit

Je soussigné, Arnaud Hays, déclare par la présente que le travail présenté dans ce manuscrit est mon propre travail, réalisé sous la direction scientifique de Mr Denis Bertin et Mr Jeanick Brisswalter, dans le respect des principes d'honnêteté, d'intégrité et de responsabilité inhérents à la mission de recherche. Les travaux de recherche et la rédaction de ce manuscrit ont été réalisés dans le respect à la fois de la charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et de la charte d'Aix-Marseille Université relative à la lutte contre le plagiat.

Ce travail n'a pas été précédemment soumis en France ou à l'étranger dans une version identique ou similaire à un organisme examinateur.

Fait à Marseille, le 17 septembre 2021



Cette œuvre est mise à disposition selon les termes de la [Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Liste de publications

1) Liste des publications^a réalisées dans le cadre du projet de thèse :

- a. **Understanding the Physiological Requirements of the Mountain Bike Cross-Country Olympic Race Format.** Hays, A., Devys, S., Bertin, D., Marquet, L., and Brisswalter, J. (2018). *Front. Physiol.* 9. doi :10.3389/fphys.2018.01062.
- b. **Physiological and mechanical indices serving the new XCO mountain bike performance** Hays, A., Nicol, C., Hardouin, R., Bertin, D. and Brisswalter, J. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 1–6. doi :10.1123/ijsp.2020-0319.

^a Cette liste comprend les articles publiés, les articles soumis à publication et les articles en préparation ainsi que les livres, chapitres de livre et/ou toutes formes de valorisation des résultats des travaux propres à la discipline du projet de thèse. La référence aux publications doit suivre les règles standards de bibliographie et doit être conforme à la charte des publications d'AMU.

Résumé

Dans le domaine sportif, l'intermittent correspond à une alternance de périodes de forte intensité avec des périodes de faible intensité, voire de repos. Il existe cependant deux types d'exercices intermittents : le format classiquement utilisé à l'entraînement se caractérise par un rythme bien établi entre les phases de travail et de récupération alors qu'un format que nous qualifierons d'*intermittent irrégulier ou stochastique* caractériserait davantage la réalité de disciplines sportives telles que les sports collectifs, les sports de type duel ou de pleine nature. L'intermittent irrégulier se définit comme une succession de phases de travail et de récupération, dont les durées et les intensités varient constamment au cours de l'exercice.

L'état de l'art montre que la nomenclature et les études scientifiques actuelles sur l'intermittent sont essentiellement centrées sur le format dit classique de celui-ci. De surcroît, les classifications proposées des exercices intermittents s'appuient essentiellement sur les durées et intensités de chacune des phases sans tenir compte des mécanismes physiologiques et métaboliques sollicités. Ces classifications ne s'appliquent pas à la complexité de l'*intermittent irrégulier*. De plus, l'existence de liens établis entre les réponses à l'exercice intermittent et la fréquence cardiaque ou la $\dot{V}O_2$ ne suffit pas à caractériser la richesse des ajustements cardio-respiratoires et métaboliques associés à ce type d'exercice.

L'objectif de ce travail de thèse était d'améliorer notre compréhension des exercices intermittents que nous avons qualifiés d'irréguliers et de les classer sur la base des réponses physiologiques enregistrées chez des sportifs de haut niveau. En particulier, nous avons cherché à classer les exercices intermittents sur la base des facteurs systémiques sollicités et des possibles mécanismes cellulaires mis en jeu. L'étude de 4 disciplines typiques de l'intermittent que sont le VTT moderne, le handball, le squash et la voile a permis de définir l'intermittent irrégulier comme un type d'exercice favorisant l'ajustement fin des processus métaboliques sollicités. Nos données ont ainsi révélé chez les sportifs de haut niveau l'existence d'ajustements suffisamment fins de « l'irrégularité » de leur exercice intermittent pour arriver à préserver une sollicitation physiologique équilibrée. Pour comprendre ces ajustements, nous avons créé un modèle métabolique basé sur la compartimentation et la cinétique des mécanismes cellulaires afin d'aborder de façon plus spécifique la physiologie de l'exercice intermittent chez des sportifs entraînés. Ce modèle métabolique a abouti à une classification qui nous semble constituer un outil pertinent pour appréhender les adaptations des sportifs, notamment de haut niveau. Cet outil devrait aider les entraîneurs à adapter de façon plus spécifique leurs entraînements en vue du développement des qualités anaérobie ou aérobie nécessaires à une discipline intermittente donnée. Ce premier travail ouvre le champ à d'autres recherches visant à affiner notre outil de classification et d'entraînement des exercices intermittents irréguliers.

Abstract

In sports, intermittent exercise is defined as alternating periods of high intensity with periods of low intensity or even rest. However, there are two types of intermittent exercise: the format classically used in training is characterized by a pre-defined rhythm of work and recovery phases, whereas a format that we will call *irregular intermittent* would characterize more the reality of sports disciplines such as team sports, duel type sports or outdoor sports. Irregular intermittent is defined as a succession of work and recovery phases, the duration and intensity of which vary constantly during the exercise.

The state-of-the-art shows that the current nomenclature and scientific studies on intermittent exercise are essentially centered on its so-called classical format. Furthermore, the proposed classifications of intermittent exercise are based essentially on the durations and intensities of each phase without considering the physiological and metabolic mechanisms involved. These classifications do not apply to the complexity of the irregular type of intermittent exercise. Furthermore, the existence of established relationships between intermittent exercise responses and heart rate or $\dot{V}O_2$ is insufficient to characterize the richness of cardiorespiratory and metabolic adjustments associated with this type of exercise.

The objective of this thesis was to improve our understanding of intermittent exercise, which we have qualified as irregular, and to classify it based on physiological responses recorded in high-level athletes. In particular, we sought to classify intermittent exercise on the basis of the systemic factors involved and the possible cellular mechanisms at play. The study of 4 typical intermittent disciplines, i.e. modern mountain biking, handball, squash and sailing, allowed us to define irregular intermittent exercise as a type of exercise that favors the fine tuning of the metabolic processes involved. Our data thus revealed in high-level athletes the existence of sufficiently fine adjustments of the “irregularity” of their intermittent exercise to manage to preserve a balanced physiological solicitation. To understand these adjustments, we have created a metabolic model based on the compartmentalization and kinetics of cellular mechanisms to address more specifically the physiology of intermittent exercise in trained athletes. This metabolic model has led to a classification which we believe to be a relevant tool for understanding the adaptations of athletes, particularly at high level. This tool should help coaches to adapt their training more specifically to the development of the anaerobic and/or aerobic qualities necessary for a given intermittent discipline. This first work opens the field for further research to refine our classification and training tool for irregular intermittent exercise.

Remerciements

Il me sera très difficile de remercier tout le monde, car c'est grâce à l'aide de nombreuses personnes que j'ai pu mener cette thèse à son terme. Mais j'aimerais cependant remercier toute l'équipe du Technosport qui m'a aidé et mes proches qui m'ont soutenu.

Je voudrais en particulier remercier grandement mon directeur de thèse, Denis Bertin, pour son aide bien sûr, mais aussi pour m'avoir permis de réaliser cette thèse et surtout je le remercie de m'avoir donné l'un des piliers de la réussite : la confiance, que tu m'as accordée et m'accordes encore.

Je remercie également mon co-directeur de thèse Jeanick Brisswalter pour ses conseils et ses connaissances qu'il a partagées avec moi. Je le remercie surtout de m'avoir donné un des autres piliers de la réussite : la passion, celle de la recherche pour la performance et celle pour la connaissance.

Je tiens à remercier grandement aussi Caroline Nicol qui m'a donné tellement de temps pour m'aider à rédiger cette thèse et m'accompagner dans cette histoire. Je te remercie d'avoir été ce pilier oh combien important, celui du soutien à chaque moment, celui de l'écoute et de l'encouragement.

Au-delà de tous les apports de connaissances et de méthodologie, les trois piliers qu'ils m'ont apportés m'ont permis d'aller au bout de cette thèse, mais bien plus encore, cela m'a permis de construire un socle solide pour l'avenir.

Je tiens aussi à remercier Guy Thibault et Laurent Bosquet qui m'ont fait l'honneur d'être rapporteurs de ce manuscrit de thèse et je remercie Nathalie Boisseau, Guillaume Millet et Serge Berthoin d'avoir accepté de participer à mon jury de thèse.

Mes derniers remerciements vont du fond du cœur au docteur Joël Coste, remerciements qu'il serait trop long d'écrire. Sans toi cette thèse n'aurait jamais pu commencer et encore moins finir. Alors merci à toi, car c'est bien plus qu'un pilier que tu m'as apporté.

Table des matières

	Page
Affidavit	1
Liste de publications	2
Résumé	3
Abstract	4
Remerciements	5
Table des matières	6
Liste des abréviations utilisées	9
CHAPITRE I : L'INTERMITTENT	10
1. Les caractéristiques de l'intermittent	10
1.1. Définition et historique	10
1.2. Comparaison des exercices continus et intermittents	14
1.3. Principales classifications des exercices intermittents	18
1.4. Vers une évolution des classifications des exercices intermittents	22
2. Les mécanismes physiologiques systémiques en intermittent	29
2.1. Les réponses cardiaques aux différents exercices intermittents	29
2.1.1. Réponses cardio-vasculaires instantanées à l'exercice aérobic	29
2.1.2. Adaptations cardio-vasculaires spécifiques à l'entraînement intermittent	36
2.2. Les réponses respiratoires aux différents exercices intermittents	45
2.2.1. Les réponses ventilatoires	45
2.2.2. Les apports d'oxygène aux différents types d'exercices intermittents	47
3. Objectifs et hypothèses de travail	68
CHAPITRE II : VTT XCO, SPORT INTERMITTENT IRRÉGULIER PAR EXCELLENCE	73
1. Le VTT cross-country (XCO) moderne	73
2. Étude 1 : Compréhension des exigences physiologiques requises par le format actuel des courses de VTT olympiques	75
2.1. Résumé	75
2.2. Introduction	77
2.3. Méthodologie	78
2.4. Résultats	81
2.5. Discussion	85
2.6. Points clés à retenir	88
3. Étude 2 : Indices physiologiques et mécaniques au service du nouveau format olympique de la performance en vélo tout terrain	89
3.1. Résumé	89
3.2. Introduction	90
3.3. Matériels et méthodes	91
3.4. Résultats	94

3.5. Discussion	97
3.6. Recommandations pratiques	100
3.7. Points clés à retenir	101
4. Discussion : Le VTT XCO une discipline intermittente irrégulière	102
CHAPITRE III : APPLICATION DE LA CLASSIFICATION DES EXERCICES INTERMITTENTS AUX DISCIPLINES SPORTIVES	105
1. Classification du VTT XCO	105
2. Étude complémentaire de trois autres disciplines	106
2.1. Introduction	106
2.2. Participants	106
2.3. Protocoles expérimentaux et résultats	107
2.3.1. En laboratoire	107
2.3.2. En condition écologique	108
2.3.2.1. Voile	108
2.3.2.2. Handball	109
2.3.2.3. Squash	110
3. Classification des disciplines	111
4. Discussion sur la classification	113
CHAPITRE IV : VERS UN AUTRE REGARD DU MÉTABOLISME DE L'INTERMITTENT	117
1. Le métabolisme cellulaire	117
1.1. Rappel sur l'anabolisme et le catabolisme de l'ATP	119
1.2. Un modèle métabolique de l'intermittent	121
2. Vers une explication métabolique de la classification des quatre disciplines sportives étudiées	133
2.1. Schématisation du métabolisme cellulaire	133
2.2. Schématisation de la dynamique	134
2.3. La classification de l'intermittent irrégulier vue au travers du modèle métabolique	138
3. Limites et perspectives	145
LISTE DES FIGURES	146
LISTE DES TABLEAUX	151
RÉFÉRENCES	152

« Mais je laisserai le peu que j'ai appris s'exprimer dans la journée
afin que quelqu'un de mieux que moi puisse deviner la vérité, et
dans son travail puisse prouver et réprimander mon erreur. Et je me
réjouirai de ce que j'étais encore un moyen par lequel cette vérité a été
mise en lumière... »

Albrecht Dfirer

Liste des abréviations utilisées

ADP : adénosine diphosphate
AK : adénylate kinase
AMP : adénosine monophosphate
ANT : adénine nucléotide translocase
ATP : adénosine triphosphate (ATP)
CaMKII : calcium/calmoduline-dépendante kinase II
CO₂ : dioxyde de carbone
CT : exercice continu
DAVO₂ : différence artérioveineuse en O₂
Fc : fréquence cardiaque
Fcmax : fréquence cardiaque maximale
FECO₂ : fraction expirée de CO₂
FEO₂ : fraction expirée d'O₂
f_R : fréquence respiratoire
HCO₃⁻ : ions bicarbonates
HIIT : entraînements intermittents de haute intensité
HIIE : exercices intermittents de haute intensité
HRV : variabilité cardiaque
IAT : seuil anaérobie
INT : exercice intermittent
LDH : lactate déshydrogénase
LT : seuil lactique (LT)
mi-CK : isoenzyme mitochondriale de la créatine kinase
MICT : exercice continu d'intensité modérée
NAD⁺ : nicotinamide adénine dinucléotide sous forme oxydée
NADH : nicotinamide adénine dinucléotide sous forme réduite
NIRS : spectrométrie proche infrarouge
PCr : phosphocréatine
PEP : phosphoénolpyruvate
P_i : phosphate inorganique
PMA : puissance maximale aérobie
Pmoy : puissance moyenne
Ppic : puissance de travail maximale
PPO : pic de puissance produit
Prec : puissance de travail en phase de récupération
PSV1 : puissance au seuil ventilatoire 1
PSV2 : puissance au seuil ventilatoire 2
Qc : débit cardiaque
RPE : échelle de l'effort perçu
SID : différences de concentration des ions forts
SIT : entraînement par intervalles de sprints
SV1 : seuil ventilatoire 1
SV2 : seuil ventilatoire 2
TOI : indice d'oxygénation tissulaire
Tpic : durée à la puissance de travail maximale
Trec : durée à la puissance de récupération
ṠCO₂ : volume de dioxyde de carbone que l'organisme rejette par unité de temps
ṠE : volume expiratoire par unité de temps
VES : volume d'éjection systolique
VMA : vitesse maximale aérobie
ṠO₂ : Volume d'oxygène que l'organisme consomme par unité de temps
ṠO₂max : Volume maximal d'oxygène que l'organisme peut consommer par unité de temps
ṠO₂pic : valeur maximale mesurée du volume d'oxygène que l'organisme consomme par unité de temps

CHAPITRE I : L'INTERMITTENT

1. Les caractéristiques de l'exercice intermittent

1.1. Définition et historique

Par définition (Le Petit Robert, 2002), l'intermittent se définit comme « ce qui s'arrête et reprend par intervalles ». Si l'on applique cette définition au mouvement, l'intermittent correspond à une alternance de périodes de forte intensité avec des périodes de faible intensité, voire de repos. Il nous semble pertinent de distinguer deux types d'exercice intermittent : (i) l'exercice intermittent classiquement utilisé à l'entraînement, qui se caractérise par un rythme bien établi entre les phases de travail et de récupération, que nous appellerons ci-après *exercice intermittent (INT)*, de (ii) l'*exercice intermittent irrégulier*, caractéristique des disciplines sportives intermittentes, telles que les sports collectifs, de type duel, de pleine nature, etc... L'exercice intermittent irrégulier se définit comme une succession non rythmée de phases d'exercice et de périodes de récupération, dont les durées et les intensités varient constamment au cours de l'exercice (**Fig. 1**).

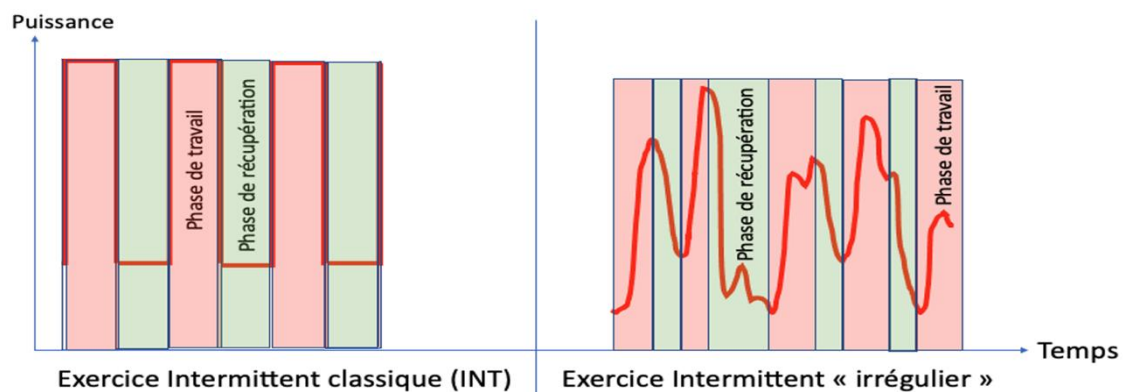


Fig. 1 : Schématisation de la distinction entre les exercices intermittents de type classique ou régulier, de ceux de type irrégulier.

Nous différencierons ces deux types d'exercice, car nous allons essayer de mieux comprendre et classifier les exercices intermittents irréguliers dans cette thèse, en particulier les sports de ce type. Pour cela, nous commencerons par faire un tour d'horizon des classifications proposées dans la littérature pour les exercices intermittents réguliers afin d'établir les bases d'une classification de l'irrégulier. Ensuite, nous nous intéresserons aux mécanismes physiologiques sollicités dans les exercices intermittents avant de proposer un modèle de classification sous-tendu par un modèle innovant du métabolisme cellulaire des efforts intermittents.

Dans le cadre de l'entraînement sportif, les athlètes ont utilisé des exercices intermittents dès le début du XX^{ème} siècle dans le but d'améliorer les performances. Comme le relate Véronique Billat dans sa revue sur l'entraînement intermittent pour la performance (Billat,

2001), les coureurs d'endurance sur moyenne et longue distances, tels que les athlètes finlandais Hannes Kolehmainen (triple champion olympique à Stockholm 1912) et Paavo Nurmi (9 fois champion olympique entre 1920 et 1928), ont utilisé ce type d'entraînement afin de s'entraîner à des vitesses proches de leur vitesse spécifique en compétition (**Fig. 2**). En 1960, le suédois Gösta Holmer a introduit le « Fartlek » (littéralement : jeu de vitesse) qui, réalisé à différentes intensités (en montée, en descente et à plat) en course à pied ou en ski de fond, a été inclus dans le processus d'entraînement de divers sports d'endurance. L'athlète le plus célèbre ayant popularisé l'entraînement intermittent est Emil Zátopek, le coureur tchécoslovaque triple-médaillé d'or aux Jeux olympiques de 1952 (**Fig. 2B**). Il utilisait un entraînement intermittent quotidien dit de type court, comportant des courses allant jusqu'à 100 × 400 m entrecoupées de courses de récupération de 200 m. À cette époque, les entraîneurs utilisaient des vitesses de compétition spécifiques de 800 à 5000 m pour prescrire l'intensité des phases de course de l'entraînement INT sans tenir compte des paramètres physiologiques (Billat, 2001). La réussite de ces athlètes va pourtant contribuer au développement des méthodes d'entraînement basées sur des exercices intermittents bien que l'état des connaissances scientifiques de l'époque ne permettait pas d'en justifier l'utilisation.

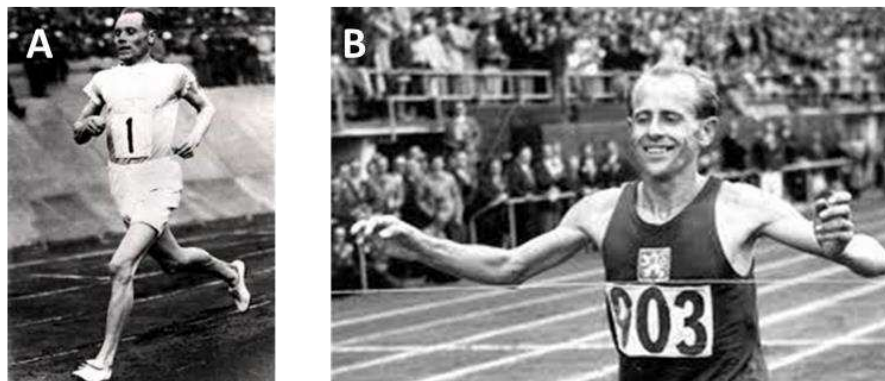


Fig. 2 : Paavo Nurmi (A) et Emil Zátopek (B), victorieux aux Jeux olympiques de 1920 et 1952.

Les premières descriptions de l'entraînement intermittent dans des revues scientifiques ont été réalisées dans les années 1960 (Reindell et Roskamm 1959; Christensen *et al.* 1960; Saltin et Åstrand 1967). Ces auteurs se sont concentrés sur les réponses physiologiques instantanées, telles que celles de la lactatémie veineuse, la consommation d'oxygène et la fréquence cardiaque lors d'exercices intermittents comparées aux réponses engendrées par un exercice continu. L'étude de Christensen *et al.* (Christensen *et al.*, 1960) a notamment démontré chez des coureurs d'endurance que le temps limite d'exercice était de 3 min à 20 km/h si l'exercice était continu alors qu'il atteignait 20 min lorsque l'exercice était réalisé par séquences de 10 sec à 20 km/h entrecoupées de 5 sec de récupération passive. L'exercice intermittent était ainsi démontré comme permettant d'augmenter la durée totale d'exercice à forte intensité.

L'exercice intermittent ou « interval-training » est alors défini comme la méthode basée sur la répétition d'exercices intenses entrecoupés de période de repos ou de périodes d'exercice d'intensité modérée (Fox *et al.*, 1973). Proposer un exercice intermittent nécessite de définir les caractéristiques suivantes :

- L'intensité est définie par la moyenne de la puissance développée sur l'exercice (Pmoy)
- La durée des efforts dans la série
- La durée de la récupération dans la série
- Le type de récupération (active, passive, mixte) dans la série
- Le nombre de répétitions dans la série
- Le nombre de séries
- La durée et la nature de la récupération entre chaque série.

Billat *et al.* (Billat, 2001) ont bien retracé l'évolution de l'exercice intermittent au XX^{ème} siècle et conclu sur le fait que le temps passé à $\dot{V}O_2\text{max}$ n'est pas le seul paramètre à prendre en compte pour juger de l'efficacité d'un programme d'entraînement par intervalles sur l'amélioration de $\dot{V}O_2\text{max}$ et de la performance. De façon intéressante, la soudaine augmentation des publications relatives aux exercices intermittents à partir des années 1990 s'explique par plusieurs facteurs, notamment l'apparition de nouvelles méthodes telles que les analyseurs portables des échanges gazeux, la spectrométrie proche infrarouge (NIRS), et la spectrométrie par résonance magnétique nucléaire. La récente revue de You *et al.* (You *et al.*, 2021) rapporte une évolution exponentielle des études sur l'intermittent depuis 2005 liée à son application, dans le cadre de la promotion de la santé, à l'adolescence, le vieillissement et la santé (**Fig. 3**). Les auteurs soulignent de surcroît que les niveaux cellulaire et moléculaire mériteraient une exploration plus approfondie. À cela s'ajoute l'augmentation exponentielle de l'utilisation et la diversification des formes d'exercices intermittents ainsi que la création de tests spécifiques en ligne (TUB2 de Cazorla 1990) ou en navettes (Yoyo test de Bangsbo 2008 ; 30 / 15 de Buchheit 2008).

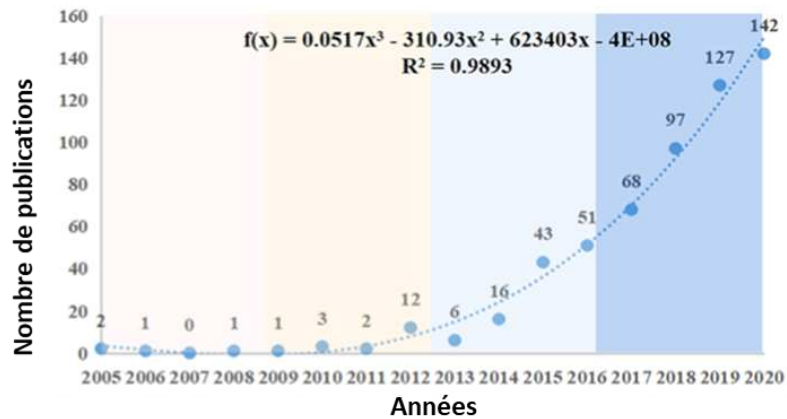


Fig. 3 : Nombre de publications internationales et évolution de l'HIIT dans les champs liés à la promotion de la santé (adapté de *You et al., 2021*).

La multiplication des études conjointe à l'augmentation des protocoles a mis en évidence le fait que la modification d'un seul paramètre de l'exercice intermittent influe sur la réponse à l'exercice et les phénomènes physiologiques sollicités. Par exemple, *Raleigh et al.* (*Raleigh et al., 2016*) ont mis en place un protocole d'entraînement sur ergocycle qui consistait en de multiples intervalles d'une minute visant à atteindre 80 %, 115 % ou 150 % de la puissance à $\dot{V}O_{2pic}$, séparés par une minute sans charge. Les auteurs n'ont rapporté aucune corrélation entre les évolutions de $\dot{V}O_{2pic}$ et la cinétique de $\dot{V}O_2$. Cette absence de corrélation conforte l'idée que ces deux marqueurs du métabolisme oxydatif à l'exercice peuvent se dissocier avec l'entraînement. Cela est probablement dû au fait que la cinétique de $\dot{V}O_2$ est fortement déterminée par des facteurs périphériques, notamment une inertie du métabolisme oxydatif dans le muscle, et que $\dot{V}O_{2pic}$ est généralement attribué à la fonction cardiaque et à l'apport d'oxygène. À ce sujet, *Viana et al.* (*Viana et al., 2018b*) disent que les chercheurs doivent être conscients que la prescription d'exercice intermittent sollicite la manipulation de nombreuses variables et que les résultats dépendent de la combinaison utilisée. Par conséquent, les protocoles d'*interval training* doivent être décrits en détail. Cela conduit à la problématique de dégager des principes pour caractériser de manière plus rationnelle les exercices intermittents et leurs effets. Toutefois, la combinaison des mécanismes physiologiques sollicités dans un exercice intermittent étant complexe, cette caractérisation n'est pas simple à réaliser. Historiquement, l'étude des disciplines sportives avait débuté par la caractérisation des exercices continus et stables à partir des marqueurs classiques que sont la consommation d'oxygène ($\dot{V}O_2$), la fréquence cardiaque (F_c), la fréquence respiratoire (f_R) et la lactatémie veineuse. Ces facteurs, initialement utilisés pour déterminer les facteurs métaboliques mis en jeu pour fournir l'énergie nécessaire dans des exercices de type continu, ont été pris en compte pour caractériser les exercices intermittents et les comparer aux continus. Comme nous allons

le voir, la pluralité des protocoles et mécanismes sollicités rend la comparaison des types d'exercice sur la base de ces paramètres difficile, voire peu appropriée.

1.2. Comparaison des exercices continus et intermittents

Beaucoup d'auteurs ont basé leur protocole sur la comparaison d'exercices intermittents (INT) aux exercices continus (CT) ; question devenue centrale en sciences du sport et en physiologie de l'exercice. Lorsque de faibles volumes de travail INT et CT sont comparés ou lorsque ces deux modes d'exercice sont comparés sur une base de travail donnée, l'INT induit des adaptations similaires, voire supérieures, comme le reflètent de nombreux marqueurs physiologiques ($\dot{V}O_2\text{max}$, Fc, cinétique de la $\dot{V}O_2$ fréquence respiratoire, etc.) liés à la performance et à la santé (Gibala *et al.*, 2012). L'INT est également considéré comme supérieur au CT pour engendrer de nouvelles adaptations chez des athlètes d'endurance déjà hautement entraînés (Laursen and Jenkins, 2002), mais les études restent limitées sur ce type de population, car les athlètes de haut niveau sont peu nombreux et difficilement mobilisables pour des recherches. D'autre part, bien que les réponses physiologiques instantanées et les adaptations physiologiques à long terme ($\dot{V}O_2\text{max}$...) à un exercice de type INT ou CT aient été largement étudiées et comparées (Åstrand *et al.*, 1960a ; Edwards *et al.*, 1972, 1973 ; Milanović *et al.*, 2015), les différences entre les séances et programmes d'entraînement sont telles qu'il est très difficile de comparer et de quantifier les mécanismes physiologiques sollicités pour expliquer les effets observés. Pour de nombreux sports, il semble de surcroît illusoire de parvenir à réaliser ce comparatif dans le temps limité dont on dispose pour la formation des athlètes. Malgré ces limites et le peu de littérature, l'INT est devenu sur le terrain un élément essentiel dans l'entraînement de nombreux athlètes de haut niveau.

D'après la revue de Seiler sur l'optimisation des protocoles INT pour les athlètes d'endurance (Seiler 2010), l'idée d'un impact physiologique dichotomique du CT et de l'INT est probablement exagérée, car les deux méthodes semblent générer des profils d'adaptation physiologique qui sont probablement complémentaires.

Par ailleurs, quelques auteurs ont montré que divers protocoles INT semblent induire un exercice global inégal (Seiler *et al.* 2013 ; Sandbakk *et al.* 2013). Ces auteurs ont ainsi montré que la prescription d'INT, de type 4 blocs de 8 min à 90 % de $\dot{V}O_2\text{max}$, induisait une plus grande adaptation physiologique tout en étant perçu comme moins stressant que les programmes d'intensité inférieure (proche du CT) d'une durée supérieure à 64 min ou ceux d'intensité plus élevée, tels que 4 blocs de 4 min à 95 % de $\dot{V}O_2\text{max}$. Ces résultats suggèrent une interaction importante entre la durée cumulée et l'intensité du travail intermittent, qui peut

être optimisée pour induire des adaptations physiologiques maximales et un degré d'effort perçu (RPE) gérable par les athlètes d'endurance. En utilisant ce type de comparaison, des auteurs ont rapporté que l'entraînement INT serait plus exigeant physiologiquement que le CT, comme l'indiquent des valeurs plus élevées de $\dot{V}O_2$, de Fc et de sensation d'exercice. Toutefois, ces résultats semblent être très influencés par les différents protocoles d'exercice utilisés (Zafeiridis *et al.* 2010). Ces auteurs ont en effet comparé les effets physiologiques d'un protocole CT intense (70 % $\dot{V}O_{2max}$) à ceux de deux autres protocoles INT, l'un court (30 sec / 30 sec à 110 % de la puissance à $\dot{V}O_{2max}$) et l'autre long (2 min / 2 min à 95 % $\dot{V}O_{2max}$). Bien qu'il soit difficile de comparer ces exercices en raison des écarts significatifs de leur durée d'exercice et des distances parcourues (**Tableau 1**), on peut constater les conclusions différentes obtenues selon les paramètres physiologiques auxquels on se réfère ($\dot{V}O_2$ et Fc à l'exercice ; $\dot{V}O_2$ totale et lactatémie post-exercice) (**Fig. 4A-D**). D'autres auteurs ont utilisé des protocoles jusqu'à épuisement (Thevenet *et al.* 2006 ; Nicolò *et al.* 2014 ; Midgley *et al.* 2007). Néanmoins, en dehors de toute préoccupation relative à la validité ou fiabilité (Currell and Jeukendrup, 2008), ce type de protocole a l'inconvénient d'induire une forte variabilité inter-sujets dans le temps d'atteinte de l'épuisement. Cela conduit à des réponses physiologiques hétérogènes, ce qui tend à masquer la disparité exacte des réponses physiologiques en INT et CT à un instant donné.

Tableau 1 : Réponse cardio-respiratoire (moyenne \pm écart-type) selon trois protocoles : continu intense, intermittent long et intermittent court (adapté de Zafeiridis *et al.* 2010).

Variable	Continu intense	Intermittent long	Intermittent court
Répétitions	-	5,2 \pm 1,5	5,2 \pm 1,5
Pic des Réponses			
$\dot{V}O_2$ (mL \cdot kg ⁻¹ \cdot min ⁻¹)	50,7 \pm 4,7	53,1 \pm 4,1*	52,8 \pm 3,6*
VE (L \cdot min ⁻¹)	111,3 \pm 11,9	120,0 \pm 11,3*	114,4 \pm 10,4
QER	1,01 \pm 0,05	1,15 \pm 0,06*	1,10 \pm 0,06*
FC (bpm)	194 \pm 2	195 \pm 2	195 \pm 2
Durée du protocole d'exercice (sec)	1,343 \pm 348#	1,700 \pm 504 †	930 \pm 462
Distance parcourue (m)	4,586 \pm 1,152#	4,836 \pm 1,387#	2,918 \pm 932

* $p < 0,005$ versus Continu intense

$p < 0,005$ versus Intermittent court

† $p < 0,005$ versus Intermittent court et Continu intense

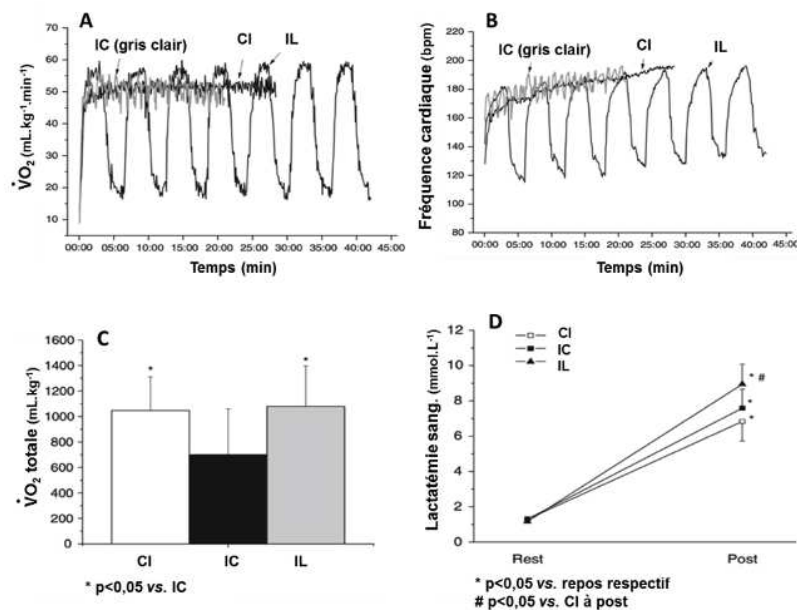
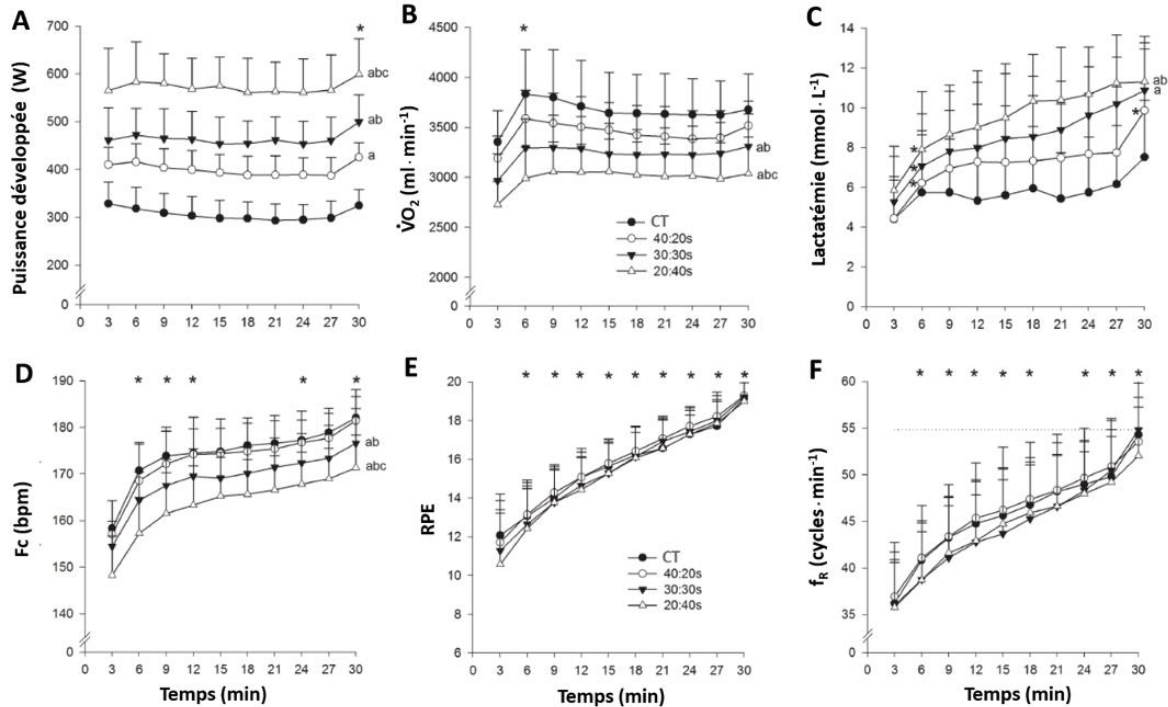


Fig. 4 : Effet du type d'entraînement (continu intense : CI, intermittent court : IC ou intermittent long : IL) sur : (A) la consommation d'oxygène par minute ($\dot{V}O_2$) et (B) la fréquence cardiaque en cours d'exercice, (C) la consommation totale d'oxygène ($\dot{V}O_2$ totale) et (D) la lactatémie (adapté de Zafeiridis *et al.* 2010).

Afin de réduire l'hétérogénéité des exercices liée aux divers protocoles d'INT comparés, Seiler *et al.* (Seiler *et al.* 2013 ; Seiler et Hetlelid 2005 ; Seiler et Sjursen 2004) ont introduit une nouvelle approche, appelée « *iso-exercice* ». Cette modalité, largement utilisée dans l'entraînement sportif, demande aux athlètes de moduler leur intensité d'exercice pour répondre à un objectif « d'exercice maximal de la séance d'entraînement », assurant ainsi un exercice globalement similaire entre les protocoles. En particulier une échelle d'effort perçu est utilisée pour assurer que les séances ont été perçues de façon identique. Cette approche a permis d'étudier les performances, les réponses physiologiques et les adaptations associées à différents protocoles INT. Afin de pouvoir comparer les performances et les réponses physiologiques associées à des exercices INT vs. CT, Nicolò *et al.* (Nicolò *et al.* 2014) ont proposé une nouvelle approche combinant « *iso-exercice* » et « *iso-temps* » (exercices d'intensité et de durée globale identiques). Ils ont ainsi comparé trois protocoles INT avec différents rapports travail / repos (2 = 40 sec / 20 s, 1 = 30 sec / 30 sec et 0,5 = 20 sec / 40 sec) à un protocole CT pour une durée totale par séance de 30 min. Dans tous les protocoles, les participants devaient choisir eux-mêmes l'intensité de leur exercice en réponse à une prescription *iso-exercice*. Cette comparaison a révélé : i) un travail total nettement supérieur en CT qu'en INT. Les auteurs ont trouvé des pourcentages de travail total des INT par rapport au CT de 87,63 %, 76,63 % et 62,63 % pour l'INT de 40 sec / 20 s, 30 sec / 30 sec et 20 sec / 40 s, respectivement. Ceci souligne que i) le travail total proposé devrait différer entre ces deux modalités d'exercice, ii) des valeurs moindres de $\dot{V}O_2$, mais une lactatémie accrue en INT par rapport au CT, iii) une amplification

de ces deux évolutions en INT avec la baisse du ratio travail / repos, et iv) une évolution linéaire au cours du temps de la fréquence respiratoire (f_R) et de la sensation subjective d'exercice (RPE), et ce indépendamment du protocole INT (**Fig. 5**).

Fig. 5 : Influence de la modalité d'entraînement sur : (A) la puissance développée, (B) la consommation

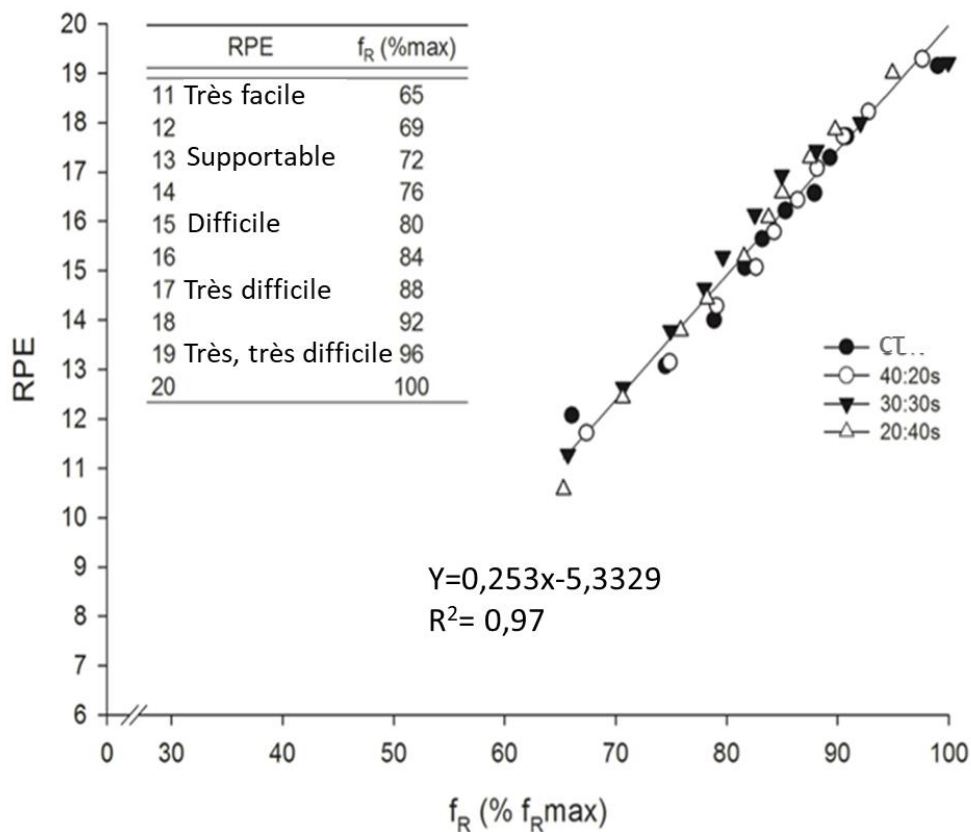


d'oxygène ($\dot{V}O_2$), (C) Lactatémie, (D) la fréquence cardiaque (Fc), (E) échelle de l'effort perçu (RPE) et (F) la fréquence respiratoire (f_R). a,b,c : effet protocole; * (haut) : effet significatif du temps; * : interaction protocole-temps (adapté de Nicolò *et al.* 2014).

Ces résultats diffèrent de ceux d'une étude précédente qui avait examiné les mêmes protocoles, mais en fixant tant la durée totale que le travail absolu fourni (Ballor and Volovsek, 1992). Quel que soit le protocole INT utilisé, leurs résultats n'ont pas révélé de tendance opposée pour la $\dot{V}O_2$ et la lactatémie tout en observant les valeurs les plus élevées pour la modalité INT 40 sec / 20 sec et les plus basses pour la 20 sec / 40 sec. Collectivement, les différences constatées indiquent que l'intensité globale et la durée totale de l'exercice sont des variables cruciales, qui doivent être toutes deux contrôlées lors de l'étude des réponses physiologiques instantanées. D'un point de vue pratique, il est intéressant de noter que les paramètres généralement utilisés pour évaluer l'intensité mécanique (puissance développée ou l'intensité physiologique lors d'un exercice CT, tels que la $\dot{V}O_2$, la Fc et la lactatémie, peuvent donc présenter des réponses contrastées en INT (**Figs. 4 et 5**). La comparaison classique de la demande physiologique associée à un protocole d'exercice CT vs. INT sur la seule base de la Fc est clairement inapproprié. Confortant cette observation, d'autres auteurs ont souligné l'inadéquation de l'utilisation de la Fc pour refléter l'intensité métabolique d'INT (Hofmann and Tschakert, 2011; Hays *et al.*, 2018; Rampichini *et al.*, 2018). L'étude de Nicolò *et al.* (Nicolò *et al.* 2014)

souligne cependant l'intérêt la fréquence respiratoire (f_R) dans le suivi de l'évolution de l'intensité de l'exercice, et ce, quelle que soit la modalité d'exercice. Cette étude rapporte même une relation étroite entre l'évolution de la f_R et de la RPE (**Fig. 6**). Cette observation est confortée par le fait que la f_R est connue pour représenter la source majeure de variation de la sensation d'exercice (RPE) en exercice CT (Hampson *et al.*, 2001). Si la RPE est un marqueur reconnu de l'intensité et de la perturbation homéostatique liée à l'exercice (Eston, 2012), l'utilisation de la f_R n'est pas courante. La relation linéaire entre l'évolution de la f_R et celle de la RPE obtenue en INT ouvre donc des perspectives intéressantes dans le suivi de ce type d'exercice.

Fig. 6 : Relation entre l'échelle de l'effort perçu (RPE) et la fréquence respiratoire (f_R)



relative dans l'ensemble des 4 protocoles (adapté de *Eston 2012*).

1.3. Principales classifications des exercices intermittents

Au regard de la difficulté de comparer les protocoles, que ce soit de façon « iso-exercice » ou « iso-temps », et de l'évolution potentiellement différente des principales variables physiologiques, il semble inapproprié aujourd'hui de vouloir comprendre et étudier l'INT en le comparant au CT. Dans la suite de ce chapitre, les exercices INT ne seront donc que rarement

comparés aux exercices CT en raison de leurs différences au niveau des mécanismes physiologiques sollicités et de leur cinétique.

Comme nous l'avons vu précédemment, l'entraînement de type INT est utilisé depuis plus d'un siècle pour la préparation au sport de compétition. Au cours des dernières décennies, des auteurs ont révélé une multitude d'effets bénéfiques chez divers sportifs, et ce malgré la variabilité des protocoles INT. La diversité des types d'exercices intermittents rapportés par différentes études tend à suggérer que les mécanismes physiologiques aigus associés à différentes formes de travail INT ne sont pas encore clairement établis, ni suffisamment pris en considération. Alors que la littérature souligne combien la manipulation des variables (charges de travail moyenne et maximale, durée à charge de travail maximale, intensité et durée de récupération, nombre de répétitions et de séries, etc.) affecte directement les réponses physiologiques instantanées à l'exercice, conduisant à des adaptations spécifiques à l'entraînement à moyen et long terme, une approche normalisée et cohérente de la prescription et de la classification des protocoles INT fait encore défaut.

Une première tentative d'amélioration de la classification des exercices INT a résidé dans l'utilisation de seuils qui reposent sur la modélisation des réponses ventilatoires, cardiaques ou métaboliques à un exercice incrémenté pour prescrire de façon plus individualisée et précise l'intensité de l'INT que par la seule référence à la $F_c \text{ max}$ ou à la $\dot{V}O_2 \text{ max}$ (Saltin and Pedersen, 1976). Ces auteurs ont souligné l'importance de la prise en compte de la durée des phases de travail et de récupération. À des intensités données de travail et de récupération, l'INT de type court / court (30 sec / 30 sec) engendre ainsi une faible lactatémie et des oscillations limitées de $\dot{V}O_2$ alors que l'INT de type long (3 min / 3 min) engendre des niveaux élevés de lactatémie et des variations marquées de $\dot{V}O_2$ entre les phases de travail et de récupération. Ces observations ont conduit Saltin *et al.* (Saltin and Pedersen, 1976) à proposer une nouvelle méthode (**Fig. 7**) pour améliorer la description de l'INT à partir de différents paramètres tels que : l'intensité métabolique rapportée à $\dot{V}O_2 \text{ max}$ ou la puissance moyenne développée, l'amplitude de variation par rapport à la puissance moyenne développée, le ratio : rapport des

durées respectives d'exercice et de récupération, la durée totale du travail fourni, le travail total fourni.

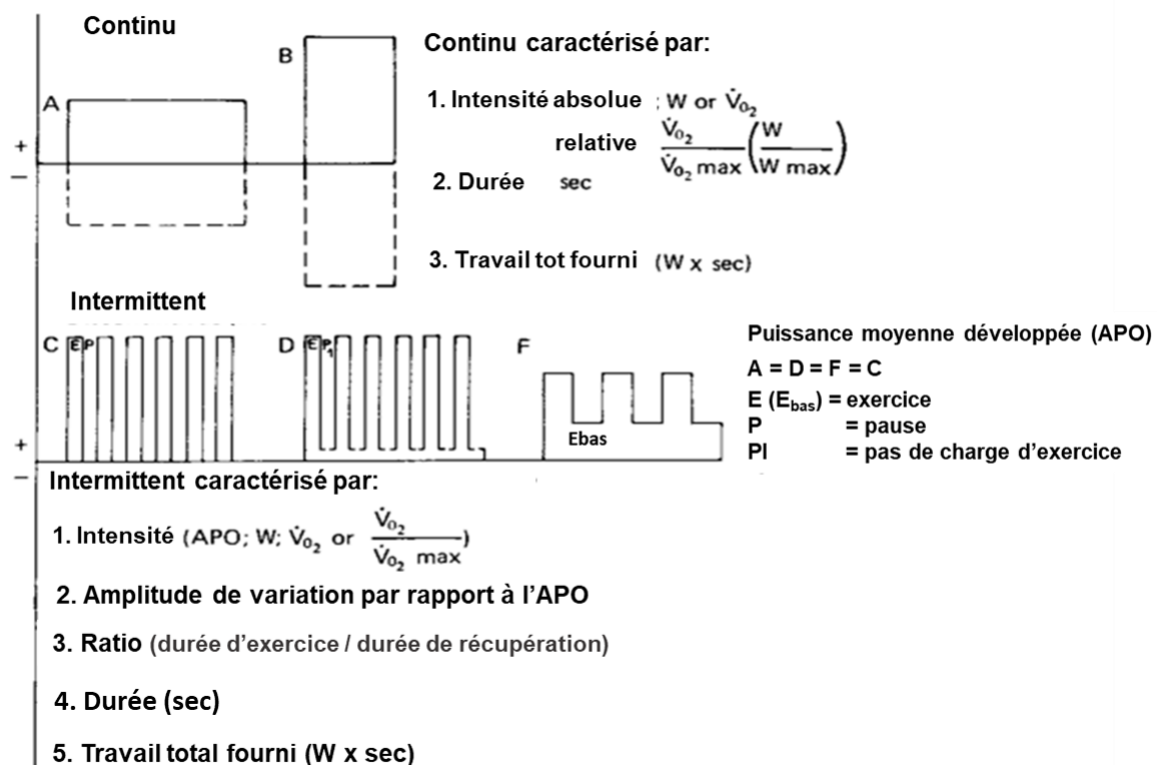


Fig. 7 : Représentation graphique du travail externe effectué par différentes combinaisons d'exercices continus et intermittents (adapté de Saltin et al. 1976).

L'une des améliorations réside dans l'ajout du ratio de la durée respective des phases de travail et de récupération. Une alternance de 15 sec d'exercice avec 15 sec de récupération est ainsi mentionnée par un ratio de 1 / 1 ; un exercice de 15 sec d'exercice avec 30 sec de récupération par un ratio de 1 / 2. Cette information peut être complétée par le calcul de l'intensité relative moyenne de l'INT au regard de l'intensité respective des phases d'exercice et de récupération. Dans le cas d'un exercice INT composé de répétitions de 15 sec de travail à 110 % de la vitesse maximale aérobie (VMA) et 15 sec de récupération active à 40 % VMA, l'intensité moyenne est de : $(110+40) / 2 = 75 \%$. On pourrait donc décrire ce 1^{er} exercice INT par un ratio de 1 / 1 à une intensité moyenne de 75 % VMA. Pour un second exercice INT composé de répétitions de 30 sec de travail à 110 % VMA et 15 sec de récupération passive à 0 % VMA, l'intensité moyenne serait de : $(110 \times 2+0) / 3 = 73,3 \%$. Ce 2^{ème} exercice INT peut donc être décrit par un ratio de 2 / 1 à une intensité moyenne de 73,3 % VMA.

Soulignant la complexité de la caractérisation des exercices INT, différentes intensités relatives sont obtenues lorsque l'on tient compte de l'ampleur des variations relatives d'intensité entre les phases de travail et celles de récupération par rapport à l'intensité moyenne

de l'exercice. Ainsi pour le 1^{er} exercice INT précédemment cité de ratio 1 / 1 avec des intensités des phases de travail à 110 % et de récupération passive à 40 %, l'intensité moyenne serait de : $[(110-40) / 75] \times 100 = 93 \%$. Nous pourrions donc caractériser cet exercice INT par un ratio de 1 / 1 avec une amplitude de travail de 93 % contre 75 % précédemment. Pour le 2^{ème} exercice INT, l'intensité moyenne serait de : $[(110 \times 2-0) / 73,3] \times 100 = 300 \%$. Nous pourrions donc caractériser cet exercice INT par un ratio de 2 / 1 avec une amplitude de travail de 300 % contre 73,3 % précédemment. Coggan et Allen (Allen *et al.*, 2019) dans leur livre abordent une autre notion importante pouvant remplacer la puissance moyenne. Ils parlent de la puissance normalisée calculée à partir d'un capteur de puissance en cyclisme. Cette approche est indéniablement intéressante car elle a le mérite de partir d'une moyenne mobile sur 30 secondes des valeurs de puissance que l'on élève ensuite à la puissance quatre avant de faire la moyenne globale et d'en prendre la racine quatrième. Ce calcul permet de prendre en compte l'ensemble des variations de puissance mais cette approche se limite aux exercices de plus de 30 secondes avec capteur de puissance (cyclisme).

Au cours des deux dernières décennies, l'entraînement intermittent s'est appliqué à d'autres disciplines telles que le cyclisme, les sports de raquette et les sports collectifs. Cela a conduit à l'utilisation de charges de travail proches de la puissance maximale dans des entraînements intermittents de haute intensité communément appelés HIIT (High Intensity Interval Training) (Buchheit and Laursen, 2013). Ce type d'entraînement se compose alors de cinq caractéristiques principales dont certaines font référence à la charge de travail maximale qui n'est plus alors nécessairement de type aérobie. Par exemple, Trapp *et al.* (Trapp *et al.*, 2007) ont utilisé un protocole SIT (sprint interval training) composé de séries de sprints de 8 sec avec des récupérations de 12 sec à moindre cadence de pédalage. De façon pourtant similaire à la classification de Saltin *et al.* (1976), les caractéristiques retenues sont : l'intensité de la charge de travail maximale (P_{pic}) et sa durée (T_{pic}), la puissance de récupération (P_{rec}) et sa durée (T_{rec}) ainsi que la charge moyenne (P_{moy}), cette dernière pouvant être calculée ou fixée de façon arbitraire. Un paramètre additionnel est le nombre d'intervalles qui conduit à la durée totale de l'exercice et qui se révèle être une autre variable importante dans la prescription d'INT. Compte tenu des différentes combinaisons potentielles de P_{pic} , T_{pic} , P_{rec} et T_{rec} , il n'est pas surprenant qu'il existe une pluralité de prescriptions d'INT rapportées dans les études scientifiques et utilisées à l'entraînement. La valeur de P_{pic} est généralement choisie entre la puissance au seuil anaérobie et l'exercice « *all-out* », ce qui fait que T_{pic} peut varier de quelques secondes à plusieurs minutes. Les phases P_{pic} sont séparées par des périodes d'exercice d'intensité faible à moyenne de récupération passive avec un T_{rec} qui peut être plus court, égal ou plus long que T_{pic} . Les informations relatives à P_{moy} sont nettement moins rapportées.

Dans leur revue, Buchheit et Laursen (Buchheit and Laursen, 2013) ont également mentionné le nombre de séries, la durée et les intensités des phases de récupération entre les séries et selon la modalité d'exercice (par exemple en course à pied ou cyclisme) comme des déterminants supplémentaires de l'exercice INT. Ces auteurs n'ont pas considéré Pmoy comme étant une variable pertinente, ce qui questionne à nouveau la description type des protocoles INT à utiliser. Certains auteurs (Morton and Billat, 2004 ; Skiba *et al.*, 2014 ; Allen, 2019) utilisent pour caractériser leurs efforts d'autres principes, en particulier en partant de la puissance critique (puissance que l'on peut maintenir indéfiniment au cours du temps. En mathématique, c'est l'asymptote de la relation entre la puissance et le temps). Skiba *et al.* utilisent un indicateur W' qui définit la capacité de travail disponible au-dessus de la puissance critique et apporte un modèle exponentiel prédictif de l'épuisement dans les efforts intermittents en cyclisme. Ces approches permettent une quantification intéressante de l'intermittent mais qui n'est pour l'instant applicable qu'au cyclisme avec un capteur de puissance et qui s'appuie peu sur des données physiologiques.

1.4. Vers une évolution des classifications des exercices intermittents

La variété des protocoles d'INT souligne la forte dépendance des réponses physiologiques instantanées selon le protocole choisi. La manipulation isolée de chacune des composantes d'un protocole semble en effet susceptible d'influer sur les réponses métaboliques, cardiopulmonaires et neuromusculaires instantanées à l'exercice (Wisløff *et al.* 2009) (**Fig. 8**). Lorsque deux composantes d'un protocole ou plus sont manipulées simultanément, les impacts sur les réponses physiologiques deviennent plus complexes et plus difficiles à prévoir (Buchheit and Laursen, 2013). La compréhension des mécanismes physiologiques aigus et prolongés associés à la manipulation des paramètres des protocoles INT revêt donc une grande importance dans le cadre de la recherche en physiologie de l'exercice pour la performance et la santé.

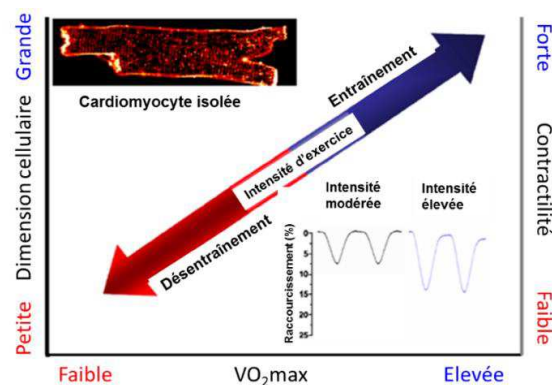


Fig. 8 : L'ampleur des adaptations induites par l'exercice en ce qui a trait à la consommation maximale d'oxygène ($\dot{V}O_2\text{max}$) et à la structure et fonctionnalité des cardiomyocytes dépend de l'intensité de l'INT (adapté de Wisløff *et al.* 2009).

Malgré l'évolution des méthodes décrites ci-dessus, nous devons constater qu'une approche standardisée et cohérente de la prescription de INT fait encore défaut. Outre la variété de prescriptions d'INT, nous assistons à une multiplication peu contrôlée des types et dénominations des exercices INT dans la littérature :

- exercice intermittent
- exercice de type intermittent
- entraînement par intervalles
- HIIT : entraînement par intervalles de haute intensité,
- HIIE : exercice par intervalles de haute intensité
- entraînement par intervalles aérobie de haute intensité
- exercices de sprint répétés,
- intervalles de sprint à faible volume et haute intensité.

En partant du constat de la grande variabilité de la terminologie employée même pour les interventions auprès de patients, Weston *et al.* (Weston *et al.*, 2014) ont proposé une subdivision de ces protocoles INT en deux grandes classes. Leur classification propose i) de préférer le terme HIIT (entraînement par intervalles à haute intensité) au terme AIT (entraînement par intervalles aérobie) essentiellement utilisé par les Norvégiens et ii) d'utiliser le terme SIT pour décrire les intervalles supra-maximaux (**Fig. 9**).

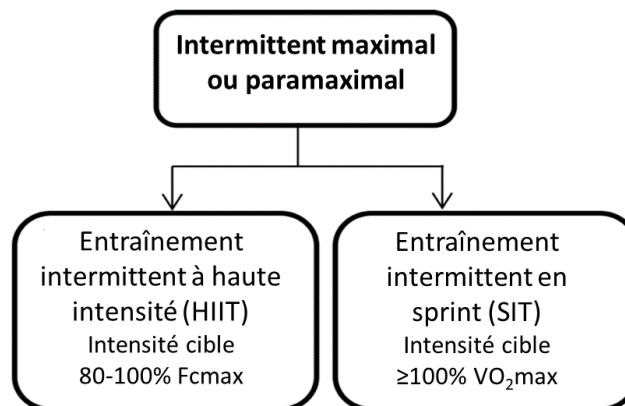


Fig. 9 : Classification des entraînements intermittents basée sur l'intensité de l'exercice (adapté de Weston *et al.* 2014).

Cette classification a été reprise et complétée par MacInnis et Gibala (MacInnis and Gibala, 2017) en rajoutant une classification des entraînements par intervalles de sprints (SIT) au regard du volume de la séance : volume faible *vs.* élevé (**Fig. 10**). Cette classification reste toutefois imprécise car bien que ces auteurs mentionnent les mécanismes physiologiques sollicités, ils ne s'appuient pas encore sur ces derniers pour réaliser leur classification. Par exemple, si nous considérons l'INT de type SIT, l'intensité des sprints peut varier d'un niveau proche du pic de puissance atteint à $\dot{V}O_{2max}$, comme l'a fait Paquette *et al.* (Paquette *et al.*,

2017) en utilisant un SIT à 115 % de la PMA, à une intensité nettement supra-maximale allant jusqu'à la répétition de sprints, comme l'a fait Burgomaster *et al.* (Burgomaster *et al.*, 2005) en proposant 6 répétitions de sprints de 30 sec au maximum de puissance possible et dépassant donc les 300 % de PMA. Cette classification en HIIT et SIT reste donc trop imprécise, en particulier la partie SIT où le pourcentage de PMA varie beaucoup pour une même classification. En outre, l'utilisation du pourcentage de PMA pour quantifier les exercices semble difficile à soutenir physiologiquement au delà d'un certain pourcentage, surtout pour les exercices de sprint où la participation des mécanismes oxydatifs est minoritaire dans l'apport énergétique surtout dans les premières répétitions. On caractérise souvent les sprints par la puissance maximale. Il est donc nécessaire de diviser cette catégorie.

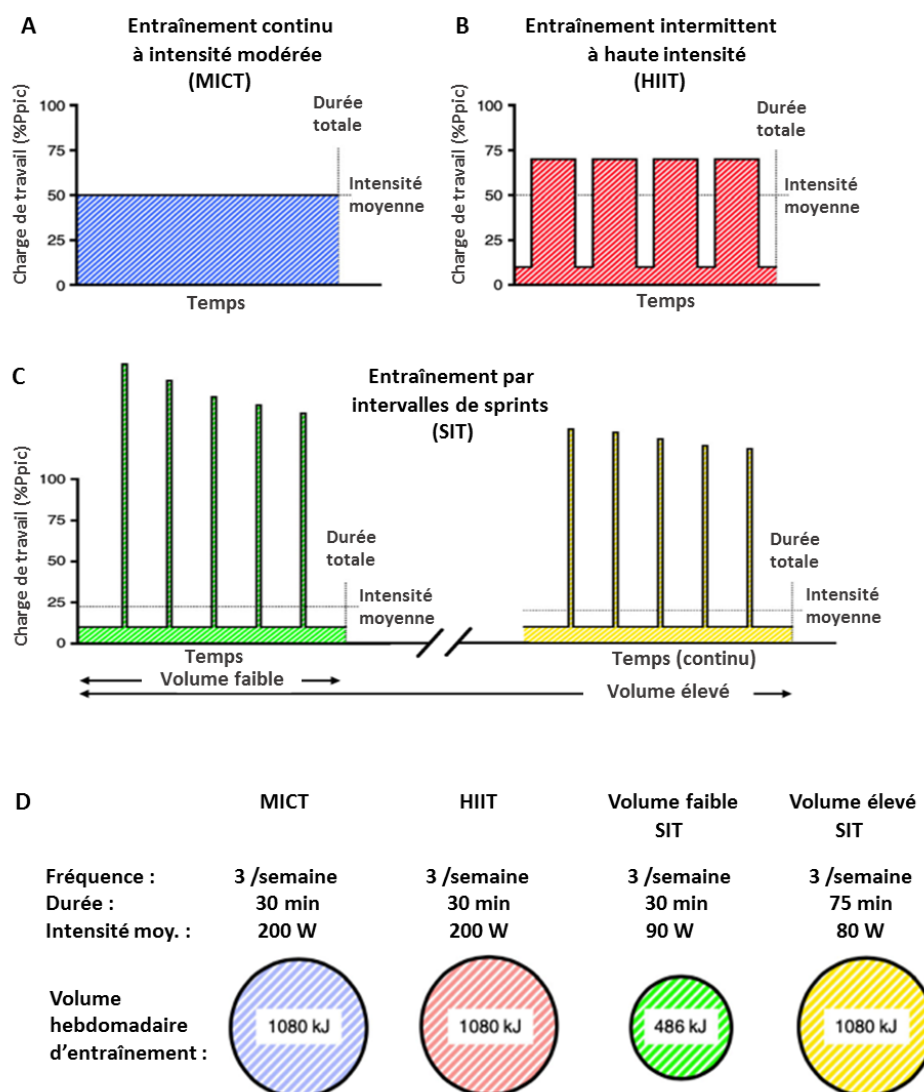


Fig. 10 : Représentation graphique des principaux types d'exercices aérobies.

Les protocoles de types MICT (A) et HIIT (B) engendrent la même quantité de travail s'ils sont réalisés aux mêmes fréquences et durées. Le protocole SIT (C) à volume faible engendre un moindre volume de travail que les entraînement MICT et HIIT alors que les 3 sessions du protocole SIT à volume élevé en engendrent un similaire (adapté de MacInnis et Gibala 2017).

Une autre nomenclature a été proposée par Girard *et al.* (Girard *et al.*, 2011) pour les exercices de sprints répétés de courte durée, qu'ils appellent RSE (Repeated-Sprint Exercise) et subdivisent en deux catégories selon que la récupération est complète (sprints intermittents) ou incomplète (sprints répétés) (**Fig. 11**). Ces auteurs partent du principe que les mécanismes physiologiques sollicités dans la fatigue engendrée par ces deux types d'INT diffèrent probablement.

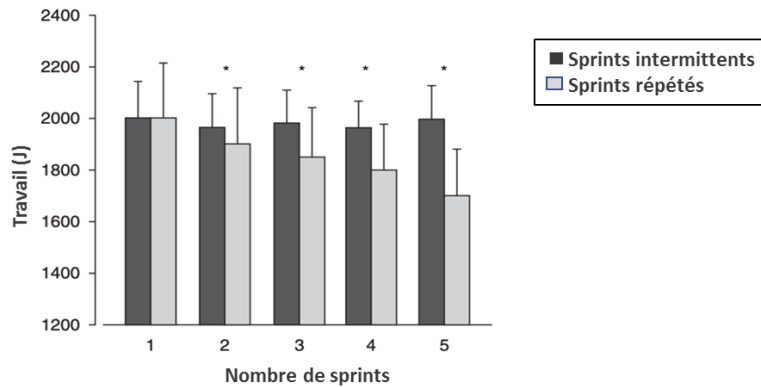


Fig. 11 : Influence de la durée des phases de repos sur une performance de sprint maximal sur 4 sec. Les sprints intermittents sont répétés toutes les 2 min alors que les sprints répétés le sont toutes les 30 sec. * : diffère du 1^{er} sprint dans la condition des sprints répétés (adapté de Girard *et al.* 2011).

Une récente revue de Wen *et al.* (Wen *et al.*, 2019) sur les effets de différents protocoles d'entraînement HIIT sur l'amélioration de $\dot{V}O_2\max$ a également cherché à classifier les différents types d'INT rapportés dans la littérature. A défaut d'une classification au sens strict du terme, cette revue a recensé les différents types d'HIIT, leurs abréviations et les a regroupés sur la base du volume et de l'intensité des phases de travail (**Fig. 12**).

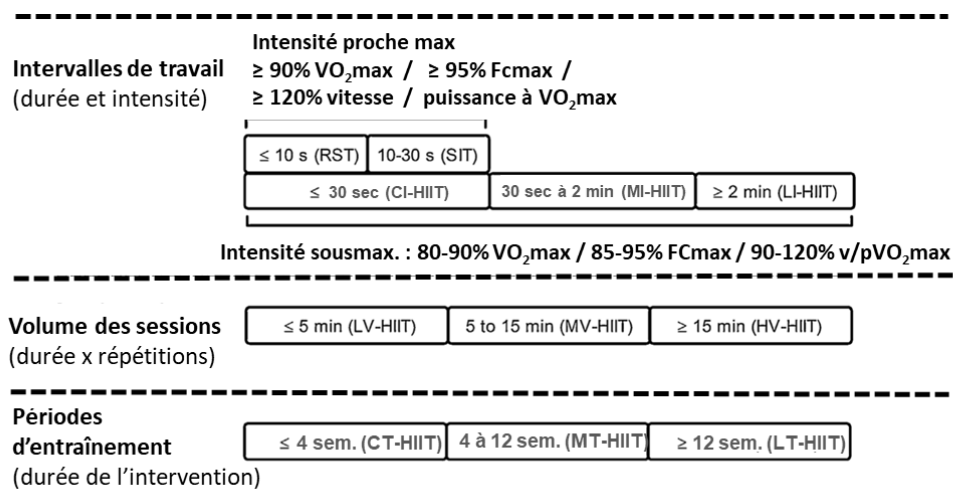


Fig. 12 : Classification des protocoles HIIT. CI, MI et LI : intervalles court, modéré ou long. LV et MV : volumes faible et modéré. CT, MT et LT : à court, moyen et long termes (adapté de Wen *et al.* 2019).

Cette classification a le mérite de proposer un consensus quant à la dénomination des différents protocoles HIIT afin d'éviter que certaines dénominations ne soient diversement utilisées. Par exemple, le terme « entraînement INT à faible volume et haute intensité » a été utilisé soit en référence à des séries de sprints (*all-out*) de 30 sec (Burgomaster *et al.*, 2008), soit pour des exercices répétés d'une minute à 89 % de la puissance maximale aérobie (Currie *et al.* 2013).

L'ensemble de ces classifications présente toutefois l'inconvénient majeur de ne pas s'appuyer sur les réponses physiologiques (les réponses physiologiques correspondant aux ajustements en aigu et à l'inverse les adaptations physiologiques au long terme) pour établir les divers types de protocoles INT. Comme le souligne la revue de Tschakert et Hofmann (Tschakert and Hofmann, 2013), bien que l'intensité de l'INT soit généralement définie en pourcentage de Fc max ou Fc réserve, de $\dot{V}O_2$ max ou de la réserve de $\dot{V}O_2$, les différences interindividuelles dans la relation Fc-performance et $\dot{V}O_2$ -performance se traduisent par des écarts considérables de Pmoy, Ppic et Prec et des demandes physiologiques associées (Scharhag-Rosenberger *et al.*, 2010). Cette dernière étude a notamment souligné l'accroissement de l'hétérogénéité des réponses physiologiques instantanées avec la durée des phases de travail dans les INT aux intervalles de longue durée. Lorsque l'intensité de l'exercice est prescrite en pourcentage de Fc max alors que la cinétique individuelle jusqu'à l'atteinte de la Fc cible n'est pas clairement établie, aucune information n'est disponible sur la puissance et la situation métabolique jusqu'à ce que la Fc cible ne soit réellement atteinte. Par conséquent, une prescription précise de l'intensité de l'exercice au moyen du pourcentage de Fc max pour un exercice intermittent avec des périodes de puissance élevée de courte durée jusqu'à 30 sec reste inappropriée.

Sur la base de ces constats, Tschakert et Hofmann (Tschakert and Hofmann, 2013) recommandent l'application d'un **modèle de classification des exercices INT d'intensité élevée qui présente l'avantage de s'appuyer sur les réponses physiologiques instantanées** qui leur sont associées (*Fig. 13*). Cette nouvelle approche de classification intègre la notion de puissance couramment utilisée, mais également la notion de récupération (complète ou incomplète) comme l'avaient précédemment suggéré Girard *et al.* (Girard *et al.*, 2011) ainsi que les effets métaboliques associés. Ils s'appuient notamment sur la théorie de la navette de lactate (Brooks, 1985) qui, à l'inverse des anciennes théories selon lesquelles le lactate serait la conséquence du manque d'oxygène au sein des muscles squelettiques sollicités, formule l'hypothèse que le lactate est formé et utilisé en permanence dans diverses cellules restant en condition aérobie. Les concepts de « cellule-cellule » et de « navettes intracellulaires » de lactate décrivent les rôles du lactate en tant que substrat oxydatif (au sein même des muscles squelettiques actifs, pour d'autres muscles squelettiques moins sollicités ainsi que pour le cœur,

le cerveau et les reins) ou comme substrat de la gluconéogenèse au sein du foie. La présence de navettes de lactate permet de réaliser que les voies glycolytiques doivent être considérées comme des processus liés (par opposition aux processus alternatifs) car le lactate, produit par une voie, est le substrat de l'autre. Le terme aérobie est alors défini comme une condition équilibrée entre la production de lactate par les muscles actifs et sa réutilisation par divers muscles et organes, ce qui se traduit par un état d'équilibre de la lactatémie. Tschakert et Hofmann (Tschakert and Hofmann, 2013) décrivent cet équilibre en deux parties : i) la première entre le repos et le seuil lactique 1, où tout le lactate produit dans les muscles actifs est réutilisé par voie aérobie, il y a donc un équilibre entre la production et la réutilisation du lactate au niveau musculaire et la lactatémie reste au niveau de repos. ii) le deuxième équilibre se situe entre le seuil lactique 1 et le seuil lactique 2. Le lactate ne peut pas être oxydé entièrement dans le muscle squelettique et doit être partiellement transféré dans le sang, mais il peut être métabolisé par d'autres organes. Par conséquent, cette phase présente à nouveau des conditions métaboliquement équilibrées, mais maintenant à un niveau systémique. Enfin, au-dessus du seuil lactique 2, la quantité de lactate produite dans les muscles sollicités est supérieure à celle qui peut être réutilisée au niveau musculaire et systémique, ce qui entraîne une accumulation dans le sang. **Cette approche permet d'identifier des INT de type aérobie vs. anaérobie.**

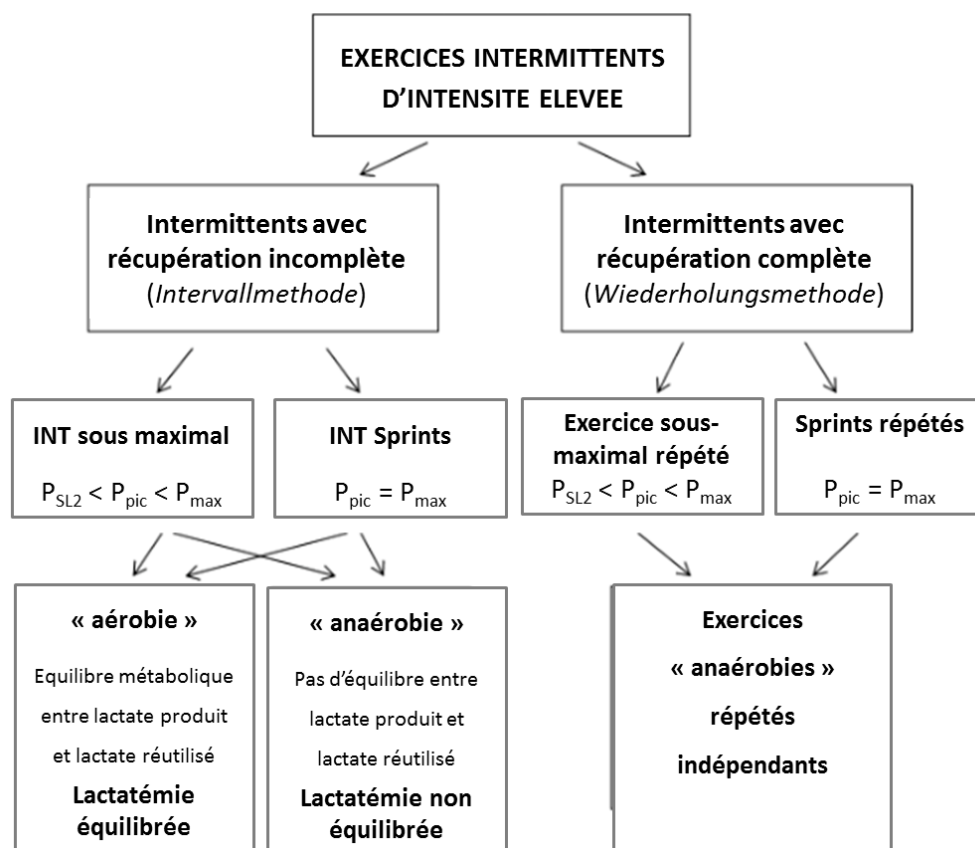


Fig. 13 : Proposition de classification des protocoles intermittents (INT) d'intensité élevée.

P_{SL2} , puissance au second seuil lactique dans un test incrémental; P_{pic} , pic de puissance; P_{max} , puissance maximale (adapté de Tschakert et Hofmann 2013)

Il faut cependant pondérer la classification présentée (**Fig. 13**) puisqu'une récupération complète est théorique et que Ppic développée sur les sprints répétés risque de dériver et de ne plus être égale à Pmax. L'utilisation des seuils, dont la signification physiologique est remise en question (Poole *et al.*, 2021), devrait elle-aussi être pondérée car les seuils ne permettent pas véritablement de différencier les mécanismes aérobie et anaérobies. Cette classification, bien qu'intégrant des données physiologiques, reste donc encore approximative.

Résumé de ce chapitre

Cet état de l'art montre que la nomenclature actuelle et les études sur l'intermittent sont essentiellement régies par la mesure stricte des temps d'exercice et de récupération répétés ainsi que du travail total fourni au cours de ces deux types de phases. Ce constat souligne combien les classifications proposées des exercices intermittents s'appuient peu sur les auteurs ayant approfondi les mécanismes physiologiques et métaboliques associés. Cela pénalise tout particulièrement l'entraînement des pratiquants d'activités physiques ou sportives intermittentes dont les durées des phases d'exercice et de repos sont irrégulières, de sorte que les nomenclatures ne permettent pas de les décrire correctement. *L'exercice intermittent irrégulier* caractérise pourtant la plupart des activités physiques quotidiennes et concernera 58 % des épreuves, 82 % des sports et 82 % des athlètes présents aux Jeux olympiques de Tokyo (calcul basé sur le programme officiel). La majorité des sports de type intermittent irrégulier ne sont donc pas suffisamment caractérisés par des paramètres utiles à l'élaboration de programmes d'entraînement plus adaptés. De surcroît, la programmation et le suivi de l'entraînement reposent trop souvent sur des approximations et des mesures basées sur la comparaison avec les exercices continus.

Il convient donc d'améliorer notre compréhension des mécanismes physiologiques et métaboliques ainsi que des diverses boucles régulatrices intervenant dans les exercices INT. Cela fera l'objet des trois sous-chapitres à venir qui viseront à déboucher sur une classification plus adaptée des sports intermittents, notamment de type irrégulier tel que le VTT cross-country moderne (VTT-XCO), reposant sur une meilleure compréhension des réponses et mécanismes physiologiques associés.

2. Les mécanismes physiologiques systémiques en exercice intermittent

2.1. Les réponses et adaptations cardiaques aux différents modèles d'exercices intermittents

Il convient de souligner que la majorité des études ayant examiné les réponses cardio-vasculaires à l'exercice par rapport à celles au repos, elles se sont centrées sur l'entraînement aérobie de type CT. Certains mécanismes sont identiques à ceux du CT si l'on prend une phase de travail en INT. Nous irons néanmoins étudier les auteurs qui se sont intéressées aux réponses spécifiques à l'INT. Nous nous intéresserons ensuite aux adaptations à l'entraînement en INT qui sont beaucoup plus décrites dans la littérature afin de mieux comprendre les effets physiologiques de l'INT.

2.1.1. Réponses cardio-vasculaires instantanées à l'exercice aérobie

Pour des raisons de clarté, nous nous permettrons de décrire les réponses cardio-vasculaires à l'exercice de façon relativement isolée. Ces ajustements sont bien évidemment étroitement associés aux besoins ou réponses des systèmes autonomes et volontaires sollicités dans la locomotion. En ce qui concerne les réponses cardiovasculaires, elles sont déterminées par les besoins en oxygène des muscles squelettiques actifs. Lors d'un exercice dynamique, le débit cardiaque est multiplié par cinq ou six (Duncker and Bache, 2008). Ces augmentations importantes du débit cardiaque résultent de l'augmentation de l'activité de la pompe cardiaque, du retour veineux vers le cœur et d'autres mécanismes au sein du système cardiovasculaire. Parmi les mécanismes bien connus de l'adaptation qui permettent d'augmenter l'apport d'O₂ aux muscles, la redistribution de la masse sanguine s'effectue grâce aux sphincters précapillaires des muscles lisses qui permettent de fermer ou d'ouvrir des sections complètes de vascularisation (*Fig. 14*).

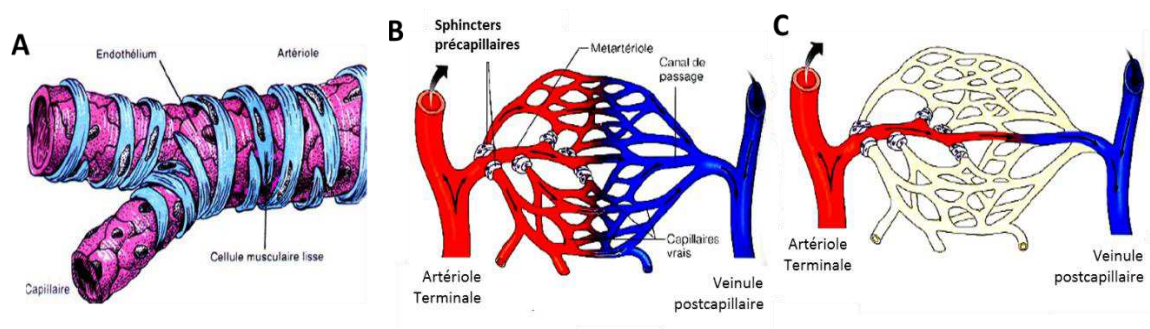


Fig. 14 : Cellules musculaires lisses des parois des vaisseaux sanguins (A) ; Influence de l'ouverture (B) vs. de la fermeture (C) des sphincters précapillaires sur le passage du sang dans les capillaires en fonction des besoins (adapté de Mader 2006).

Le résultat de cette redistribution en fonction de l'intensité de l'exercice est considérable (**Fig. 15**). Lors d'un exercice maximal, 95 % du débit cardiaque total va au cœur et aux muscles squelettiques actifs et, par conséquent, 95 % du retour veineux provient du tissu musculaire, ce qui se traduit par une très faible teneur en oxygène du sang veineux (Laughlin, 1999). Par ailleurs, tout ce qui réduit la capacité du système cardiovasculaire à fournir du sang oxygéné aux muscles actifs limite les performances de l'exercice. Ainsi lors d'un stress thermique, le flux sanguin de la peau augmente pour réguler la température centrale du corps. En cas de stress thermique sévère, jusqu'à $7 \text{ L}\cdot\text{min}^{-1}$ de débit cardiaque peuvent être distribués à la peau plutôt qu'aux muscles sollicités dans l'exercice.

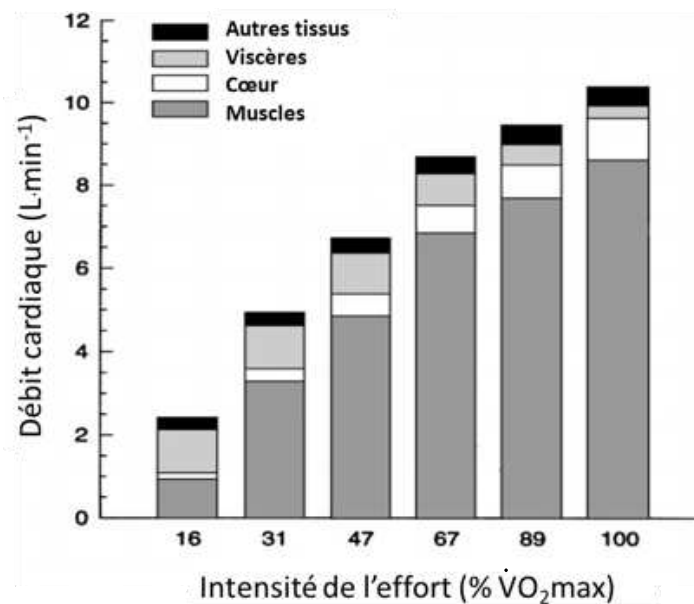


Fig. 15 : Évolution de la répartition du débit cardiaque aux différents organes et tissus avec l'augmentation de l'intensité de l'exercice aérobie (adapté de *Laughlin 1987*).

L'autre évolution caractéristique du système cardio-vasculaire à l'exercice réside dans les augmentations de la Fc, du volume d'éjection systolique du ventricule gauche et dès lors du débit cardiaque. Il convient de noter que si les pressions artérielles moyennes et systoliques augmentent avec l'intensité de l'exercice (**Fig. 16**), ces augmentations ne sont pas liées à celle de la résistance périphérique totale. En effet, malgré l'augmentation du débit cardiaque, une diminution de la résistance se produit par une combinaison de mécanismes nerveux et locaux, en particulier au niveau du réseau vasculaire des muscles squelettiques, augmentant ainsi le flux sanguin (Bliss, 1998).

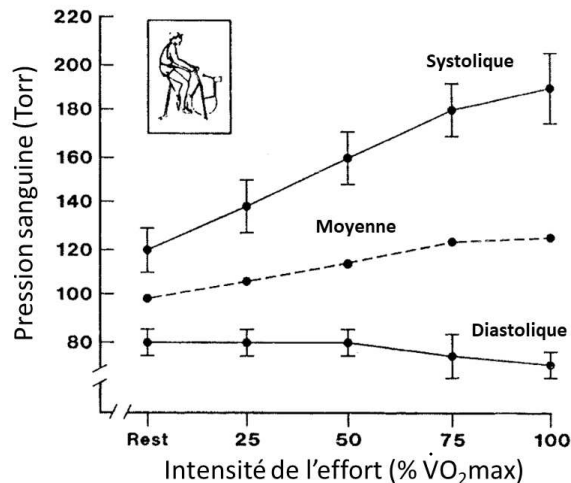


Fig. 16 : Évolution de la pression sanguine systolique et diastolique (moyenne \pm erreur standard) et de la pression moyenne avec l'augmentation de l'intensité d'un exercice sur ergocycle (adapté de Laughlin 1987)

Ce phénomène, appelé *hyperémie à l'exercice*, est défini comme le mécanisme vital par lequel l'organisme augmente le débit sanguin vers ses organes pour répondre à une demande accrue en oxygène et nutriments due à une ischémie ou à une activité supplémentaire, ou encore pour combattre une infection ou un traumatisme. Cette répartition du flux sanguin et les mécanismes qui lui sont associés sont d'une grande précision puisque dans un exercice à faible intensité, le flux sanguin diminue dans les fibres musculaires rapides (fibres IIA et IIX) alors qu'il augmente dans les fibres musculaires lentes (fibres I), et inversement à intensité élevée même si le flux dans les fibres lentes reste élevé à l'exercice intense.

Cette hyperémie musculaire se fait en deux étapes (Tschakovsky and Sheriff, 2004) (**Fig.17A**) : la première phase comprend une augmentation rapide qui se stabilise après 5 à 7 sec, suivie d'une adaptation plus longue de 20 sec à 1 min environ conduisant à une stabilisation. La première phase est liée au mécanisme dit de la *pompe musculaire* (**Fig. 17B**) qui contribue au retour du sang veineux vers le cœur et qui crée une dépression veineuse lors du relâchement. Ces deux phénomènes permettent d'améliorer le gradient de pression (Laughlin, 1987). Cette pompe va d'ailleurs permettre *in fine* d'améliorer la pré-charge myocardique.

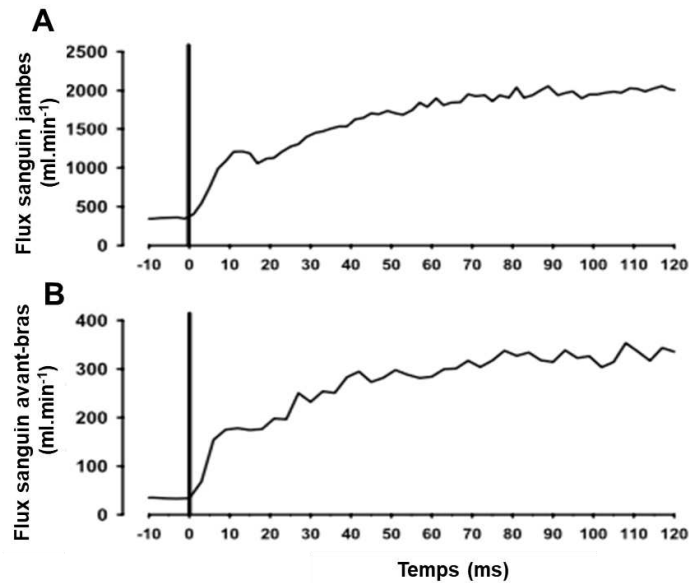


Fig. 17 : Ajustement dynamique du flux sanguin musculaire dans les transitions repos-exercice lors d'un exercice (A) de flexions-extensions rythmiques du genou à 40 W et (B) de cycles répétés de fermeture / relaxation de la main (1 sec / 2 sec) avec repos à 20 % de la contraction maximale volontaire (adapté de *Tschakovsky et Sheriff 2004*).

Le second mécanisme de l'hyperémie résulte de la forte vasodilatation au niveau des muscles actifs qui permet de diminuer la résistance au flux sanguin (**Fig. 18**). *Crecelius et al.* (*Crecelius et al., 2013*) expliquent que cette vasodilatation rapide est déjà observée après une seule brève contraction des muscles squelettiques. Ils ont notamment démontré que l'hyperpolarisation des muscles lisses vasculaires stimulée par le potassium extracellulaire et la vasodilatation qui s'ensuit contribuent de manière significative à la vasodilatation rapide induite par la contraction, tout comme le monoxyde d'azote ou les prostaglandines vasodilatatrices. Il reste à déterminer si l'hyperpolarisation vasculaire induite par ces mécanismes continue à réguler l'hyperémie à l'exercice lorsque les contractions musculaires sont répétées chez l'homme.

Comme le souligne toutefois *Saltin* (*Saltin, 1985*), l'intérêt premier de l'accroissement du lit capillaire avec un entraînement d'endurance n'est pas d'accommoder le débit, mais de maintenir ou d'allonger le temps moyen de transition au niveau des capillaires. Dans un exercice impliquant l'ensemble du corps, la capacité des muscles à recevoir le flux sanguin dépasse d'un facteur de 2 à 3 la capacité du cœur à les approvisionner. Ainsi, le tonus vasoconstricteur doit également être présent au niveau des artères qui alimentent les muscles à l'exercice afin de maintenir le temps moyen de transit optimal au niveau élevé de flux sanguin à l'exercice (**Fig. 19**). La pression artérielle est de surcroît régulée afin de maintenir une perfusion adéquate des organes vitaux tout en évitant les variations excessives de pression.

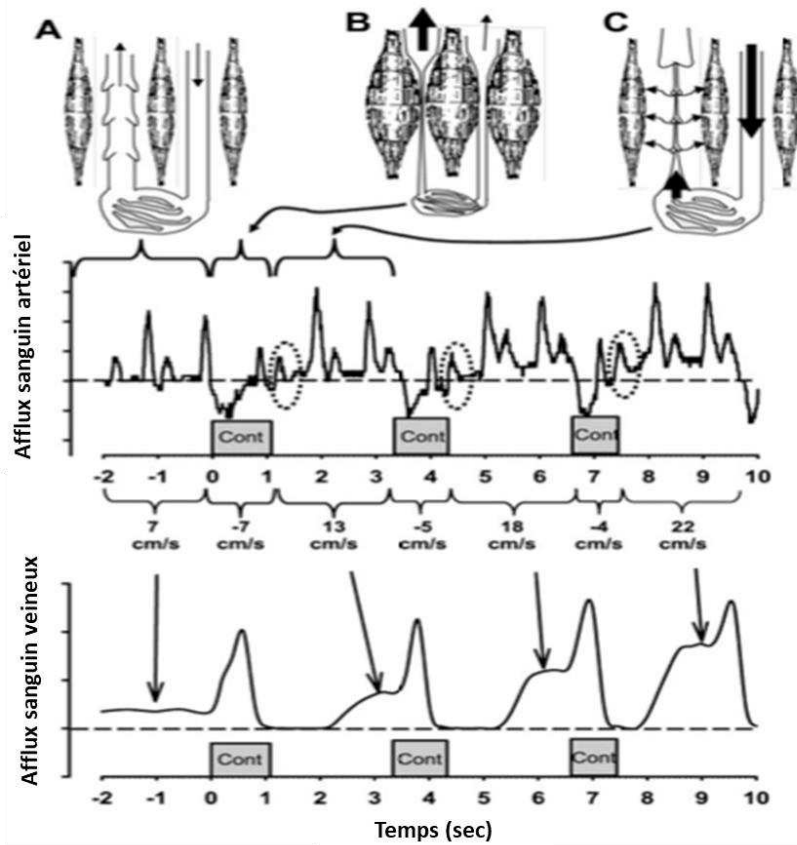


Fig. 18 : Exercice rythmique de périodes de fermeture / relaxation de la main. L'afflux artériel net est négatif lors des contractions (Cont) et son augmentation brève lors de la relaxation (cercle en pointillé). **A** : au repos, les veines sont pleines et les valves sont ouvertes. Afflux veineux sortant = afflux artériel entrant. **B** : la contraction musculaire entrave l'afflux artériel, souvent entraînant un afflux artériel rétrograde, tout en expulsant le volume veineux vers le cœur. Une période d'écoulement veineux nul pendant la contraction se produit une fois que le volume veineux a été expulsé. **C** : à la relaxation, l'afflux artériel augmente immédiatement au-dessus des niveaux au repos. L'écoulement veineux pendant la relaxation reprendra une fois que le volume et la pression veineuse auront été partiellement rétablis et augmentera pour correspondre à l'afflux artériel si le temps entre les contractions est suffisant (voir les flèches) (adapté de *Tschakovsky et Sheriff 2004*).

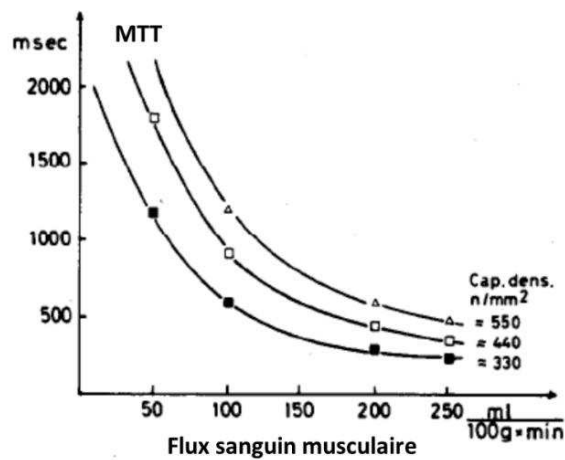


Fig. 19 : Estimation du temps moyen de transit (MTT) en fonction du flux sanguin et selon la densité capillaire (adapté de *Saltin et al. 1985*)

Comme nous l'avons rappelé précédemment, les ajustements du SNA se caractérisent, lors du passage du repos à l'exercice, par un ralentissement du système parasympathique (*effet chronotrope négatif*) et une accélération sympathique (*effet chronotrope positif*). La commande centrale est considérée comme établissant le niveau basal d'activité sympathique à l'appareil cardiovasculaire et des réponses respiratoires de façon étroitement liée à l'intensité de l'exercice. Ce niveau est modulé de façon réflexe par des baro- et chémoréflexes artériels, des barorécepteurs cardiopulmonaires ainsi que par le métaboréflexe déclenché par des afférences musculaires polymodales de type III et IV (Crisafulli *et al.* 2003 ; Demsey 2012 ; Fadel et Raven 2012). Le baroréflexe sert à réguler de façon fine la pression systémique en fonction de la fréquence cardiaque et de la pression de sortie du ventricule gauche. Il a pour but de détecter les fluctuations et de les réguler finement. Cela nécessite une sensibilité maximale à une pression et Fc données (**Fig. 20A**). Lors d'un exercice relativement intense comme cela se produit dans les exercices INT, le baroréflexe carotidien est « réinitialisé », avec un déplacement vers le haut et la droite de la courbe de réponse au stimulus et dès lors vers des valeurs de pression artérielle et de Fc plus élevées, ce qui permet de préserver sa plage de sensibilité pour réguler au mieux l'hémodynamique (**Fig. 20B**).

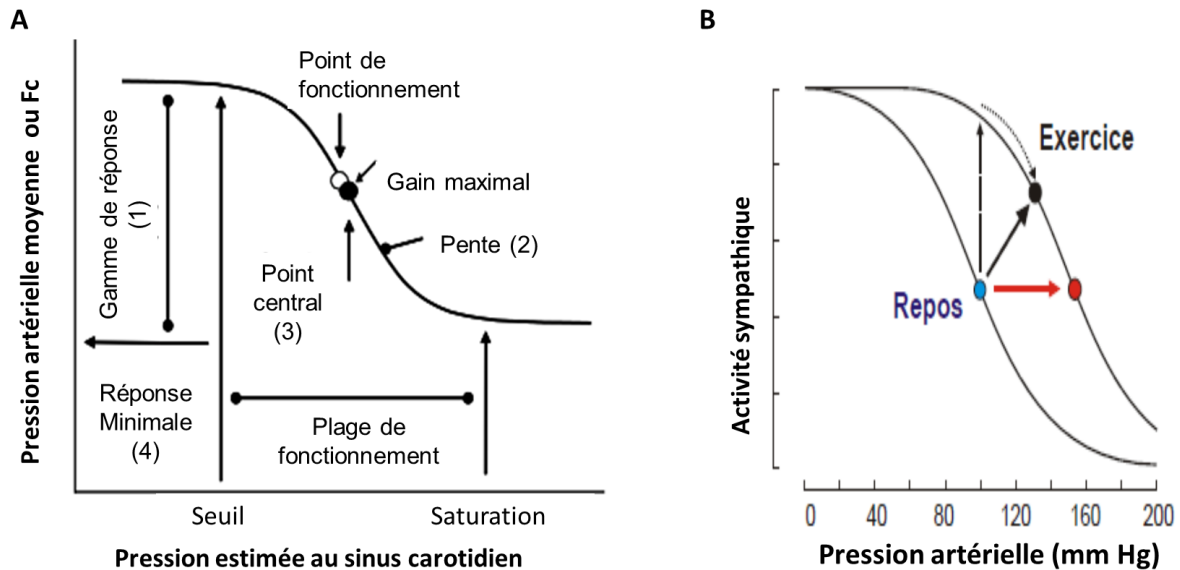


Fig. 20 : Modèle schématique de la courbe de fonctionnement du baroréflexe carotidien (BRC) et de ses paramètres opérationnels au repos (**A**) et à l'exercice (**B**). (1) : gamme de réponses de la variable dépendante ; la plage de fonctionnement entre le seuil des pressions au sinus carotidien (auquel la pression artérielle moyenne (PAM) ou la Fc n'augmente plus) et la saturation de ce réflexe (pression à laquelle PAM ou Fc ne baisse plus) ; au repos, le point de fonctionnement (pression au sinus carotidien) et le point central (réponse à la pression = réponse à la dépression au sinus) se superposent. Le gain maximal est la valeur du gain au point central (indice de la réponse du BRC). (2) : la pente indique le coefficient du gain ; (4) : la réponse minimale de la PAM ou de la Fc (adapté de Raven *et al.* 2006).

La littérature comporte peu d'informations relatives aux ajustements des mécanismes de régulation du flux sanguin comme les baroréflexes à l'exercice intermittent. Néanmoins, nous en présenterons quelques données dans le chapitre sur la cinétique de la $\dot{V}O_2$ en INT car certains auteurs les ont examinées en parallèle. A ce stade, il convient toutefois de mentionner les résultats de l'étude de Foster *et al.* (Foster *et al.*, 1999) qui soulignent à une puissance moyenne donnée la similitude des réponses cardiovasculaires à l'INT (60 sec / 60 sec) et CT (**Fig. 21**). Bien qu'il ait été rapporté une suppression de la vidange du ventricule gauche pendant la mise en charge aiguë et une augmentation de la vidange pendant la décharge aiguë, l'ampleur de cet effet est ainsi beaucoup plus faible que ce qui a été précédemment rapporté lors des transitions entre le repos et l'exercice et inversement. Cette observation est conforme au concept selon lequel les réponses hémodynamiques à l'entraînement INT seraient atténuées ainsi que les réponses de Fc et de $\dot{V}O_2$. Ces données suggèrent que les mécanismes de régulation du débit cardiaque à l'INT ne diffèrent pas réellement de ceux à l'exercice CT.

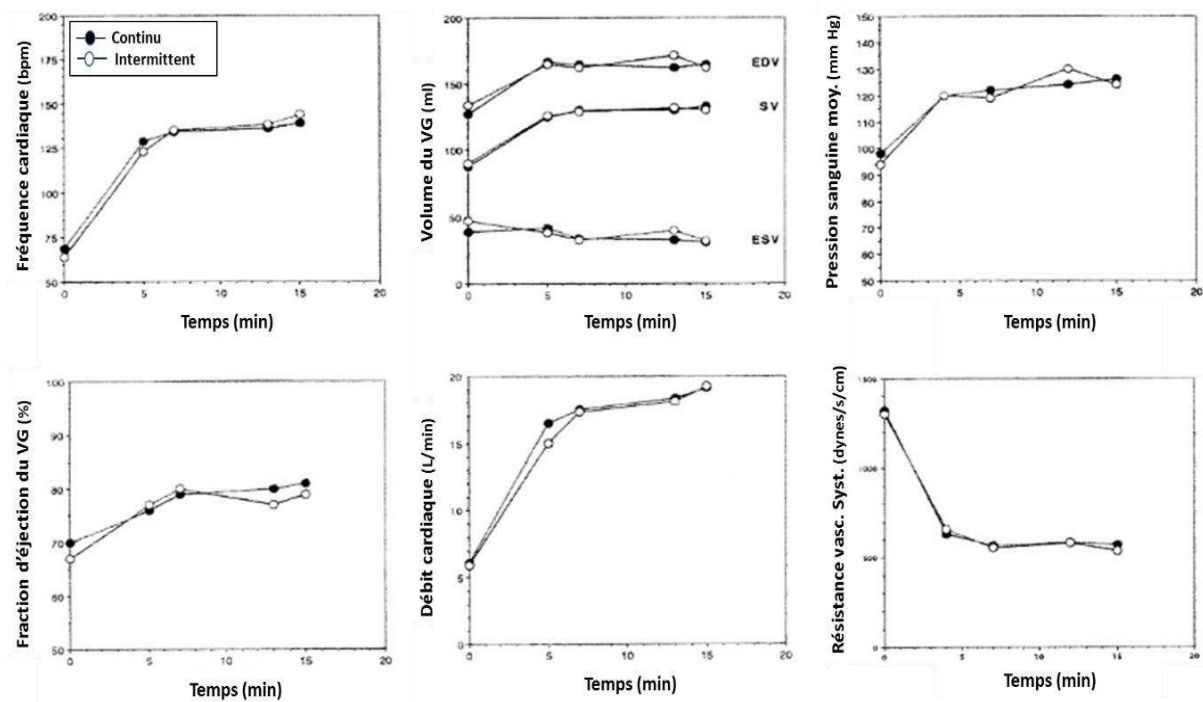


Fig. 21 : Réponses cardiovasculaires à 15 min d'exercice intermittent (60 sec / 60 sec) vs. continu (adapté de Foster *et al.* 1999).

L'étude de Buchheit *et al.* (Buchheit *et al.* 2007) présente l'intérêt d'avoir comparé la réactivation du système parasympathique après trois types d'exercice : CT d'intensité modérée (MICT), sprints répétés et INT à haute intensité (HIIT). Leurs résultats révèlent des index de réactivation parasympathique bien plus bas en sprints répétés et HIIT qu'en MICT (**Fig. 22**). Les fortes perturbations post-exercice de l'activité parasympathique sont attribuées à la nature supramaximale et de ce fait anaérobie de ces deux exercices.

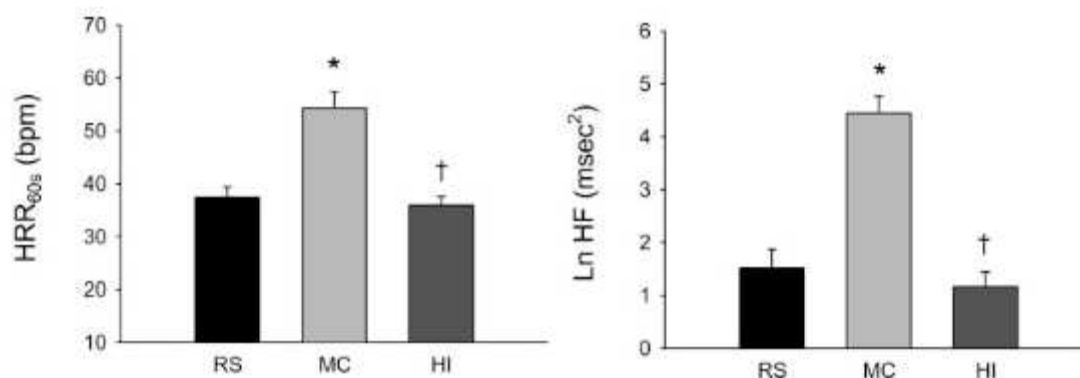


Fig. 22 : Indice de réactivation parasympathique (HRR_{60 sec} : baisse des battements cardiaques lors des 60 sec post-exercice) et puissance haute fréquence (HF) pour chacun des 3 types d'exercice : sprints répétés (RS), course continue modérée (MC) et course à haute intensité (HI). Bpm : battements par minutes. * : significativement différent de RS (adapté de *Buchheit et al.* 2007).

2.1.2. Adaptations cardio-vasculaires spécifiques à l'entraînement INT

Contrairement à l'exercice aérobie de type CT, la littérature reste limitée à ce jour sur les mécanismes sous-jacents spécifiquement engendrés par une exposition à un exercice intermittent régulier de haute intensité. Néanmoins, il a été démontré que la surcharge du mécanisme cardiaque, le principal stimulus de l'adaptation morphologique du myocarde et donc de l'amélioration du débit cardiaque est maximale lorsque l'on s'entraîne à $\dot{V}O_2\text{max}$. Comme l'avait suggéré Åstrand dès 1964 (*Åstrand et al.*, 1964), l'entraînement en intermittent pourrait donc avoir un impact intéressant sur le cœur. Nos travaux portant sur des populations élites susceptibles d'utiliser ce type d'entraînement et débouchant sur les mécanismes cellulaires sollicités, nous allons présenter les apports des études s'étant centrées sur l'entraînement de type INT.

Comme le souligne une méta-analyse (*Ramos et al.*, 2015) sur l'impact de l'entraînement INT à haute intensité (HIIT) par rapport à l'entraînement CT à intensité modérée (MICT) sur la fonction cardiovasculaire, le HIIT semble plus efficace puisqu'il améliore davantage la condition cardiorespiratoire et divers biomarqueurs de la fonction vasculaire. Il semble également que le HIIT de type 4 x 4 min améliore les fonctions cardio-vasculaires de façon plus importante que d'autres protocoles INT. Cette méta-analyse souffre néanmoins de l'hétérogénéité des protocoles.

Parmi les protocoles d'exercices intermittents HIIT étudiés, *Heydari et al.* (*Heydari et al.*, 2013) ont examiné les effets de 12 semaines d'entraînement, à raison de 3 séances hebdomadaires, de sprints de très courtes durées (8 sec) à 80-90 % de Fc max et de récupération active (12 sec) à faible intensité. Ce protocole se révèle augmenter nettement l'influence du contrôle vagal chez des hommes sains sédentaires. Comparé au groupe témoin, le groupe

entraîné présente un gain significatif de $\dot{V}O_2\text{max}$ associé à des baisses de la Fc de repos, de la pression artérielle moyenne et d'un indice de raideur artérielle ainsi que des augmentations du volume d'éjection systolique (VES), du temps d'éjection systolique du ventricule gauche, de la variabilité cardiaque (HRV), de la sensibilité du baroréflexe artériel et de la capacité vasodilatatrice au niveau des membres (**Tableau 2**). L'étude d'Alansare *et al.* (Alansare *et al.*, 2018) a comparé les effets de 8 sessions d'entraînement de type HIIT vs. MICT sur la HRV chez les adultes physiquement inactifs. Les principales conclusions sont que les deux types d'entraînement ont amélioré significativement la pression artérielle systolique et les domaines temporels de la HRV, y compris le nombre d'intervalles R-R et l'intervalle inter-battements. Cependant, le rapport LF / HF n'a pas été amélioré de manière significative dans le groupe HIIT, reflétant ainsi une amélioration sympathovagale. La littérature manque toutefois de données relatives à l'influence des divers protocoles INT.

Tableau 2 : Influence de 12 semaines d'entraînement HIIT sur la fonction cardiovasculaire. Fc, fréquence cardiaque au repos ; VES, volume d'éjection systolique ; PEP, période de pré-éjection ; LVET, temps d'éjection systolique du ventricule gauche ; IAx : indice de raideur artérielle. * : $P < 0,05$, changement supérieur à celui du groupe témoin (adapté de Heydari *et al.* 2013).

Variables	Groupe entraîné		Groupe témoin	
	Pre	Post	Pre	Post
$\dot{V}O_2\text{max}$ ($L \cdot \text{min}^{-1}$)	3,0 ± 0,6	3,4 ± 0,6*	2,6 ± 0,5	2,7 ± 0,5
$\dot{V}O_2\text{max}$ ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$)	34,2 ± 4,4	39,4 ± 3,5*	29,0 ± 5,0	30,4 ± 5,5
Fc (bpm)	67,4 ± 9,7	61,2 ± 8,9*	68,9 ± 7,7	70,4 ± 6,7
PAM (mm Hg)	83,1 ± 8,2	78,7 ± 8,0	80,7 ± 8,6	84,3 ± 7,0
IAx (%)	9,8 ± 12,4	6,2 ± 11,0*	7,1 ± 7,2	10,4 ± 6,8
VES (ml)	77,2 ± 24,9	90,4 ± 26,3*	75,6 ± 18,9	70,2 ± 20,9
PEP (msec)	133,0 ± 12,6	129,2 ± 16,2	126,0 ± 16,3	130,1 ± 9,9
LVET (msec)	271,5 ± 26,5	286,8 ± 26,0*	281,1 ± 18,5	273,4 ± 16,6
PEP/LVET	0,49 ± 0,06	0,45 ± 0,07*	0,45 ± 0,07	0,48 ± 0,05

En ce qui concerne les mécanismes cardio-vasculaires potentiellement sollicités dans les évolutions à court et long termes avec l'entraînement HIIT, une revue récente (Cassidy *et al.*, 2017) apporte un certain nombre d'autres éclairages sur les adaptations cardiaques et musculaires associées (**Fig. 23**). Cette revue s'intéresse plus particulièrement aux aspects cardiaques suivants :

- Les mécanismes moléculaires de l'adaptation cardiaque

- L'évolution structurale du myocarde
- La modification au niveau vasculaire

Avant de détailler les principales adaptations physiologiques rapportées, il convient néanmoins de souligner que de nombreuses données relatives aux adaptations moléculaires à l'exercice à haute intensité proviennent d'expérimentations réalisées sur le modèle murin. Bien que le cœur de murins présente des similitudes structuro-fonctionnelles avec le cœur humain qui peuvent être considérées comme imitant la réponse cardiaque humaine à l'entraînement physique (Hasenfuss, 1998), ce type d'approche reste critiquable (Allen, 2020).

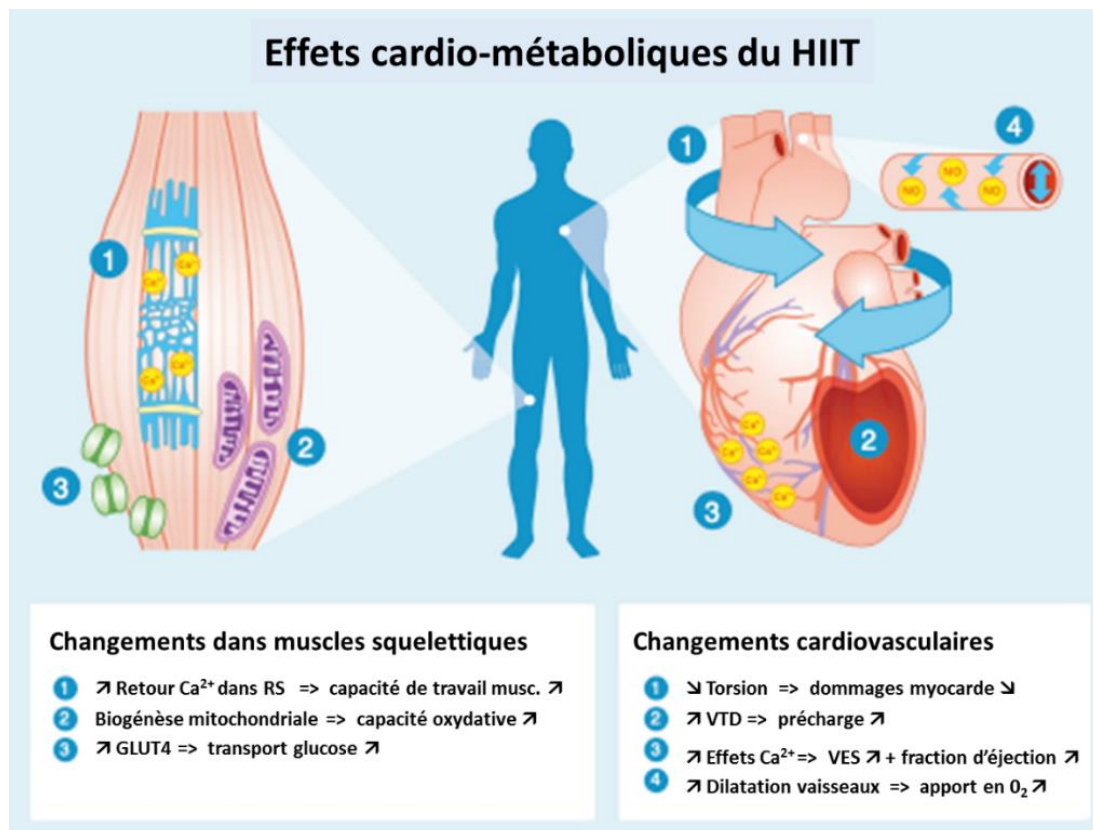


Fig. 23 : Effets cardio-métaboliques du HIIT chez des patients atteints de maladies métaboliques. RS : réticulum sarcoplasmique; VTD : volume télédiastolique; VES : volume d'éjection systolique. ↘ : baisse; ↗ : gain (adapté de *Cassidy et al. 2017*).

Il est mis en avant une modification de la contractilité des cardiomyocytes et des cycles des ions Ca^{2+} spécifique à l'INT. En effet des modifications significatives ont été rapportées après 6 semaines d'entraînement INT régulier chez la souris adulte (Kemi *et al.*, 2007). Rappelons tout d'abord que, lors de la dépolarisation de la membrane myocardique, l'arrivée des potentiels d'action se traduit par un accroissement des ions Ca^{2+} à proximité des myofilaments, par l'entrée d'ions Ca^{2+} dans les cardiomyocytes (par des canaux de type LCa ou par l'échangeur sarcolemmal Na^+ / Ca^{2+} , NCX) et par leur libération par le réticulum sarcoplasmique. Ces ions Ca^{2+} interviennent alors directement dans les cycles des ponts d'acto-myosine au niveau des

myofilaments conduisant à la systole cardiaque. À l'opposé, l'arrêt des potentiels d'action associé au retour des ions Ca^{2+} dans le réticulum sarcoplasmique par la pompe active (SERCA : SR Ca-ATPase) et à leur transfert hors du cardiomyocyte par les échangeurs NCX conduisent au relâchement, appelé diastole (**Fig. 24**). La calcium / calmoduline-dépendante kinase II (CaMKII), très abondante dans le cœur, est connue pour cibler plusieurs protéines impliquées dans le couplage excitation contraction (Bers et Grandi 2009) (**Fig. 25**).

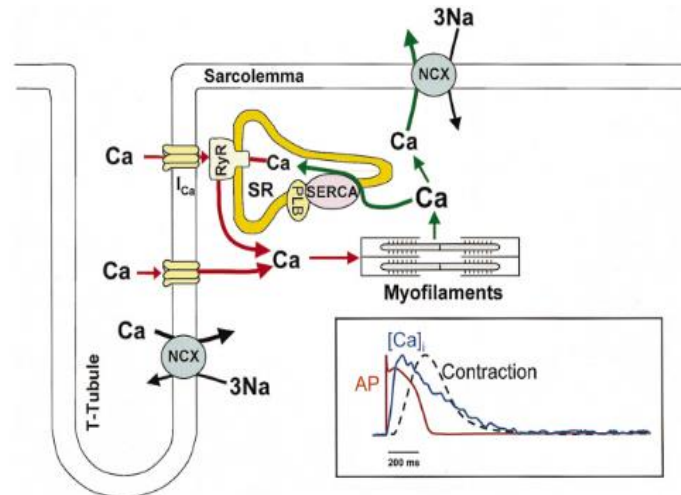


Fig. 24 : Couplage excitation-contraction cardiaque. Réticulum sarcoplasmique (SR) ; ions Ca^{2+} (Ca) ; ions Na^{+} (Na). L'encart montre l'évolution au cours du temps du potentiel d'action (AP), la concentration intracellulaire des Ca^{2+} $[\text{Ca}]_i$ et la contraction (*adapté de Kemi et al. 2007*).

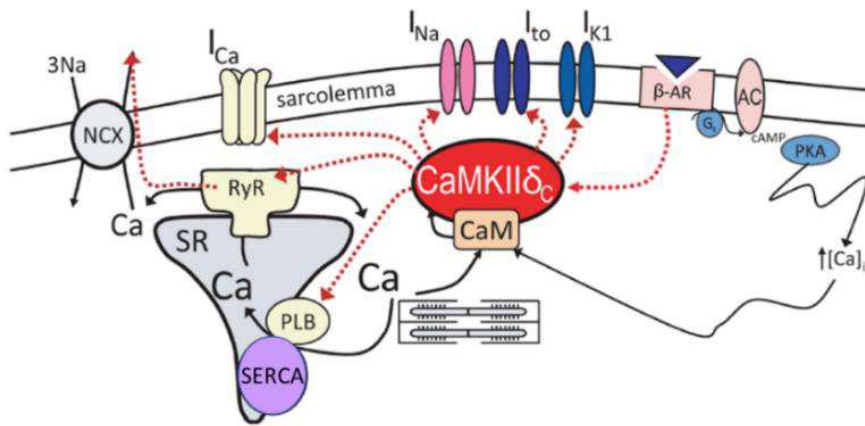


Fig. 25 : Influences de la calcium / calmoduline-dépendante kinase II (CaMKII) sur divers mécanismes sollicités dans le couplage excitation-contraction et les flux de Ca^{2+} (*adapté de Bers et Grandi 2009*).

Les conclusions de l'étude de Kemi *et al.* (Kemi *et al.*, 2007) sont que l'entraînement INT modifie des mécanismes intracellulaires qui contribuent à l'amélioration de la contraction (*inotropie*) et de la relaxation (*lusitropie*) cardiaque (**Fig. 26**). L'inotropie accrue est en partie attribuée à l'influence positive de la CaMKII sur la sensibilité des myofilaments aux Ca^{2+} . L'augmentation de la lusitropie résiderait dans l'expression accrue des protéines SERCA-2a sans modification associée de celle des protéines PLB (principal inhibiteur de la SERCA-2a),

ce qui réduirait le ratio PLB / SERCA-2a, favorisant ainsi le relâchement par le retour des Ca^{2+} dans le réticulum sarcoplasmique.

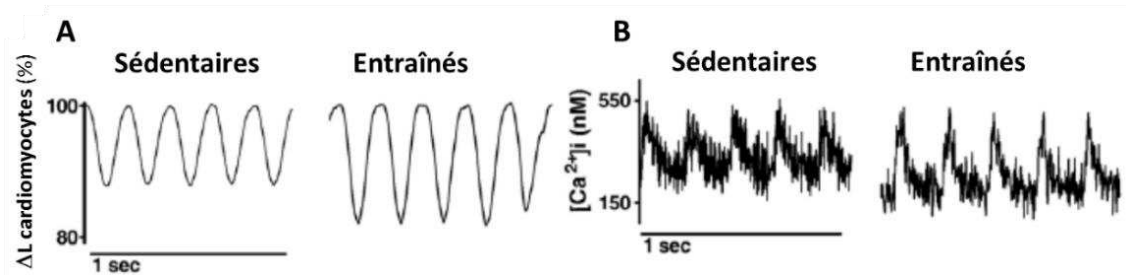


Fig. 26 : Exemples de tracés d'enregistrement des cycles de raccourcissement des cardiomyocytes chez les murins sédentaires vs. entraînés en réponse à une stimulation électrique à 5 Hz (A) et les variations associées de la concentration intracellulaire des Ca^{2+} ($[\text{Ca}^{2+}]_i$) (adapté de *Kemi et al.* 2007).

Ces auteurs ont toutefois souligné dans une revue ultérieure (Wisløff *et al.*, 2009) que l'amélioration de l'inotropie et de la lusitropie cardiaques pourrait provenir de l'influence combinée d'autres facteurs, tels que l'altération du pH. Chez les murins, la contractilité accrue des cardiomyocytes avec l'entraînement est rapportée comme pouvant être liée à un pH intracellulaire plus alcalin aux hautes fréquences de stimulation alors que la baisse du pH serait corrélée à un moindre raccourcissement des cardiomyocytes tant sédentaires qu'entraînés (Wisløff, 2001). Cette étude rapporte également un niveau nettement accru (130 %) de l'ARN messager de l'échangeur Na^+ / H^+ dans les cardiomyocytes entraînés lorsqu'il était dosé immédiatement après l'exercice INT, avec une tendance à l'augmentation après 4 et 13 semaines d'entraînement. D'après ces auteurs, il reste encore à déterminer si la différence entre les groupes entraînés et sédentaires est due à une augmentation de la capacité tampon du pH, à une réduction des concentrations intracellulaires de Ca^{2+} ou à une augmentation de la quantité et/ou de l'activité des protéines impliquées dans la régulation, la contraction ou la régulation du pH intracellulaire. Ces exemples suggèrent que des facteurs, autres que la libération des Ca^{2+} par le RS, sollicités dans les régulations intracellulaires pourraient contribuer à l'adaptation fonctionnelle du myocarde à l'exercice.

Une autre adaptation notable a été mise en évidence : les modifications structurales du myocarde. Une récente étude réalisée chez des hommes sédentaires (Scharf *et al.*, 2015) a démontré que 16 semaines d'entraînement HIIT (à des intensités entre 95-105 % de la F_c au seuil anaérobie) engendraient des changements structuro-fonctionnels des cavités ventriculaires du myocarde. Ils ont mesuré par résonance magnétique cardiovasculaire le tracé des bords endocardique et épicaudique depuis la base jusqu'à l'apex en fin de diastole et de systole, en excluant soigneusement le tissu adipeux épicaudique. Tous les résultats ont été rapportés à la surface corporelle. Chez ces participants non entraînés, les résultats obtenus après 16 semaines

d'entraînement HIIT révèlent notamment une augmentation des volumes ventriculaires télédiastoliques (VTD) ainsi qu'une augmentation de leur masse que ne présente pas le groupe témoin (**Fig. 27**). L'indice de remodelage reste inchangé ce qui indique une adaptation cardiaque équilibrée. L'évolution des paramètres morphologiques des ventricules est de surcroît fortement corrélée à l'augmentation de la $\dot{V}O_2\text{max}$ et à la baisse du seuil lactique.

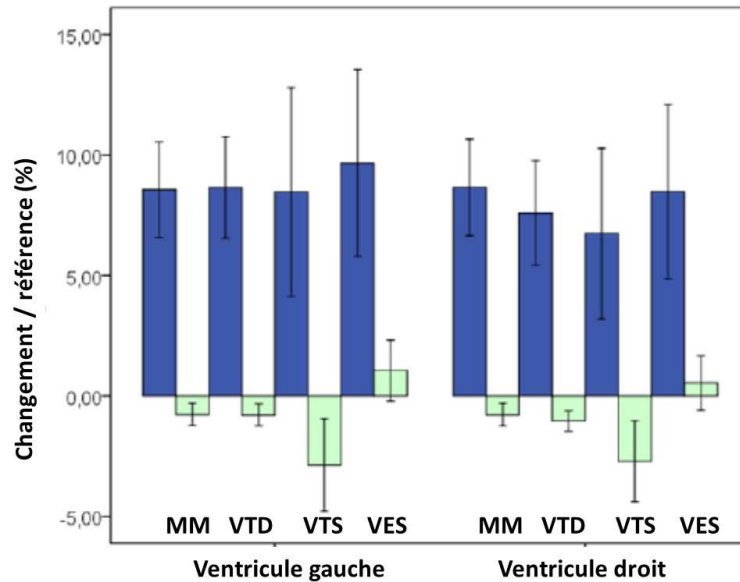


Fig. 27 : Changements morphologiques engendrés par 16 semaines d'entraînement HIIT comparé à ceux du groupe témoin. MM, masse myocardique des deux ventricules ; VTD, volume télédiastolique ; VTS, volume télésystolique ; VES, volume d'éjection systolique (adapté de *Scharf et al. 2015*)

Leur étude démontre donc une adaptation cardiaque équilibrée avec un élargissement régulé de toutes les cavités ce qui diffère du remodelage cardiaque asymétrique rapporté par plusieurs études chez les athlètes très entraînés (pour revue, Maron et Pelliccia 2006). Une méta-analyse réalisée sur le cœur des athlètes confirme d'ailleurs l'hypothèse d'un développement accru du VG. Cette revue souligne que les cyclistes et rameurs entraînés en endurance et force présentent une augmentation significative de l'épaisseur relative de la paroi et la plus forte augmentation du diamètre interne du VG (Pluim *et al.*, 2000) (**Fig. 28**).

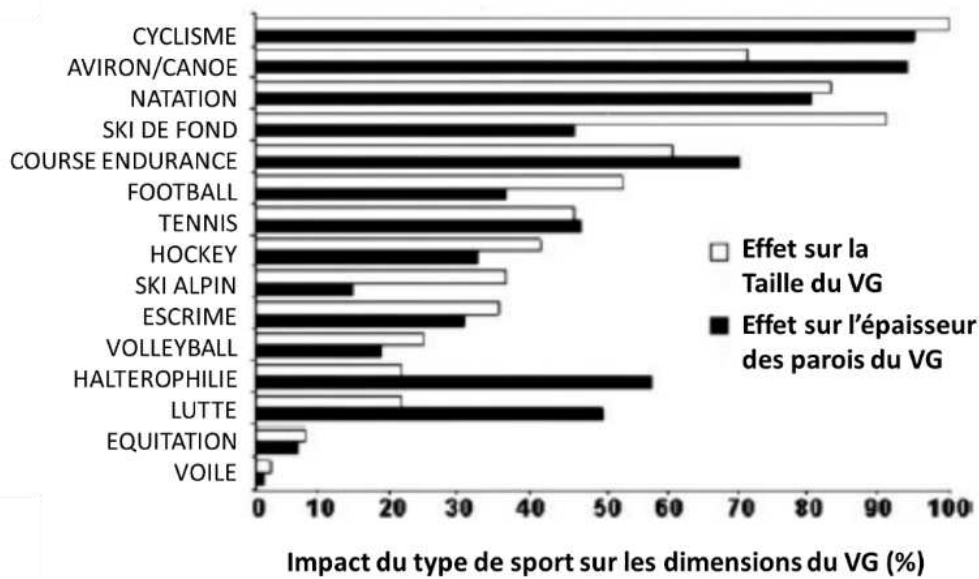


Fig. 28 : Effets de l’entraînement sportif spécifique sur la taille du ventricule gauche (VG) et l’épaisseur de ses parois (adapté de *Maron et Pelliccia 2006*).

Il convient de souligner que 75 % de la variabilité de la taille du VG ne serait pas d’origine génétique, relevant davantage de facteurs tels que les dimensions corporelles, le type de sport, le sexe et l’âge (**Fig. 29**) (*Maron et Pelliccia 2006*). En ce qui concerne les sportifs entraînés, aucune certitude n’existe actuellement sur la possibilité que le remodelage du myocarde entraîne des pathologies à long terme. La possibilité que persiste un remodelage extrême après un conditionnement prolongé et intensif engendrant des conséquences cardiovasculaires délétères pour certains athlètes ne peut toutefois être exclue (*Maron et Pelliccia 2006*).

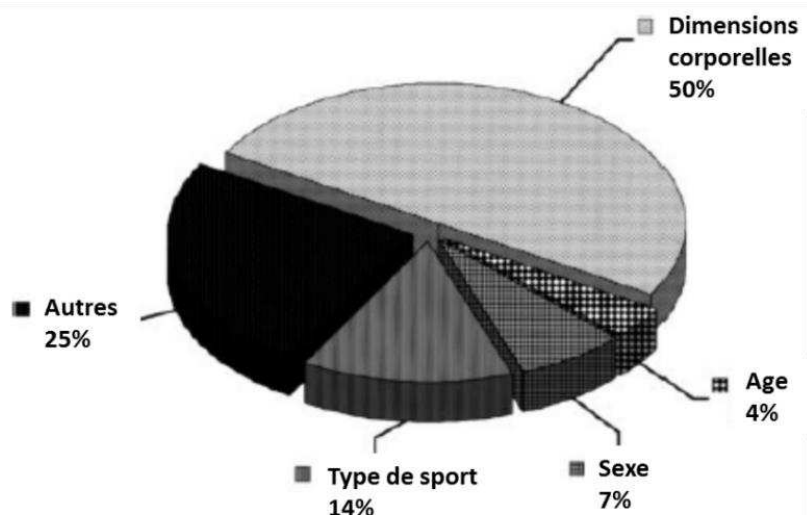


Fig. 29 : Effets de l’entraînement sportif spécifique sur la taille du ventricule gauche et l’épaisseur de ses parois (adapté de *Maron et Pelliccia 2006*).

En ce qui concerne les effets des entraînements INT sur la contraction du VG, une récente étude (*Huang et al., 2019*) a comparé les effets d’un entraînement HIIT (3 min à 80 % et 40 %

$\dot{V}O_2\text{max}$) vs. CT à intensité moyenne (MICT : 60 % $\dot{V}O_2\text{max}$). Leurs résultats soulignent l'efficacité du HIIT chez des personnes sédentaires. Six semaines d'entraînement HIIT (à raison de 5 séances hebdomadaires) ont en effet amélioré le volume d'éjection systolique et abaissé la pression artérielle moyenne et la résistance périphérique totale alors que le CT n'a que modérément augmenté le VES sans affecter les autres facteurs. Confortant les résultats antérieurs de Cassidy *et al.* (Cassidy *et al.* 2017), cette étude démontre également que le HIIT tend à réduire la rotation apicale maximale et la torsion du VG. La réduction de la torsion maximale du VG par l'INT devrait réduire la consommation d'énergie provenant de la contraction du myocarde pour faire face à la charge de travail quotidienne. En outre, l'INT a également réduit le temps nécessaire pour atteindre la vitesse maximale de détorsion du VG. Cette constatation suggère que l'amélioration de la fonction diastolique du VG grâce à l'entraînement est partiellement due à la génération d'une force de détorsion plus importante, ce qui augmente le gradient de pression intra-ventriculaire et, par conséquent, l'aspiration diastolique. Comme l'éjection systolique est préservée ou améliorée au repos, cela suggère que cette diminution de torsion provoque une efficacité systolique accrue concomitante et une plus grande « réserve de torsion », ce qui permettrait d'augmenter la torsion du VG lorsque la demande hémodynamique s'accroît à l'exercice. Ainsi le remodelage du VG induit par l'INT influence de façon notable les fonctions contractile et diastolique du myocarde. Par conséquent, les adaptations cardiaques sont considérées comme représentant une amélioration de l'efficacité myocardique et une diminution de la demande d'énergie myocardique contrairement au CT dont l'influence se limite à la phase contractile.

Nous avons pu voir que les exercices de type INT agissent efficacement et spécifiquement sur le système cardio-vasculaire, ce qui les rend intéressants dans le domaine du sport et de la santé. Cependant, les mécanismes physiologiques centraux et périphériques sollicités restent peu connus et l'on s'appuie toujours sur des études ayant au mieux comparé les effets de l'INT au CT sans examiner l'influence respective de diverses modalités d'INT. Il serait donc intéressant de se pencher sur l'ensemble des modifications du système cardiaque pendant et post d'exercice au regard des multiples variables que nous avons vues. Ce bilan de la littérature souligne notamment l'inadéquation de la Fc pour évaluer l'intensité d'un exercice INT et le manque de données sur les réponses cardio-vasculaires de sportifs entraînés.

Résumé des réponses cardiovasculaires à l'INT

L'ensemble des données exposées dans ce chapitre montre l'intérêt de l'activité physique sur le développement du système cardiovasculaire et souligne combien cette adaptation est particulièrement liée à la capacité de travailler à une intensité proche de $\dot{V}O_2\text{max}$. Le système cardiovasculaire est un système complexe aux multiples ajustements à l'exercice.

Les études sur l'entraînement INT ont révélé de nombreuses adaptations positives du myocarde : structurales (augmentation et épaissement du VG), dynamiques (réserve de torsion accrue du VG), physiologiques (inotropie, lusitropie et contractilité des cardiomyocytes) et sur ses régulations (ortho- et parasympathique ; baroréflexe). L'INT engendre aussi des améliorations notables du système vasculaire, notamment une meilleure structure microvasculaire. Enfin les très hautes intensités associées au travail INT ne semblent pas être délétères ni engendrer de dommages spécifiques au myocarde.

Il semble donc que les exercices INT soient adaptés au fonctionnement cardiovasculaire et propices à son développement. Il faut cependant pondérer ces données, car la littérature n'offre pas encore d'explorations approfondies des exercices intermittents.

Cependant, malgré l'existence de liens établis entre le système cardiovasculaire et les réponses à l'exercice intermittent, la Fc ne suffit pas à caractériser la richesse des ajustements cardio-vasculaires associés à ce type d'exercice.

2.2. Les réponses respiratoires aux différents exercices intermittents

Nous avons vu les réponses et modifications du système cardiovasculaire à l'exercice intermittent, nous allons à présent nous intéresser à celles du système respiratoire et, dans un premier temps, à celles rapportées au niveau ventilatoire.

2.2.1. Les réponses ventilatoires

Comme le rappelle la revue de McKenzie (McKenzie, 2012), il est généralement admis que **la capacité du système pulmonaire dépasse largement les demandes requises pour la ventilation et les échanges gazeux à l'exercice**, de sorte que les propriétés structurо-fonctionnelles des poumons et des voies respiratoires ne changent pas en réponse à une activité physique répétitive. La capacité du parenchyme pulmonaire, le recrutement des muscles respiratoires et le contrôle nerveux / hormonal de l'appareil respiratoire seraient adaptés à l'exercice physique, et il n'existerait pas de capacité intrinsèque d'adaptation à l'entraînement. Toutefois, **l'entraînement en endurance** induisant chez les athlètes éлитes d'importantes adaptations des systèmes cardiovasculaire, musculo-squelettique et hématologique, la demande de transport et d'utilisation de l'oxygène pourrait dépasser la capacité des poumons et de la paroi thoracique à fournir de l'oxygène aux muscles qui travaillent. Le système respiratoire deviendrait ainsi le « maillon faible » (McKenzie, 2012). En conséquence de ce « **paradoxe respiratoire** », des athlètes très entraînés pourraient développer une obstruction intra-thoracique et extra-thoracique, une limitation du débit expiratoire ainsi qu'une fatigue des muscles respiratoires et une hypoxémie induites par l'exercice (**Fig. 30**) (McKenzie, 2012).

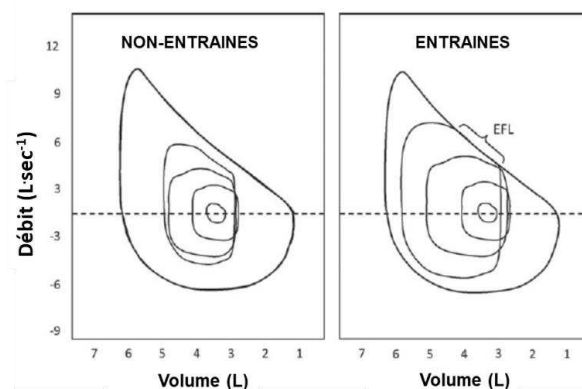


Fig. 30 : (A) Enveloppe débit-volume (V-V) d'un participant non entraîné disposant d'une grande réserve ventilatoire compte tenu de la taille du volume courant maximal par rapport à cette boucle débit-volume maximale (MFVL). (B) Boucle V-V d'un athlète entraîné en endurance. La MFVL est identique, mais les besoins ventilatoires sont beaucoup plus élevés chez l'entraîné pour répondre aux demandes métaboliques accrues. Le volume de réserve inspiratoire est beaucoup plus faible, l'athlète est limité par le débit expiratoire et le volume pulmonaire expiratoire final (VPEF) se rapproche des valeurs de repos (adapté de McKenzie, 2012)

Bien que les recherches restent en nombre limité dans ce domaine, il convient de rappeler que dès 1997 la revue de Powers (Powers *et al.*, 1997) sur les réponses des muscles expiratoires à l'entraînement avait déjà soulevé cette problématique en rapportant chez des rongeurs une amélioration significative des qualités d'endurance par l'entraînement des muscles respiratoires. Il était préconisé d'investiguer chez l'homme et en l'absence de pathologie si l'entraînement spécifique des muscles respiratoires entraînait une amélioration de la capacité d'endurance du corps entier. Confortant cette hypothèse, une revue effectuée sur 46 études (Illi *et al.*, 2012) montre que tout type d'entraînement des muscles respiratoires (de type force pour les muscles inspiratoires, endurance des muscles respiratoires ou combinaison des deux) peut conduire à une amélioration des performances à l'exercice chez des sujets sains ; améliorations qui restent spécifiques au type de sport testé et plus importantes chez les individus peu entraînés. Concernant les mécanismes sollicités, Dempsey *et al.* (Dempsey *et al.*, 2006) ont émis une hypothèse sur les liens entre la fatigue des muscles respiratoires et celle du groupe musculaire du quadriceps lors d'exercices intenses. L'amélioration des muscles respiratoires aurait un effet positif sur la performance lors d'un exercice d'endurance de haute intensité, notamment par une augmentation significative du flux sanguin musculaire et du transport de l'oxygène combinés à une diminution des sensations d'exercice basées sur les dyspnées et la sensation de faiblesse des membres inférieurs. Les mécanismes explicatifs proposés reposent notamment sur une atténuation du cercle vicieux reliant la fatigue des muscles respiratoires et la sensibilisation qui en résulte des métaborécepteurs de type IV à une moindre activation, par voie réflexe, des principaux muscles sollicités dans l'exercice tels que le quadriceps (**Fig. 31**).

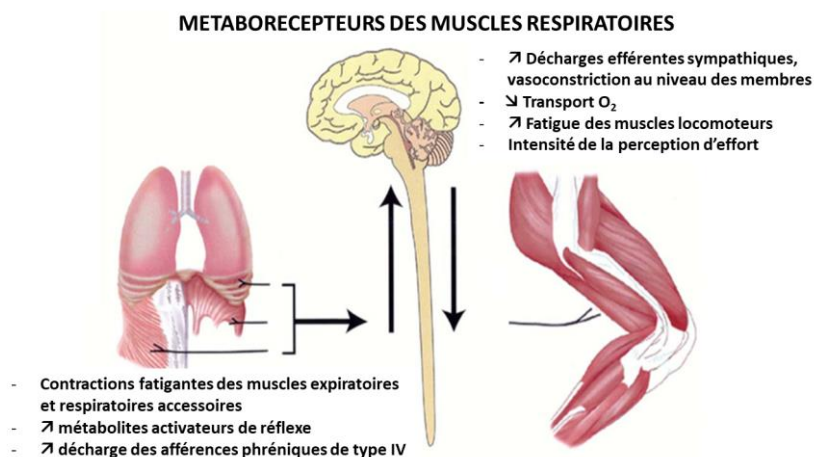


Fig. 31 : Schéma des effets potentiels des métaborécepteurs des muscles respiratoires. Le métaboréflexe induit par la fatigue des muscles inspiratoires, médié au niveau supra-spinal par les afférences phréniques, conduit à une vasoconstriction d'origine sympathique de la vascularisation des muscles locomoteurs, exacerbant la fatigue musculaire déjà induite par l'exercice et intensifiant (par rétroaction) la perception de l'exercice et contribuant ainsi à la limitation de la performance physique de haute intensité (adapté de Dempsey *et al.* 2006).

Un autre constat intéressant de la revue de Illi *et al.* (Illi *et al.*, 2012) est que les améliorations obtenues étaient en moyenne de 19 % supérieures dans un test incrémental de type intermittent que dans un test incrémental non-intermittent. D'après les auteurs, les athlètes amateurs et professionnels pratiquant des sports intermittents, tels que les sports collectifs (football, basket-ball, handball, etc) pourraient bénéficier, tout comme les athlètes pratiquant des sports d'endurance de ce type d'entraînement spécifique. Cette hypothèse est étayée par une étude rapportant une réduction de la durée de récupération entre les sprints, en partie attribuée à une diminution de la perception de l'exercice ventilatoire (Romer *et al.*, 2002). Dans ce cadre, Tong *et al.* (Tong *et al.*, 2008) rapportent que 6 semaines d'entraînement des muscles inspiratoires ont entraîné une amélioration du test maximal aérobie intermittent de type « YO-YO », notamment par une diminution de la sensation d'essoufflement.

Alors que les outils portables mesurant **la fréquence respiratoire (f_R)** avec une précision relativement bonne apparaissent sur le marché, ce type de suivi reste néanmoins peu utilisé à l'entraînement. La f_R a été récemment décrite pourtant comme « une mesure précieuse pour le suivi de l'entraînement » et comme une mesure des exercices, notamment de type intermittent (Nicolò *et al.*, 2017). Ces auteurs argumentent le fait que la fréquence respiratoire pourrait fournir un meilleur indicateur de l'exercice que les variables physiologiques classiquement utilisées. Répondant rapidement aux variations de la charge de travail, la f_R serait un marqueur intéressant des exercices par intervalles à haute intensité (HIIT).

2.2.2. Les apports d'oxygène aux différents types d'exercices intermittents

La consommation d'oxygène que l'on évalue souvent par la valeur du volume d'O₂ consommé par minute par l'organisme est l'une des variables les plus importantes du métabolisme énergétique à l'exercice. Tout comme dans le chapitre précédent, nous allons effectuer quelques rappels avant de présenter sa réponse aiguë à l'exercice aérobie et son adaptation à l'entraînement, notamment de type INT.

2.2.2.1. L'oxygène au carrefour des interactions métaboliques

La revue de Clanton *et al.* (Clanton *et al.*, 2013) rappelle que lorsque l'absorption et l'administration d'O₂ sortent de l'homéostasie, les cellules disposent de systèmes de détection et produisent des réponses élaborées et diversifiées pour compenser ces variations. Les auteurs rapportent ainsi que la biophysique de l'O₂ et la diffusion des gaz dans la cellule, la détection des niveaux d'O₂ intracellulaire, les systèmes de détection et la régulation de l'O₂ intracellulaire ont un impact sur la respiration mitochondriale et sur les modifications des voies métaboliques. On en conclut que l'élément prépondérant au mécanisme énergétique est l'apport et l'utilisation

de l'O₂ (**Fig. 32**), sans oublier l'élimination du CO₂. Ce schéma présente notamment les interactions entre le système cardiaque, la respiration systémique, qui est l'apport d'O₂ depuis les poumons jusqu'à la cellule, et la respiration cellulaire, qui concerne l'utilisation de l'O₂ par la mitochondrie. Le rendement mécanique brut peut dès lors être estimé comme le rapport entre le travail externe et la dépense énergétique métabolique ($p\dot{V}O_2$) (Racinais and Perrey, 2016). La consommation d'oxygène ($\dot{V}O_2$), qui correspond au volume d'O₂ que l'organisme est capable de transporter et de consommer au niveau des cellules par unité de temps, constitue donc un facteur métabolique majeur. Le principe de Fick (1870) pose les bases de cette valeur. Il définit la $\dot{V}O_2$ à un instant t comme suit : $\dot{V}O_2(t) = \text{débit cardiaque à l'instant t } (\dot{Q}_c(t)) * \text{Différence artérioveineuse en O}_2 \text{ (DAVO}_2\text{)}$. Cette donnée que l'on mesure de plusieurs façons, en particulier en analysant la différence entre l'air inspiré et l'air expiré, aboutit naturellement à la détermination de la $\dot{V}O_2$ maximale que l'on mesure le plus souvent à la fin d'un test exercice incrémental.

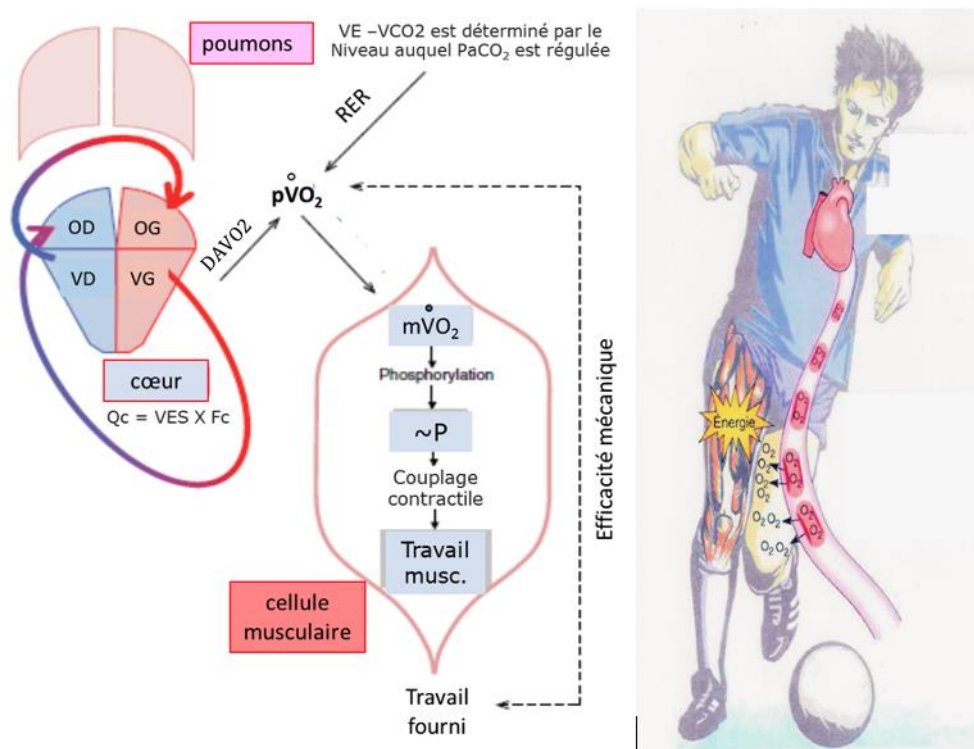


Fig. 32 : Interaction entre les systèmes respiratoire, cardiovasculaire et musculaire. (A) Rapport entre le travail externe et la dépense énergétique métabolique ($p\dot{V}O_2$) ; PaCO₂, pression partielle artérielle du dioxyde de carbone ; DAVO₂, différence de teneur en O₂ entre le sang artériel systémique et le sang veineux mêlé ; $\dot{V}E$, ventilation par minute ; RER, rapport d'échange respiratoire ; \dot{Q}_c , débit cardiaque ; Fc, fréquence cardiaque ; QR, quotient respiratoire (adapté de Racinais et Perrey 2016).

Paradoxalement, le transport d'O₂ entre le poumon et la cellule musculaire est bien moins compliqué que celui entre la membrane cellulaire et la mitochondrie. Le cytosol est en effet

composé d'environ 50 % de polysaccharides et de protéines (Luby-Phelps, 1994) qui augmentent la viscosité cytotogique et affectent les voies de diffusion disponibles dans le microenvironnement. De plus, il existe de nombreuses barrières membranaires à l'intérieur du cytoplasme qui peuvent influencer sur les taux de diffusion. Ainsi, en raison des barrières uniques et hétérogènes à la diffusion, les coefficients de diffusion cytotogique rapportés représentent entre 1/10 à 1/200 de ceux mesurés dans le plasma (milieu extracellulaire) (**Fig. 33**).

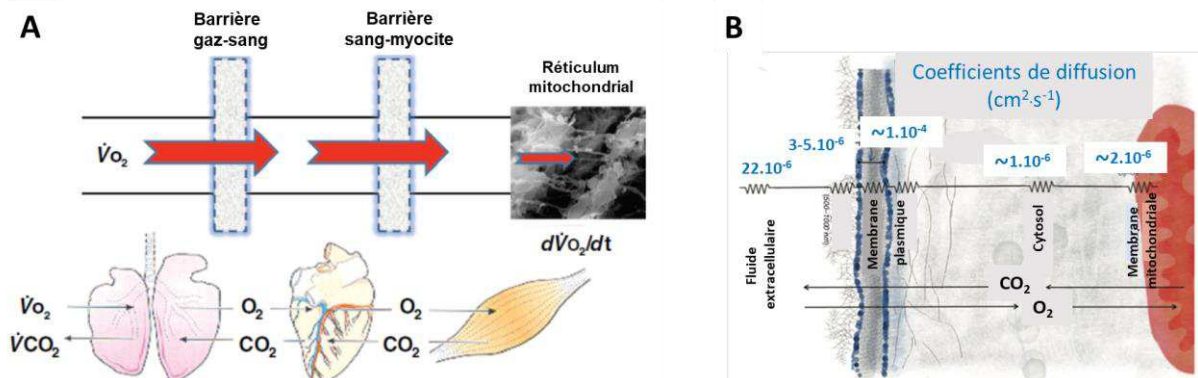


Fig. 33 : Les voies de transport et barrières à la diffusion de l' O_2 : (A) depuis les poumons jusqu'à la mitochondrie musculaire et (B) entre le milieu extracellulaire (plasma) et la mitochondrie. Des valeurs approximatives des coefficients de diffusion sont présentées (respectivement adaptés de Clanton *et al.* 2013 et de Poole et Jones 2012).

2.2.2.2. Réponses physiologiques au cours d'un exercice incrémental

Dans l'analyse des échanges gazeux, les chercheurs se sont rapidement intéressés au dioxyde de carbone (CO_2) rejeté car il n'est pas corrélé à l' O_2 absorbée. Rappelons que dans les réactions chimiques de la respiration cellulaire, l' O_2 absorbée est transformée en H_2O et que le CO_2 rejeté vient de la dégradation de l'acétyl-CoA (produit commun au catabolisme des glucides, lipides et de certains protides). Ces limites sont caractérisées par la $\dot{V}O_{2max}$, c'est-à-dire la quantité maximale d' O_2 que notre organisme peut consommer par minute. Pour la déterminer, on utilise couramment un test d'exercice triangulaire (incrémental) au cours duquel on mesure la $\dot{V}O_2$ jusqu'à l'atteinte et le maintien d'une valeur maximale. En particulier, la dynamique des volumes d' O_2 et de CO_2 au cours d'un test d'exercice incrémental de type triangulaire va permettre de définir des « seuils » ventilatoires métaboliques en fonction de l'intensité de l'exercice. La méthode Wasserman (Wasserman *et al.*, 1973), qui est la plus largement répandue, est basée sur les équivalents respiratoires en oxygène ($\dot{V}E / \dot{V}O_2$) et dioxyde de carbone ($\dot{V}E / \dot{V}CO_2$), rapports de la ventilation (l / min) sur la quantité d' O_2 ou de CO_2 échangée (l / min). Pour déterminer SV_1 , on note l'élévation du rapport $\dot{V}E / \dot{V}O_2$ sans augmentation concomitante du rapport $\dot{V}E / \dot{V}CO_2$. Dans ces conditions, l'augmentation de $\dot{V}E / \dot{V}O_2$, indique que l'élévation de la ventilation ($\dot{V}E$) pour éliminer le CO_2 est

disproportionnée par rapport aux besoins de l'organisme en O_2 . Pour déterminer SV2, on détecte l'élévation du rapport $\dot{V}E / \dot{V}CO_2$ (**Fig. 34A**). Il convient toutefois de noter que les seuils ventilatoires ne correspondent pas forcément aux seuils lactiques (McLellan 1985; Plato *et al.* 2008), la détermination des premiers s'appuyant sur la dynamique des gaz respiratoires et non sur l'évolution de la lactatémie pour différencier les zones du métabolisme (**Fig. 34B**).

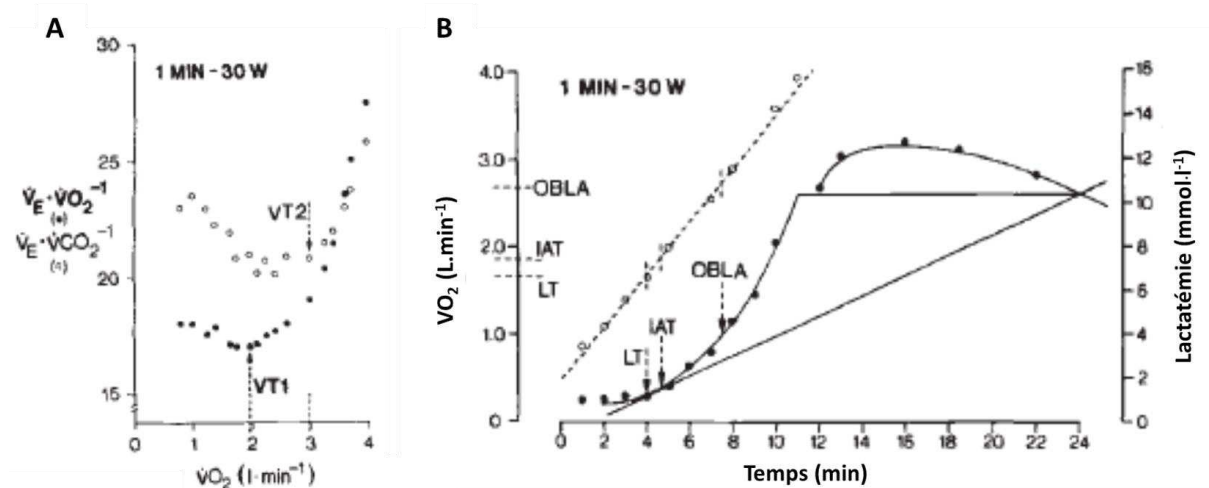


Fig. 34 : Détermination individuelle (A) des seuils ventilatoires 1 (VT1) et 2 (VT2) sur la base des équivalents respiratoires en oxygène ($\dot{V}E / \dot{V}O_2$) et en dioxyde de carbone ($\dot{V}E / \dot{V}CO_2$) ; (B) du seuil lactique (LT), du seuil anaérobie (IAT) et du seuil d'accumulation du lactate sanguin (OBLA) (adapté de *McLellan 1985*).

Comme nous l'avons déjà souligné au travers de l'étude de Poole *et al.* (Poole *et al.*, 2021), il convient de rappeler que si l'existence des seuils est évidente, leur retranscription physiologique (notamment pour le VT2) a fortement évolué. Il est clairement établi aujourd'hui que le concept antérieur de seuil anaérobie basé sur le manque musculaire en O_2 conduisant à l'augmentation de la lactatémie en parallèle de celle des protons H^+ modifiant l'état acido-basique du sang et conduisant à l'élévation du CO_2 entraînant une réponse ventilatoire non linéaire détectable est fausse. Aujourd'hui, il existe de nombreuses preuves que le muscle en exercice ne passe pas en anaérobie au VT2. Plutôt que d'être accusée d'induire la fatigue ou d'avoir d'autres propriétés pernicieuses, des preuves irréfutables montrent que la lactatémie sert de réponse fondamentale à la contrainte en atténuant le stress ; sa supplémentation ciblée s'opposant aux défis physiologiques ou vitaux pour l'homéostasie (Brooks, 2018 ; Ferguson *et al.*, 2018). L'étude de Poole *et al.* (2021) souligne également la disparité des résultats en fonction des protocoles de détection des seuils.

2.2.2.3. Cinétique des paramètres physiologiques systémiques dans un exercice constant

Dans ce type d'exercice, il convient de prendre en compte la cinétique de la $\dot{V}O_2$, c'est-à-dire la vitesse à laquelle l' O_2 est transportée et consommée. Comme le rappelle la revue de Poole et Jones (Poole and Jones, 2012), la $\dot{V}O_2$ pulmonaire peut augmenter d'une valeur de

repos de $\sim 0,25 \text{ L}\cdot\text{min}^{-1}$ à une valeur maximale qui peut excéder 5 à 6 $\text{L}\cdot\text{min}^{-1}$. Au niveau musculaire, la cinétique est nettement plus importante, avec un $\dot{V}\text{O}_2$ passant d'une valeur $< 10 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$ au repos à $600 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$ lors d'un exercice maximal des quadriceps. Si cette cinétique dépend en grande partie de la vitesse d'adaptation du système cardiovasculaire, d'autres éléments sont à prendre en considération, notamment dans la première minute d'exercice. Si l'on regarde l'évolution de la $\dot{V}\text{O}_2$ mesurée par un analyseur de gaz, on observe une évolution exponentielle au cours du temps. La modélisation de son évolution permet de découper la cinétique de $\dot{V}\text{O}_2$ à l'exercice en trois phases (**Fig. 35A**). La première phase dite 'cardio-dynamique', la seconde dite 'primaire' et la troisième dite 'stabilisée'. Le taux d'augmentation de la $\dot{V}\text{O}_2$ est quantifié par la constante de temps (τ) de l'exponentielle (qui correspond à 63 % de la $\dot{V}\text{O}_2$ entre le palier d'avant et la $\dot{V}\text{O}_2$ stabilisée à l'intensité d'exercice donnée) (**Fig. 35B**). On a donc pour chaque multiple de τ la $\dot{V}\text{O}_2$ qui augmente de 63 % de la différence entre la valeur à τ précédente et l'état d'équilibre requis. Ainsi, τ désigne la constante de temps de la réponse de la composante primaire. Après 4τ ($\sim 160 \text{ sec}$), $\dot{V}\text{O}_2$ a atteint 98 % de sa valeur stabilisée. On constate sur la **Fig. 35B** que cette cinétique crée au départ un 'déficit d' O_2 ' qui correspond au manque d' O_2 apporté au muscle dû au temps que les systèmes cardiaque et respiratoire s'adaptent aux besoins liés à l'exercice. Ce déficit engendré est un facteur important de la performance (Rossiter, 2010).

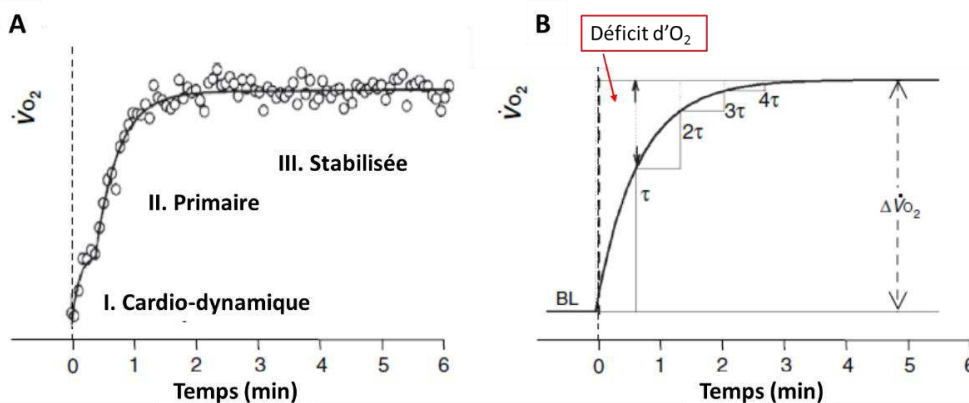


Fig. 35 : (A) Réponse de la $\dot{V}\text{O}_2$ alvéolaire cycle à cycle au début d'un exercice sur ergocycle à intensité modérée avec indication des 3 phases obtenues par la modélisation de son évolution. (B) Schéma démontrant les propriétés fondamentales de la composante unique exponentielle de la réponse de $\dot{V}\text{O}_2$ (adapté de *Poole et Jones 2012*).

Il est évident que cette cinétique est impactée par la valeur de l'intensité d'exercice ($\% \dot{V}\text{O}_{2\text{max}}$) à atteindre. En particulier, la revue de Rossiter (Rossiter, 2010) différencie les zones d'intensité selon la dynamique du lactate et le pourcentage de $\dot{V}\text{O}_{2\text{max}}$ (**Fig. 36**) :

- Il définit la *première zone d'intensité en dessous du seuil lactique* (LT : petite élévation initiale de la lactatémie rapidement atténuée pour revenir à la valeur de repos, voire en dessous), où

l'on constate que la $\dot{V}O_2$ atteint rapidement un état stable avec une cinétique exponentielle décrite précédemment.

- La deuxième zone d'intensité accrue comprise entre le *LT* et la puissance critique avec une augmentation exponentielle de la lactatémie mais qui se stabilise à une valeur haute. Cette zone est caractérisée par une cinétique particulière puisque la première partie ressemble à la cinétique classique mais après quelques minutes on constate un premier état stable suivi d'une deuxième évolution que l'on nomme « composante lente ». La $\dot{V}O_2$ prend donc plus de temps à se stabiliser et augmente au-dessus de la valeur extrapolée de l'exponentielle fondamentale.

- Une troisième zone de très forte intensité au-dessus de la puissance critique où la composante lente de $\dot{V}O_2$ et la lactatémie augmentent progressivement tout au long de l'exercice jusqu'à l'arrêt de l'exercice.

- Une zone d'intensité sévère où la demande métabolique dépasse $\dot{V}O_{2max}$ dès le début de l'exercice, l'intolérance s'installe avant qu'une composante lente de la $\dot{V}O_2$ ne se développe.

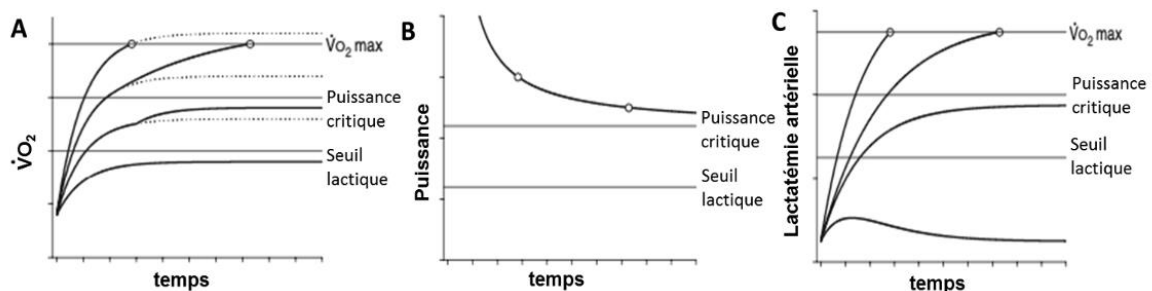


Fig. 36 : Schéma de la cinétique de la $\dot{V}O_2$ (A), de la puissance développée (B) et de la lactatémie artérielle (C) en lien avec la durée tolérée de l'exercice à un rythme de travail constant. Les caractéristiques des réponses (A) et (C) sont utilisées pour définir quatre zones d'intensité différentes décrites dans le texte ci-dessus (adapté de *Rossiter 2010*).

En ce qui concerne les mécanismes sous-jacents:

- La zone 1 résulte de l'augmentation du flux sanguin à l'étage pulmonaire sans changement de la différence artério-veineuse en O_2 ($DAVO_2$) (*Lador et al., 2008*). La cinétique de cette phase est la conséquence de l'augmentation quasi-instantanée du débit cardiaque (\dot{Q}_c) liée à l'augmentation de la *Fc* et du *VES* que nous avons décrites précédemment.

- Lors d'exercices modérés, la zone 2 (primaire) dépend à la fois de l'augmentation du débit cardiaque (\dot{Q}_c) et de la quantité d' O_2 prélevée au niveau du muscle actif ($DAVO_2$).

- Les mécanismes déterminant la *composante lente de $\dot{V}O_2$* sont source de nombreux débats. Cependant les mécanismes les plus probables proviennent du recrutement accru d'unités motrices rapides (de type II) pour compenser la fatigue de certaines fibres musculaires précédemment impliquées, diminuant ainsi la rentabilité de l'exercice (**Fig. 37**).

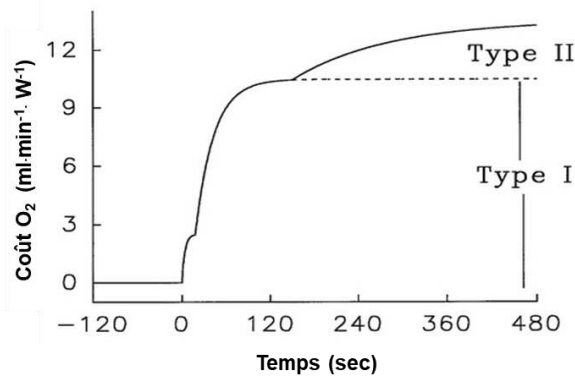


Fig. 37 : Schéma de l'hypothèse associant la composante lente de $\dot{V}O_2$ au recrutement d'unités motrices de type II (adapté de *Barstow et al. 1996*).

Ainsi, la forme de la cinétique de $\dot{V}O_2$ révèle des informations sur les ajustements des processus cardio-respiratoires (phase 1) et oxydatifs (majoritairement en phases 2 et 3). Cette étude a par ailleurs permis de démontrer que la myotypologie (répartition des types de fibres I, IIA et IIX) influence non seulement la composante lente mais également la phase primaire. Un pourcentage accru en fibres rapides (18 % type I comparé à 67 %) se traduit par une phase primaire plus lente suivie d'une composante lente accrue (**Fig. 38**).

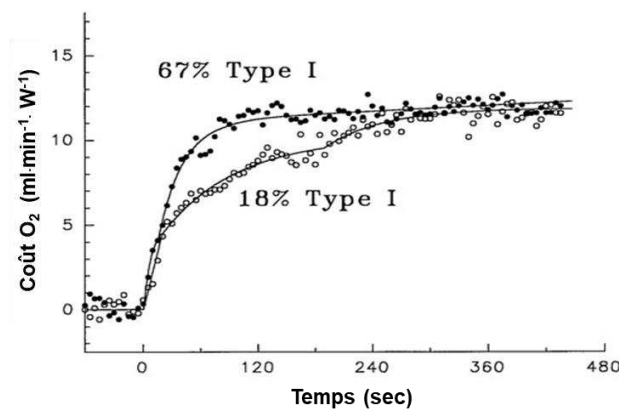


Fig. 38 : Influence de la myotypologie sur la cinétique de $\dot{V}O_2$ (normalisée en coût d' O_2) pendant un exercice intense de pédalage (60 tours par min) pour deux participants (adapté de *Barstow et al. 1996*).

2.2.2.4. Cinétiques de l'oxygénation pulmonaire à l'exercice intermittent

Comme le souligne Rossiter (Rossiter, 2010), l'important concernant les exercices INT (souvent d'intensité sévère), c'est que la durée du maintien de l'exercice est fortement corrélée à la cinétique de la $\dot{V}O_2$. Combes *et al.* (Combes *et al.*, 2017) considèrent la succession de phases transitoires comme l'un des mécanismes responsables des réponses physiologiques accrues à l'entraînement INT. Ils ont pour cela comparé trois types d'INT en s'intéressant à la fluctuation de la $\dot{V}O_2$ plutôt qu'à son pic comme le font la plupart des auteurs (**Fig. 39**).

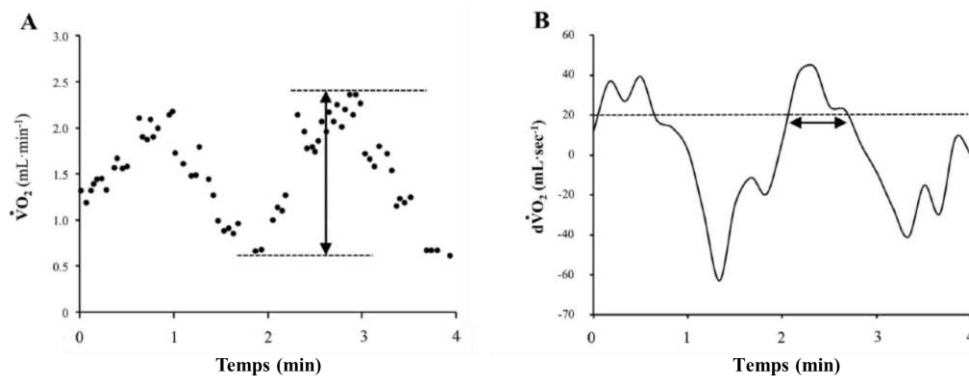


Fig. 39 : Analyse des fluctuations de $\dot{V}O_2$. (A) La somme de l'amplitude du pic au nadir et (B) le taux d'augmentation supérieure à $20 \text{ mL}\cdot\text{s}^{-1}$ (adapté de *Combes et al. 2016*).

Ces auteurs ont alors comparé les fluctuations de $\dot{V}O_2$ lors d'INT de même rythme mais avec des durées différentes de cycles de travail afin d'identifier la durée de cycle de travail associée aux plus fortes variations de $\dot{V}O_2$. Ils ont conclu que c'était la condition INT 60 sec / 60 sec par rapport aux conditions 30 sec / 30 sec et 120 sec / 120 sec (**Fig. 40**). Cette observation devrait être toutefois pondérée car il est établi que le niveau de forme physique peut influencer la cinétique de la $\dot{V}O_2$. Les athlètes entraînés en endurance et les athlètes élités présentent une cinétique de $\dot{V}O_2$ rapide ($< 30 \text{ sec}$) qui contraste avec les valeurs plus lentes ($> 40 \text{ sec}$) rapportées chez des personnes âgées et des patients (Rossiter, 2010). Par conséquent, si l'objectif de l'INT est de maximiser les variations de $\dot{V}O_2$, la durée des phases de travail doit être adaptée. On peut supposer que la durée des phases de travail devrait être plus longue pour des participants sédentaires et inversement pour des sportifs de haut-niveau.

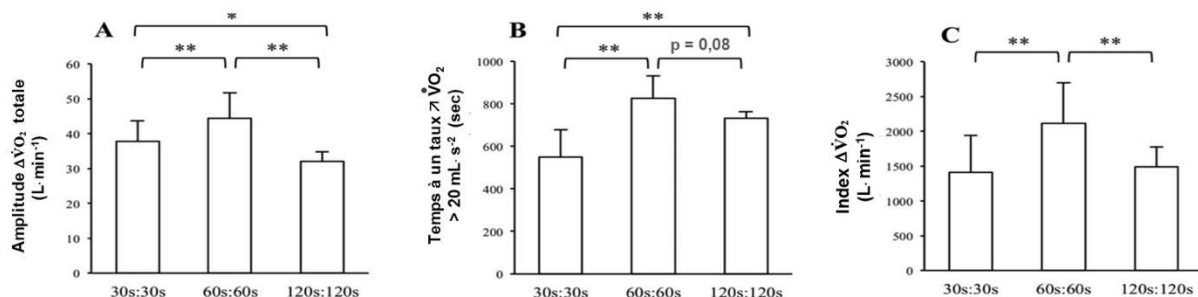


Fig. 40 : Quantification des fluctuations de $\dot{V}O_2$. Effets de la durée du cycle (30 sec / 30 sec ; 60 sec / 60 sec ; 120 sec / 120 sec) sur l'amplitude totale des fluctuations de $\dot{V}O_2$ (A), le temps passé à un taux $> 20 \text{ mL}\cdot\text{s}^{-1}$ (B) et l'index de variations de la $\dot{V}O_2$ (C) (adapté de *Combes et al. 2016*).

Concernant les exercices intermittents aux phases de travail et de repos toujours égales mais plus courtes, Dupont *et al.* (Dupont *et al.*, 2002) ont comparé la cinétique de $\dot{V}O_2$ associée à des courses intermittentes de type 15 sec / 15 sec effectuées à différentes intensités au-delà de la vitesse maximale aérobie (de 110 à 140 % VMA). Cette étude a révélé un temps passé à

$\dot{V}O_2$ max significativement supérieur à 120 % de VMA que dans les autres exercices ; le temps passé entre 90 et 100 % $\dot{V}O_2$ max étant également élevé à 110 %VMA (**Fig. 41-42**). Ces résultats ont été principalement attribués à la rapidité de la réplétion des stocks musculaires d'O₂ de la myoglobine.

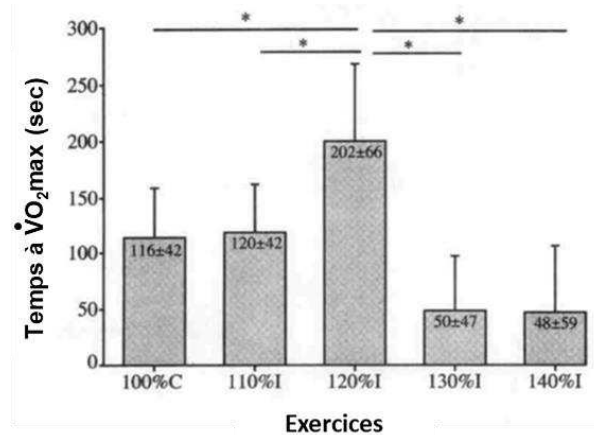


Fig. 41 : Temps passé à $\dot{V}O_2$ max (moyenne \pm écart-type) lors d'exercices, de type continu (C) ou intermittent (I), réalisés à la course à différentes intensités exprimées en pourcentage de la vitesse maximale aérobie (VMA). 100 %C : courses continues à 100 % VMA. 110 %I : courses intermittentes à 110 % VMA. De même pour 120, 130 et 140 %I. * : significativement différent de 120 %I ($p < 0.05$) (adapté de Dupont *et al.* 2002).

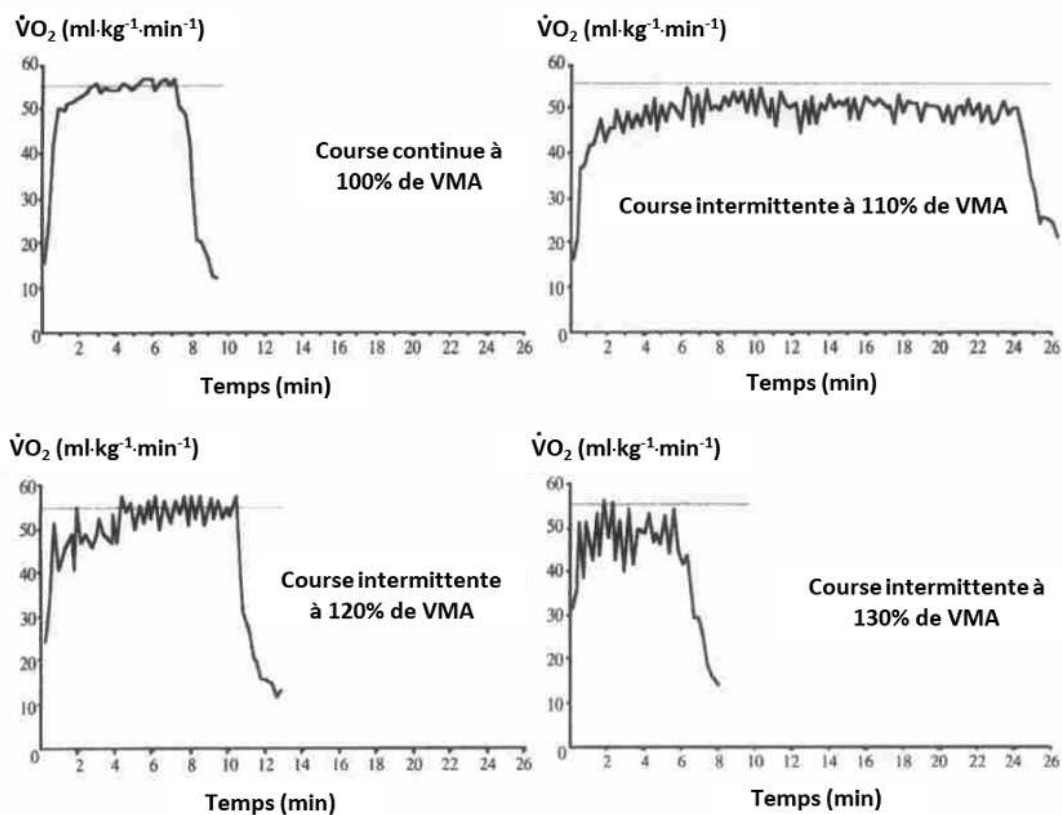


Fig. 42 : Un exemple de l'évolution de la $\dot{V}O_2$ lors d'une course en continu et de trois courses intermittentes pour un même participant. La ligne horizontale indique la valeur de $\dot{V}O_2$ max préalablement déterminée par un test incrémental (adapté de Dupont *et al.* 2002).

2.2.2.5. Cinétiques de l'oxygénation musculaire à l'exercice intermittent

La myoglobine est une protéine dont la fonction principale est de constituer une réserve de dioxygène au niveau des muscles (cardiaque et striés squelettiques) ; réserve estimée à environ $2 \text{ mmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ de masse musculaire. Elle se recharge grâce à l'apport d' O_2 par l'hémoglobine. Dès 1960, les travaux d'Åstrand *et al.* (Åstrand *et al.*, 1960b) ont montré qu'un exercice intermittent de type 10 sec / 20 sec à une puissance supérieure à PMA n'entraînait pas, tel que le suggère la stabilité de la lactatémie, une utilisation importante du système anaérobie (**Fig 43A**). Cette étude a de surcroît démontré l'absence de déficit d' O_2 en exercice intermittent de type 10 sec / 20 sec comparé au déficit relativement important observé en 60 sec / 120 sec (**Fig. 43B**). Chez des cyclistes entraînés, Richardson *et al.* (Richardson *et al.*, 1995) ont également démontré que 20 sec de repos passif suffisaient à recharger les stocks d' O_2 de la myoglobine. Ainsi, la myoglobine est un tampon de la dynamique de l'oxygène qui, sur des exercices courts et intenses, apporte jusqu'à 50 % d'oxygène aux mitochondries ; cet apport étant de l'ordre de 20 % sur un exercice de type 15 sec / 15 s. Elle est donc considérée comme contribuant significativement au maintien de l'oxygène utilisable par la cellule et à l'augmentation de la capacité aérobie en travail intermittent. Ce mécanisme expliquerait qu'un exercice intermittent court avec des phases de 10 sec d'exercice engendre une élévation de la lactatémie lorsque la récupération est inférieure à 20 sec et inversement. La myoglobine jouerait donc un rôle majeur dans la contribution aérobie aux exercices intermittents.

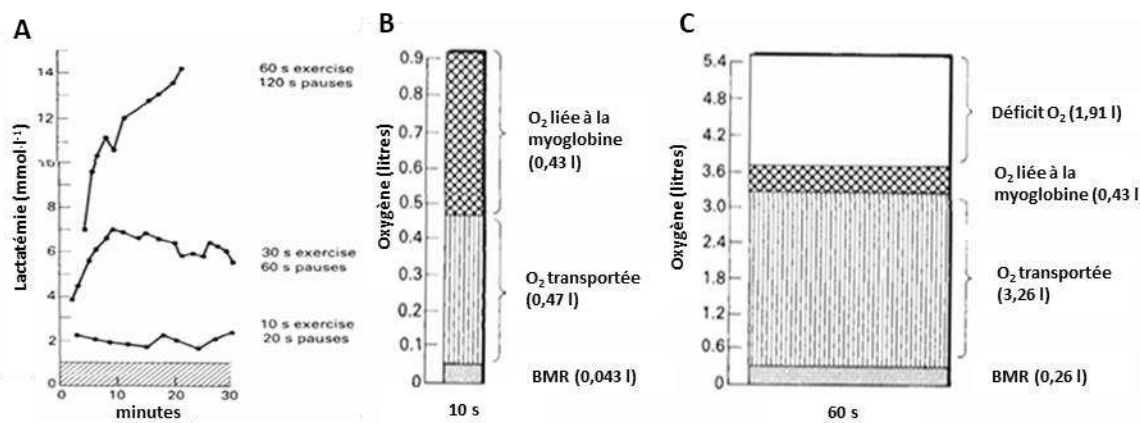


Fig. 43 : (A) Evolution de la lactatémie au cours de trois exercices intermittents réalisés à la puissance de 412 W pendant 30 minutes : 10 sec / 20 sec 30 sec / 60 sec 60 sec / 120 s. La zone grisée correspond à la lactatémie de repos. (B) Calcul des fractions d'oxygène utilisées (par le métabolisme basal, liée à la myoglobine et transportée par le sang) et du déficit en oxygène en 10 sec / 20 sec et 60 sec / 120 sec (adapté de Åstrand *et al.* 1978).

Le développement de la spectroscopie dans le proche infrarouge (NIRS), par l'arrivée de systèmes portables à des prix plus abordables, a amélioré l'accessibilité aux mesures d'oxygénation tissulaire et d'hémodynamie des muscles squelettiques à l'exercice (Neary, 2004 ; Perrey and Ferrari, 2018). Ce type d'équipement permet d'étudier les effets de

l'entraînement INT au niveau de l'oxygénation et surtout de la désoxygénation musculaire, facteur considéré comme nécessaire pour provoquer à court terme les adaptations métaboliques communément observées après un programme INT à haute intensité (HIIT) (Gibala and McGee, 2008 ; Hazell *et al.*, 2010) que nous présenterons dans le chapitre 2.3.

Dès 2011, Buchheit *et al.* (Buchheit *et al.* 2011) ont rapporté que, malgré une faible moyenne de $\dot{V}O_2$ (48 % de $\dot{V}O_{2max}$), une séance d'INT de type sprints répétés (SIT) conduisait à des valeurs de $\dot{V}O_2$ proches du maximum, associées à un niveau très élevé de désoxygénation musculaire (-27 % lors des sprints) ; les niveaux d'oxygénation et de désoxygénation musculaires augmentant avec la répétition des sprints. Ces résultats confirment la nature hautement énergétique de l'INT à haute intensité au niveau musculaire, c'est-à-dire nécessitant une puissance de sortie élevée et une forte extraction d'O₂ au niveau musculaire (**Fig. 44**), considérée comme nécessaire à l'amélioration des capacités oxydatives musculaires (Daussin *et al.*, 2008) et à la biogénèse mitochondriale (Hoppeler *et al.*, 2003).

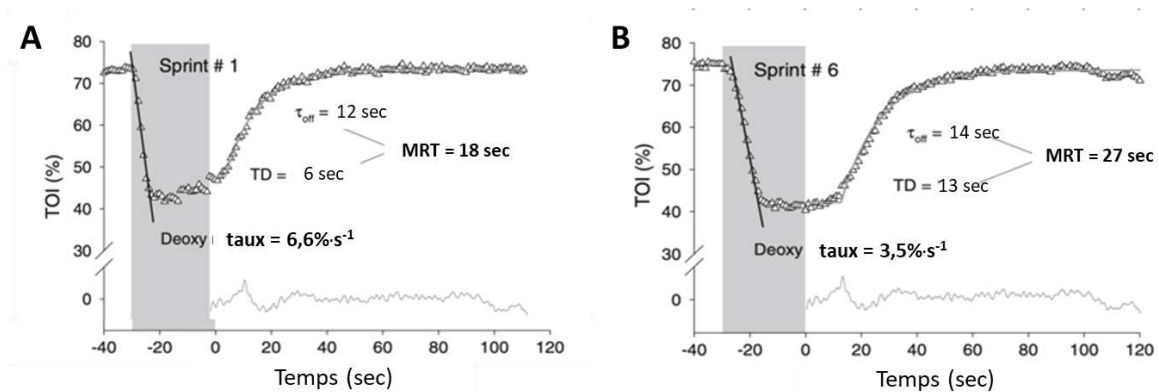


Fig. 44 : Changements de l'index d'oxygénation tissulaire (TOI) pendant et après le premier (A) et le sixième (B) sprint de 30 sec chez un participant représentatif. Le taux de désoxygénation (Deoxy taux) est déterminé comme la pente de la relation TOI – Temps sur sa partie linéaire après le début du sprint. Le taux de réoxygénation est déterminé à partir de temps moyen de récupération du TOI après chaque sprint (MRT : délai temporel (TD) + première composante de la réponse du TOI (τ) issue d'un modèle monoexponentiel) (adapté de Buchheit *et al.* 2012).

Ces apports de la NIRS sur l'oxygénation musculaire relancent notre conclusion précédente en redonnant un intérêt à la haute intensité. Pourrait-on toutefois obtenir une même désoxygénation par une autre technique d'INT ? Paquette *et al.* (Paquette *et al.*, 2019) ont abordé cette question en examinant les réponses de la $\dot{V}O_2$, de l'oxygénation musculaire et du débit cardiaque à quatre séances différentes d'INT (**Tableau 3**). Ils ont cherché à déterminer le type d'INT qui provoque la plus forte désoxygénation musculaire et le plus long temps cumulé à faible saturation musculaire en O₂.

Tableau 3 : Description des sessions d'entraînement INT.

Session	Durée travail	Intensité travail	Durée récupération	Intensité récupération	Nombre de répétitions/série	Nombre de séries	Repos entre les séries
HIIT-15	15s	110% PP ₀	15s	30% PP ₀	20	2	5 min
HIIT-30	30s	110% PP ₀	30s	30% PP ₀	10	2	5 min
HIIT-60	1 min	130% PP ₀	3 min	Choix	6	1	-
SIT	30s	« A fond »	3 min 30	Choix	6	1	-

PP0: pic de puissance produit ; Choix: les athlètes pouvaient se reposer passivement ou ramer lentement

Les réponses physiologiques à ces quatre séances différentes d'INT ont été évaluées chez des athlètes de canoë-kayak bien entraînés. Les meilleurs résultats ont été obtenus lors des sessions d'INT courts (HIIT-15 et HIIT-30), respectivement composés de 40 x (15 sec à 115 % et 30 % PPO) et 20 x (30 sec à 115 % et 30 % PPO), qui engendrent des temps cumulés les plus longs à des niveaux élevés de $\dot{V}O_2$ et de Fc (**Tableau 4**), sans toutefois provoquer des niveaux élevés ou soutenus de désoxygénation musculaire (**Tableau 5**). À l'inverse, si l'INT de type sprints répétés (SIT : 6 x 30 sec avec 3 min de récupération) n'est pas associé à de longs temps cumulés d'exercice à des niveaux élevés de $\dot{V}O_2$ ou de Fc, il engendre les plus hauts niveaux de désoxygénation musculaire et de temps passé à des niveaux élevés (> 90 %) de désoxygénation musculaire. L'entraînement par INT supra-maximaux longs (HIIT-60 : 6 x 1 min à 130 % avec 3 min de récupération) est un hybride entre les intervalles courts et le SIT, provoquant un pic de $\dot{V}O_2$ plus élevé que le SIT et une désoxygénation musculaire plus importante que les INT courts dans le vaste latéral ce qui confirme l'écart entre la $\dot{V}O_2$ systémique et la $\dot{V}O_2$ musculaire.

Ces auteurs en concluent les applications pratiques suivantes : pour améliorer la $\dot{V}O_{2max}$ par des adaptations systémiques, il semble donc intéressant d'inclure de courts intervalles intenses dans les programmes. Dans les sports à dominante musculaire, les adaptations périphériques sont associées à la performance et, par conséquent, des séances de type SIT ciblant les adaptations oxydatives musculaires devraient également être incluses dans les programmes d'entraînement. Les intervalles supra-maximaux plus longs pourraient être utilisés pour entraîner la vitesse spécifique à l'épreuve sportive tout en stimulant la $\dot{V}O_{2max}$, mais devraient probablement être modifiés afin de cibler réellement les adaptations périphériques. Des études futures devraient évaluer l'effet chronique des séances de HIIT afin de déterminer si le temps passé à un niveau proche de la désoxygénation musculaire maximale est un des déterminants importants des adaptations de la $\dot{V}O_{2max}$, de la désoxygénation maximale et de la performance chez les athlètes.

Tableau 4 : Valeurs de puissance produite (PPO), $\dot{V}O_2$ max et débit cardiaque pour chaque type de séance.

Session	HIIT-15	HIIT-30	HIIT-60	SIT
Intensité de travail (%PP ₀)	116 ± 16	117 ± 19	133 ± 21	192 ± 36
Intensité de récupération (%PP ₀)	32 ± 12	29 ± 5	18 ± 18	23 ± 23
Appréciation de la séance (/10)	6,9 ± 2,2	7,0 ± 2,2	6,6 ± 2,4	7,2 ± 2,2
RPE post session (/10)	7,9 ± 1,0	8,1 ± 2,7	7,5 ± 1,8	8,8 ± 0,9
$\dot{V}O_2$ pic (% $\dot{V}O_2$ max)	92 ± 5	91 ± 5 [§]	98 ± 4	87 ± 5 [§]
Fc pic (%Fc max)	97 ± 3	97 ± 2	96 ± 2	95 ± 2
Qc pic (%Qc max)	95 ± 8	94 ± 6	93 ± 9	90 ± 7
Temps cumulé > 90% $\dot{V}O_2$ max (min)	8,1 ± 6,2*	6,8 ± 4,6*	4,1 ± 1,7	1,7 ± 1,3
Temps cumulé > 95% $\dot{V}O_2$ max (min)	4,9 ± 5,3*	3,5 ± 4,3	2,9 ± 1,8	1,0 ± 1,0
Temps cumulé > 90% Qc max (min)	5,6 ± 4,4*	4,0 ± 2,9*	2,0 ± 1,9	1,5 ± 1,6
Temps cumulé > 95% Qc max (min)	2,2 ± 2,3	1,8 ± 1,6	1,1 ± 1,3	0,9 ± 1,1
Temps cumulé > 90% Fc max (min)	16,6 ± 2,6* [§]	13,7 ± 3,3* [§]	5,3 ± 2,3	3,6 ± 1,5
Temps cumulé > 95% Fc max (min)	7,8 ± 5,5* [§]	4,8 ± 3,3*	1,6 ± 1,8	0,4 ± 0,8

PP₀: pic de puissance produit ; § Différent de HIIT-60 (p < 0,05) ; *Différent de SIT (p < 0,05).

Tableau 5 : Réponse de l'oxydation musculaire pour chaque type de séance.

Session	HIIT-15	HIIT-30	HIIT-60	SIT
Déoxygénation pic BB (%) [§]	9 ± 8*	10 ± 9*	6 ± 7	1 ± 2
Déoxygénation pic GD (%) [§]	9 ± 7*	6 ± 7	5 ± 7	2 ± 4
Déoxygénation pic VL (%) [§]	26 ± 12* [§]	25 ± 12* [§]	8 ± 9	0 ± 1
Temps cumulé > 90% deoxy max BB (s)	7,5 ± 8,6*	24,7 ± 40,5	24,5 ± 26,8	44,8 ± 40,0
Temps cumulé > 90% deoxy max LD (s)	8,7 ± 15,3*	29,9 ± 24,9	33,3 ± 37,3	61,2 ± 44,8
Temps cumulé > 90% deoxy max VL (s)	0,0 ± 0,0*	0,2 ± 0,6*	26,5 ± 39,0*	83,2 ± 63,1
Temps cumulé > 95% deoxy max BB (s)	0,6 ± 1,1*	6,8 ± 0,2	5,1 ± 6,0*	17,2 ± 13,7
Temps cumulé > 95% deoxy max LD (s)	0,7 ± 1,2*	6,4 ± 5,7*	10,1 ± 12,0	21,3 ± 17,7
Temps cumulé > 95% deoxy max VL (s)	0,0 ± 0,0*	0,0 ± 0,0*	9,1 ± 24,3*	46,6 ± 53,7

BB: biceps brachial ; GD : grand dorsal ; VL: vaste latéral

[§]Minimum Saturation muscul. en O₂ par session (unité normalisée) ; [§]Différent de HIIT-60 (p < 0,05) ; *Différent de SIT (p < 0,05).

Si les cinétiques de $\dot{V}O_2$ (pulmonaire et musculaire) semblent être prépondérantes dans des exercices intenses et courts, quelle est l'influence de la répétition de cette cinétique dans le temps selon les protocoles INT? Turner *et al.* (Turner *et al.*, 2006) ont essayé de répondre à cette question en comparant différents protocoles en cyclisme, identiques en intensité d'exercice (PMA : 120 % de la puissance à $\dot{V}O_2$ max) avec des récupérations à 20 watts d'une durée double (1-t :2-t) de celle des phases de travail (**Fig. 45**). Quatre types d'INT ont ainsi été comparés : 10 sec / 20 sec, 30 sec / 60 sec, 60 sec / 120 sec et 90 sec / 180 sec. Les cinétiques étudiées concernaient : le lactate ainsi que la $\dot{V}O_2$ à l'étage pulmonaire, la désoxygénation au niveau du vaste latéral (Δ [Hb]) et la Fc. Les auteurs soulignent que les profils associant la

cinétique de $\dot{V}O_2$ et la lactatémie permettent, tout comme à l'exercice CT, de classifier l'intensité des exercices INT.

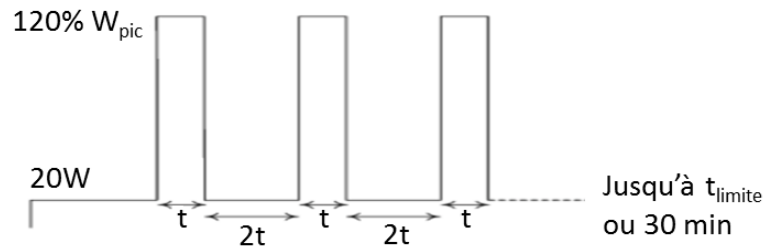


Fig. 45 : Schéma du protocole intermittent sur ergocycle.

- Il convient de noter que, malgré l'intensité élevée (120 % de PMA), le protocole INT 10 sec / 20 sec, n'a pas présenté d'élévation de la lactatémie à part en tout début d'exercice (**Fig. 46**). De plus, la $\dot{V}O_2$ et la Fc ont mis quelques minutes à se stabiliser à de faibles niveaux et sans composante lente de $\dot{V}O_2$ alors que la $\Delta[Hb]$ a augmenté progressivement dès le début, soulignant ainsi l'absence de délai de l'utilisation musculaire d' O_2 (**Fig. 47**).

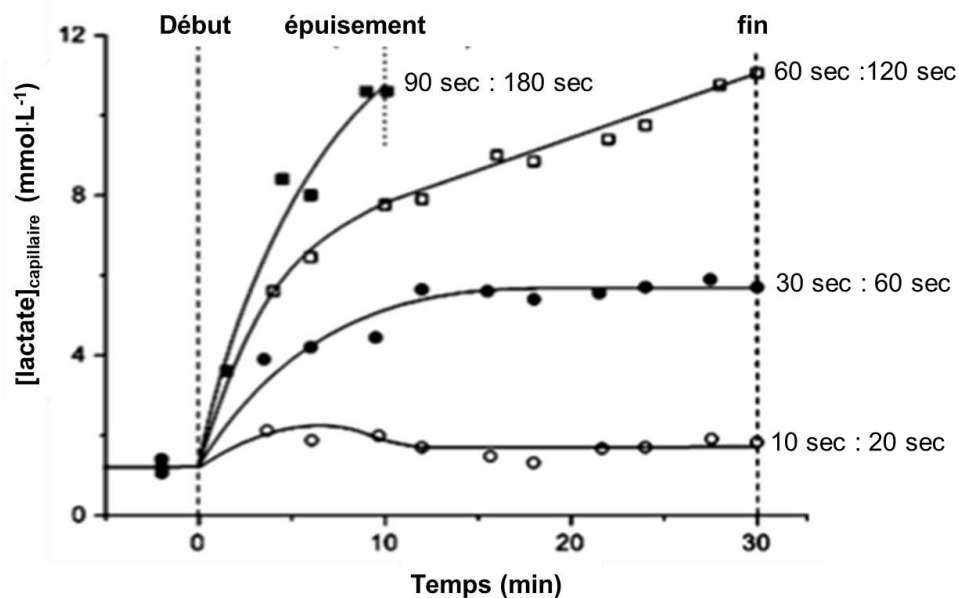


Fig. 46 : Réponses représentatives (un participant) de l'évolution de la lactatémie (sang capillaire) au cours des quatre protocoles de test intermittent (adapté de *Turner et al. 2006*).

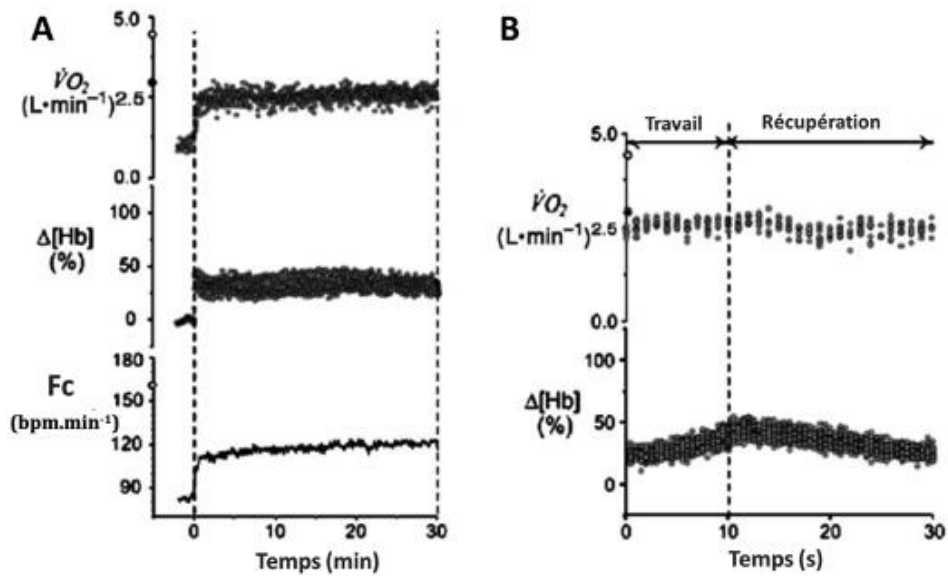


Fig. 47 : Réponses représentatives (un participant) de l'évolution de la consommation d'oxygène à l'étage pulmonaire ($\dot{V}O_2$), la désoxygénation au niveau du vaste latéral ($\Delta[Hb]$) et la fréquence cardiaque (Fc) au cours (A) de l'ensemble de l'INT 10 sec / 20 sec et (B) de la phase stabilisée (adapté de *Turner et al.* 2006).

Dans la lignée de ces résultats, divers auteurs (*Margaria et al.*, 1969 ; *Trump et al.*, 1996) suggèrent que, dans un exercice INT à cycles courts, les contributions du métabolisme aérobie et de l'hydrolyse de la PCr à la resynthèse de l'ATP sont plus importantes que les réserves d'oxymyoglobine intramusculaires.

- Avec le protocole INT 30 sec / 60 sec (**Fig. 48**), les auteurs ont constaté une évolution de la lactatémie vers un seuil élevé, mais se stabilisant, permettant ainsi la poursuite de l'exercice. Le deuxième constat est l'apparition de la phase cardio-dynamique dans la cinétique de la $\dot{V}O_2$, une dynamique d'états stables de $\dot{V}O_2$ et de $\Delta[Hb]$ avec un léger retard pour la $\dot{V}O_2$ et toujours sans composante lente. Aucune élévation du $\Delta[Hb]$ n'est observée malgré l'augmentation de l'acidose, ce qui tend à suggérer l'élimination précoce de cette dernière en comparaison du lactate accumulé. Ce type d'exercice et les mécanismes qui le régissent sont encore peu clairs. Une explication possible serait que pour compenser la fluctuation de la $\dot{V}O_2$ systémique, la captation de l' O_2 s'accroît au niveau musculaire.

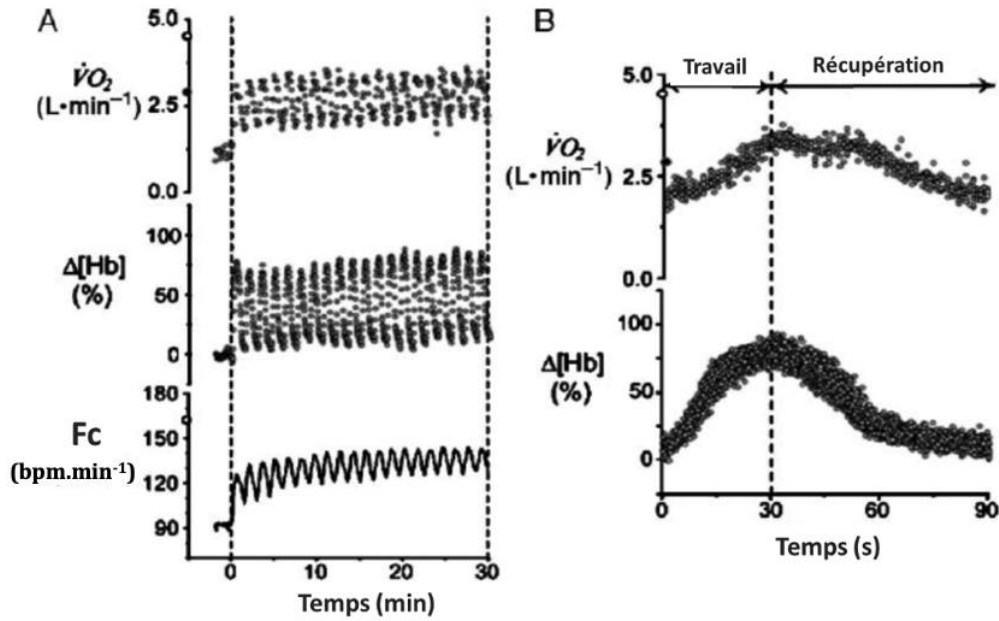


Fig. 48 : Réponses représentatives (un participant) de l'évolution de la consommation d'oxygène à l'étage pulmonaire ($\dot{V}O_2$), la désoxygénation au niveau du vaste latéral ($\Delta[Hb]$) et la fréquence cardiaque (Fc) au cours (A) de l'ensemble de l'INT 30 sec / 60 sec et (B) de la phase stabilisée (adapté de *Turner et al. 2006*).

- Les protocoles INT plus longs (90 sec / 180 sec et 60 sec / 120 sec) présentent les mêmes réponses physiologiques avec une augmentation continue de la lactatémie et des cinétiques de $\dot{V}O_2$ complètes avec l'apparition d'une légère de composante lente (**Fig. 49**).

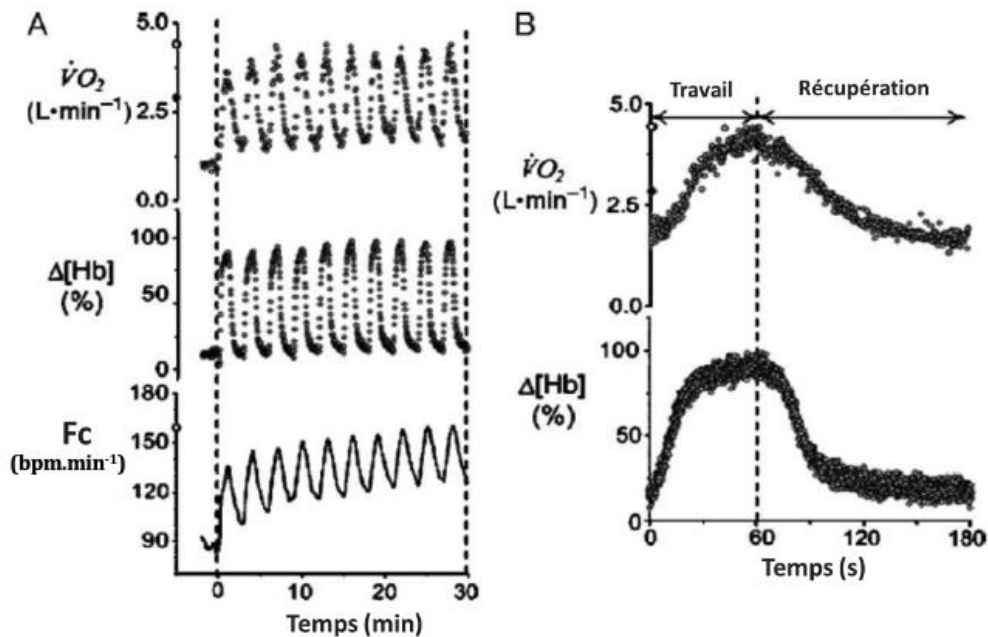


Fig. 49 : Réponses représentatives (un participant) de l'évolution de la consommation d'oxygène à l'étage pulmonaire ($\dot{V}O_2$), la désoxygénation au niveau du vaste latéral ($\Delta[Hb]$) et la fréquence cardiaque (Fc) au cours (A) de l'ensemble de l'INT 60 sec / 120 sec et (B) de la phase stabilisée (adapté de *Turner et al. 2006*).

Cette étude apporte donc autant de questions que de réponses mais souligne l'importance de la cinétique de $\dot{V}O_2$ dans le choix métabolique des cellules pour des intensités identiques avec 3 grandes catégories d'exercice : une première, où les durées d'exercice / récupération sont de moins de 30 sec et la cinétique de $\dot{V}O_2$ peu perceptible, avec des mécanismes basés essentiellement sur la PCr et l'aérobie; une deuxième, avec des durées de 30 à 60 s, où la cinétique de $\dot{V}O_2$ présente la phase cardio-dynamique tout en restant incomplète ; et enfin une troisième zone, au-delà de la minute, avec une cinétique de $\dot{V}O_2$ d'amplitude maximale et une élévation continue de la lactatémie. Notons toutefois que cette étude a gardé la puissance fixe alors que la diminution du temps de travail s'accompagne généralement d'une élévation de l'intensité et inversement.

Zafeiridis *et al.* (Zafeiridis *et al.*, 2015) ont par contre comparé trois protocoles sans normaliser la puissance : un CT à 70 % PMA et deux INT, un court en 30 sec / 30 sec à 110 % PMA et un long en 2min : 2min à 95 % PMA (**Fig. 50**). Cette étude souligne les points suivants :

- les pics de \dot{Q}_c et de $\dot{V}O_2$ atteints dans l'INT long étaient plus élevés qu'en INT court et CT
- la réponse moyenne et l'ampleur de l'augmentation de toutes les variables hémodynamiques centrales étaient plus élevées en CT et qu'en INT long et court.
- le pic de $\dot{V}O_2$ était plus élevé en INT long, concernant la $\dot{V}O_2$ moyenne et le temps passé au-dessus de 80 % du $\dot{V}O_{2max}$ étaient significativement plus élevés en CT et en INT long.
- le pic et la valeur moyenne de la désoxygénation musculaire (ΔHHb , TOI) étaient remarquablement similaires dans les 3 types d'exercices aérobies, peut-être en raison d'une extraction d' O_2 similaire au niveau musculaire.

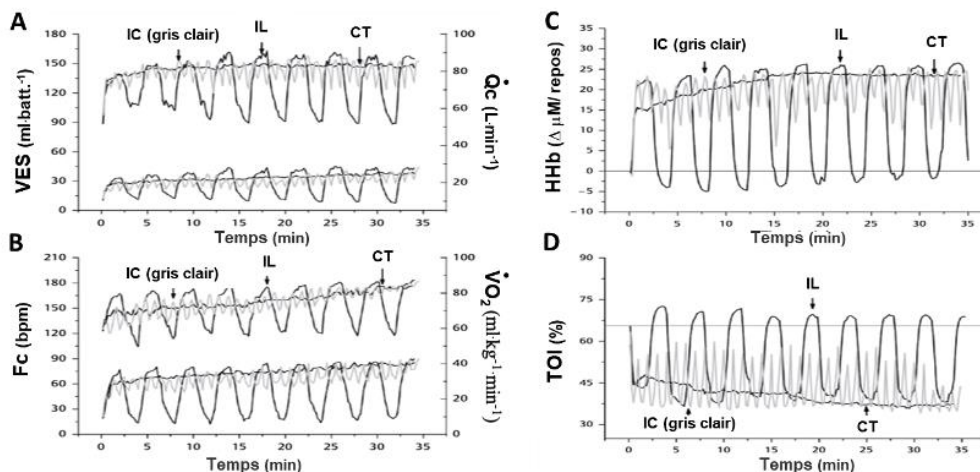


Fig. 50 : Évolution au cours de 10 sec d'INT court (IC), INT long (IL) et continu (CT) sur : (A) le volume d'éjection systolique (VES) et le débit cardiaque (\dot{Q}_c), (B) la fréquence cardiaque (Fc) et la consommation d' O_2 à l'étage pulmonaire ($\dot{V}O_2$), (C) l'index de désoxygénation au niveau du vaste latéral (HHb) et (D) de saturation musculaire en O_2 (adapté de Turner *et al.* 2006).

Christmass *et al.* (Christmass *et al.*, 1999) ont de surcroît comparé l'oxygénation musculaire (**Fig. 51**) et l'utilisation des substrats énergétiques (**Fig. 52A**) dans deux exercices

INT d'intensité et de volume identiques mais répartis différemment : un INT court avec 6 sec d'exercice et 9 sec de récupération et un INT long avec 24 sec d'exercice et 36 sec de récupération pour garder le même volume. Les résultats révèlent que l'oxydation des graisses est environ 3 fois plus faible et celle des glucides 1,3 fois plus élevée avec l'INT long par rapport au cours (*Fig. 52A*). La vitesse du tapis roulant, c'est-à-dire l'intensité de la période de travail, équivalente à 109 % $\dot{V}O_2\text{max}$ et la durée totale du travail (c'est-à-dire 16 min) étaient pourtant identiques dans les deux protocoles d'exercice. La différence significative enregistrée entre les deux protocoles est essentiellement liée à l'oxygénation musculaire (*Fig. 51*). Aucune autre différence significative n'a en effet été enregistrée, que ce soit au niveau du pH plasmatique et des bicarbonates (HCO_3^-) (*Fig. 52B*), des gaz respirés ($\dot{V}O_2$, $\dot{V}CO_2$, $\dot{V}E$) (*Fig. 52C*) ou des indices de stress (taux plasmatique de catécholamines).

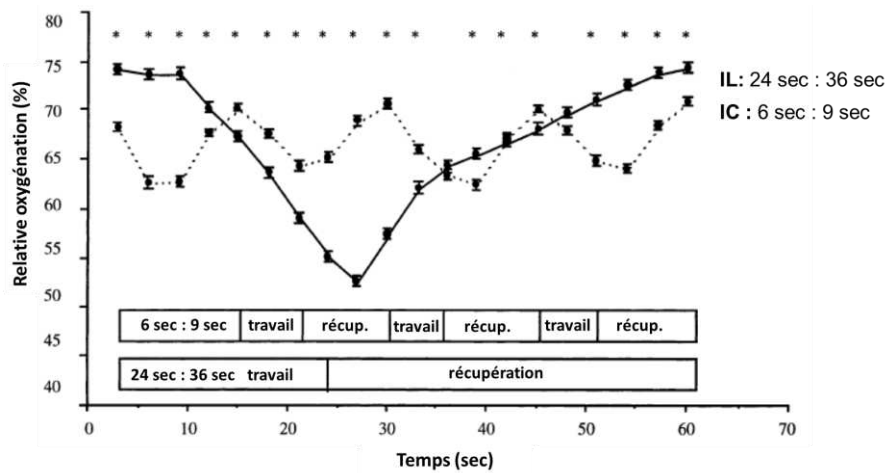


Fig. 51 : Oxygénation relative (oxyhémoglobine) moyenne (\pm SE) du muscle quadriceps lors de deux exercices intermittents : court (IC) vs. long (IL). * $P < 0,001$: différence significative entre les 2 protocoles INT (adapté de *Christmass et al. 1999*).

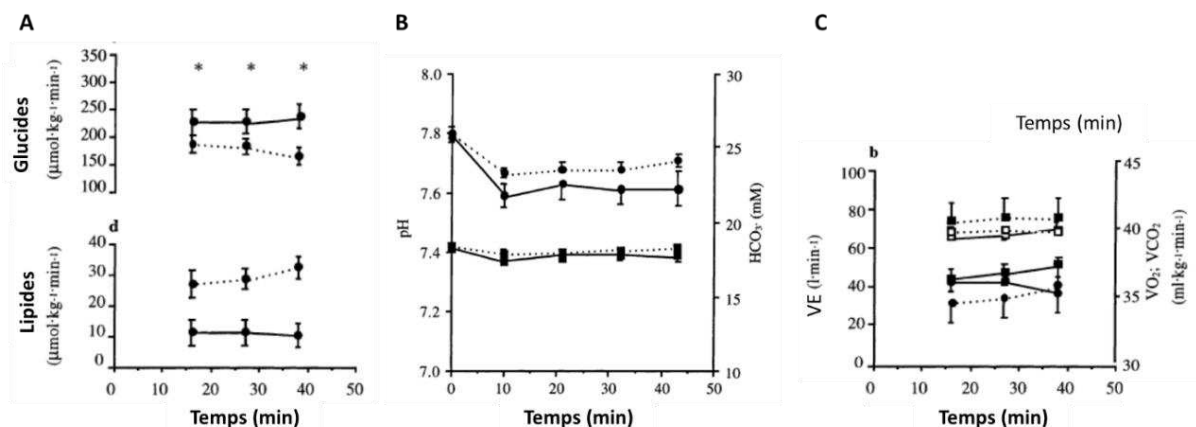


Fig. 52 : Influence du type d'INT, court (trait plein) vs. long (pointillés) sur : (A) le taux d'oxydation des glucides et des lipides, (B) le pH plasmatique capillaire et les bicarbonates, (C) les gaz ventilatoires (□ : volume expiré, ■ : O₂ consommée, ● : CO₂ produit). * $P < 0,05$: Différence significative entre les 2 protocoles INT (adapté de *Christmass et al. 1999*).

2.2.2.6. Adaptations de l'oxygénation systémique à l'entraînement INT

On sait que la réussite des interventions en matière d'entraînement d'endurance nécessite un ajustement réfléchi sur l'intensité, la durée et la fréquence des sessions d'entraînement dans le but implicite d'améliorer la tolérance à l'exercice intense et les caractéristiques physiologiques associées. L'INT est l'une des méthodes les plus répandues, car elle conduit à une amélioration de $\dot{V}O_{2max}$ supérieure à celle obtenue par d'autres méthodes d'entraînement (Wen *et al.*, 2019). On dénombre à ce jour trois principaux mécanismes susceptibles de contribuer aux améliorations de $\dot{V}O_{2max}$ par un entraînement INT.

L'augmentation de l'intensité relative de l'exercice (rapportée à $\dot{V}O_{2max}$), paramètre majeur à l'origine de la création de l'INT, qui constitue l'un des principaux déterminants des réponses physiologiques à l'entraînement (Swain, 2005). Dans cette lignée, plusieurs auteurs tels que Helgerud *et al.* (Helgerud *et al.*, 2007) ont conclu que jusqu'à une intensité proche de $\dot{V}O_{2max}$ l'intensité et non la durée déterminait les réponses à l'entraînement.

L'augmentation du temps passé à une intensité relative élevée est considérée comme un facteur contribuant à l'amélioration des paramètres cardio-respiratoires bien que n'étant pas l'unique source d'amélioration (Billat 2001; Seiler *et al.* 2011). Ce paramètre pondère par ailleurs les mécanismes adaptatifs associés à l'élévation de l'intensité puisque, même en INT, l'augmentation de l'intensité est inversement proportionnelle au temps de sollicitation global.

L'influence combinée de l'intensité et du temps est supportée par l'étude de Seiler *et al.* (Seiler *et al.* 2011) qui a démontré chez des cyclistes entraînés qu'un entraînement bihebdomadaire par intervalles à « exercice maximal », avec un temps cumulé de 32 min par jour à une intensité au-delà de 90 % de FC max, permettait de déplacer vers la droite la relation lactatémie–puissance, d'augmenter $\dot{V}O_{2pic}$ et d'améliorer de façon notable le temps d'épuisement à 80 % de $\dot{V}O_{2pic}$. Leur étude a comparé trois entraînements, deux de type INT à un de type CT, sur d'une durée de 7 semaines :

- Le CT comportait 4-6 séances hebdomadaires d'endurance à faible intensité. Il était conseillé aux participants d'augmenter leur volume d'entraînement hebdomadaire de 20 à 30 %.
- L'INT 4 x 16 comportait 2 séances hebdomadaires de 4 x 16 min effectuées à intensité maximale soutenable avec 3 min de récupération intermédiaire, complétées de 2-3 séances hebdomadaires d'endurance à faible intensité sur la même période d'intervention.
- L'INT 4 x 8 comportait 2 séances hebdomadaires de 4 x 8 min effectuées à intensité maximale soutenable avec 2 min de récupération, complétées de 2-3 séances hebdomadaires d'endurance à faible intensité.

- L'INT 4 x 4 comportait 2 séances hebdomadaires de 4 x 4 min effectuées à intensité maximale soutenable avec 2 min de récupération, complétées de 2-3 séances hebdomadaires d'endurance à faible intensité.

Cette comparaison a tout d'abord révélé des différences notables dans certains paramètres physiologiques et dans la sensation subjective d'exercice (RPE) associée (**Tableau 6**).

Tableau 6 : Caractéristiques et influences psycho-physiologiques de 4 types d'entraînement.

	Endu. Faible (6 H, 2 F)	4 x 16 min (7H, 2F)	4 x 8 min (9H)	4 x 4 min (7H, 2F)
Freq. Entraînement (sessions hebdo)	4,8±1,2	4,9±1,2	4,6±1,2	4,7±1,2
Sessions d'intervalles / semaine	-	1,8±0,1	1,9±0,1	1,8±0,1
Heures d'entraînement / semaine	8,5±1,5*	7,6± 1,9*	5,7± 1,5	5,7± 2
sRPE sessions de faible intensité	3,4±0,2	2,8± 0,2	3,4± 0,3	3,2± 0,2
sRPE sessions d'intervalles	-	6,8±0,7	7,3±0,7	7,9±0,8*
Fréquence cardiaque (%FCpic)	-	88±2	90±2	94±2**
Lactate sanguin (mmol/L)	-	4,9±1,5**	9,6±2,9**	13,2±2**
RPE moyenne sur toutes les séries	-	15,9±0,4	16,4±0,6	18,5±1,2**
RPE dernière série	-	16,9±0,6**	17,6±0,6**	19,1±1,2**

*P<0,05 et **P<0,001 vs. autres groupes

La comparaison de leurs effets a souligné la non-linéarité des gains physiologiques avec l'intensité de l'exercice INT, démontrant ainsi que l'augmentation de la seule intensité n'expliquait pas les évolutions physiologiques observées (**Fig. 53**). L'entraînement INT de type 4 x 8 min a engendré des adaptations physiologiques et une performance accrue par rapport aux deux autres protocoles (d'intensité inférieure ou supérieure sur une durée totale respectivement doublée ou de moitié moindre). Cette condition INT a par ailleurs été perçue comme moins stressante (RPE inférieure) que l'INT plus court et intense (4 x 4 min à 95 % Fcmax). Ces résultats suggèrent donc une forte interaction entre la durée de travail cumulée et l'intensité du travail INT qui peut être optimisée pour induire des adaptations physiologiques maximales à un niveau de sensation d'exercice restant tolérable même chez des athlètes d'endurance motivés mais non experts.

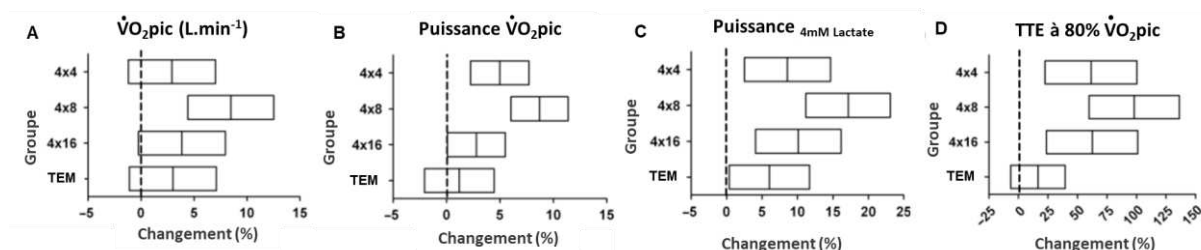


Fig. 53 : Intervalle de confiance à 95 % pour les changements relatifs de $\dot{V}O_{2pic}$ (A), puissance à $\dot{V}O_{2pic}$ (B), puissance à 4 mmol l^{-1} de lactatémie (C) et temps jusqu'à épuisement (TTE) à 80 % de $\dot{V}O_{2pic}$ (D). TEM : témoin (adapté de *Seiler et al. 2011*).

Les auteurs concluent que les protocoles de type INT long influent davantage sur le système cardiovasculaire et la $\dot{V}O_2$ pic par rapport à l'INT court. D'autre part, les trois protocoles ont révélé un décalage similaire entre l'apport d' O_2 et son utilisation au niveau musculaire, ce qui suggère une réponse similaire des composants périphériques de la $\dot{V}O_2$. Ces résultats suggèrent que l'augmentation de la $\dot{V}O_2$ pic dans les protocoles d'INT long provient d'une élévation de la fonction cardiorespiratoire plutôt que de celle de l'utilisation de l' O_2 musculaire. Il faut cependant ajouter à ces conclusions la nuance apportée par Laursen et Jenkins (Laursen and Jenkins, 2002) sur le fait que la majorité des études sur les adaptations centrales et périphériques de la $\dot{V}O_2$ pic ont été réalisées chez des personnes pas ou peu entraînées. De fait, la littérature manque encore à ce jour de données chez les sportifs, notamment de très haut niveau.

Résumé des réponses respiratoires à l'INT

L'ensemble de ces observations souligne à nouveau que l'INT engendre de nombreuses variations au niveau de l'apport d' O_2 que l'intensité et le volume ne suffisent pas à décrire. L'oxygénation musculaire apparaît comme une mesure déterminante à prendre en compte. Les effets de l'entraînement INT sur la $\dot{V}O_2$ sont multifactoriels. Ils dépendent de l'intensité de l'exercice rapportée à $\dot{V}O_{2max}$, du temps passé à une intensité élevée et des fluctuations induites de la $\dot{V}O_2$. Cependant les interactions entre ces trois facteurs ne sont pas simples et varient selon les caractéristiques et le niveau d'entraînement des personnes. Néanmoins, pour nombre d'études, l'INT apparaît comme la forme d'entraînement la plus rentable lorsque l'intensité n'est pas maximale, la durée entre 30 sec et 2 min et les fluctuations de $\dot{V}O_2$ importantes. Cette forme d'entraînement diffère pourtant de la tendance actuelle qui tend à privilégier des exercices les plus intenses possibles avec le moins de récupération possible.

Nous en concluons que les exercices intermittents peuvent être fortement ou non impactés par la cinétique de la $\dot{V}O_2$ selon leur organisation. Si les durées des phases d'exercice et de repos sont évidemment fondamentales pour caractériser ces exercices, il convient de prendre en compte la cinétique de $\dot{V}O_2$ or la littérature manque de données sur les sportifs, notamment ceux de très haut niveau.

Nous avons pu voir un certain nombre de facteurs cardiorespiratoires indispensables à l'apport d' O_2 et de facteurs déterminants dans la consommation d' O_2 en condition d'exercice intermittent. Ces deux chapitres nous amènent naturellement à examiner les données de la littérature relative au métabolisme cellulaire et à sa régulation dans les exercices INT.

Enfin, nous avons pu voir l'importance centrale de la myoglobine dans les exercices intermittents en raison de son rôle majeur dans la quantité et la vitesse de l'apport en O_2 .

3. Objectif et hypothèses de travail

Avant de définir nos hypothèses, il convient de revenir à la définition de l'exercice intermittent (INT) en rappelant une précision importante mentionnée dès 1960 par Per Olof Åstrand (Åstrand *et al.*, 1960a) : « **le travail INT comprend des phases d'activité musculaire intenses suivies de périodes d'exercice modéré voire de repos d'une durée ne dépassant pas une minute** ». En 1992, P.O. Åstrand le différenciait ainsi du « **travail par intervalles, dont les charges de travail durent de 2 à 6 minutes** » (Åstrand, 1992).

Comme nous l'avons souligné, cette différenciation a été occultée par de nombreuses études sur l'INT alors que toutes s'accordent sur le fait que la durée des phases de travail, de récupération et le ratio des phases de travail / récupération occasionnent des répercussions physiologiques majeures tant sur le système cardiovasculaire que neuromusculaire. L'examen des cinétiques de $\dot{V}O_2$ a notamment révélé un « retard physiologique » dans la réponse et l'ajustement du système cardiovasculaire par rapport au système musculaire à l'INT (< 1 min).

Ainsi, les exercices INT mettent l'accent sur le stress engendré au niveau périphérique. Ceci diffère dès lors du modèle utilisé depuis des décennies en physiologie de l'exercice et dans l'entraînement sportif qui considère le rôle des facteurs systémiques (cardiaques) comme majeur par rapport à celui des facteurs périphériques (musculaires) (Casas, 2008). L'évolution de l'importance relative de ces facteurs s'apparente à la question posée par Richardson (Richardson, 2000) quant à la $\dot{V}O_{2max}$ musculaire : est-elle gouvernée par l'apport ou par les besoins en O_2 ? Cette revue a conclu que la limitation de la $\dot{V}O_{2max}$ est liée à l'offre d' O_2 à la cellule, en particulier sa conduction du cytosol à la mitochondrie plutôt qu'à la demande des cellules en O_2 . Au regard de l'état de l'art précédent sur l'exercice et l'entraînement INT, il nous semble opportun (i) de faire évoluer le modèle de Tschakert et Hofmann (Tschakert and Hofmann, 2013) présenté précédemment dans la classification classique des exercices INT (voir 1.4 et **Fig. 13**) et (ii) de mieux comprendre les mécanismes du métabolisme en INT correspondant à cette classification.

L'objectif de cette thèse est **d'améliorer notre compréhension des exercices intermittents que nous avons qualifiés d'irréguliers au travers de leur classification et réponses physiologiques**. En particulier, nous allons chercher à classer les exercices intermittents sur la base des facteurs systémiques sollicités afin d'améliorer notre compréhension des mécanismes cellulaires mis en jeu et de l'impact au niveau des facteurs traditionnellement mesurés en physiologie de l'exercice. Ce travail sera si possible prolongé par de futures recherches sur l'ensemble des exercices intermittents. Dans cette thèse nous porterons notre attention sur la classification des sports intermittents avant de passer à l'entraînement.

Notre première hypothèse est que les réponses physiologiques et les caractéristiques des sports intermittents irréguliers permettent d'élaborer une classification des exercices intermittents. Pour valider cette hypothèse, nous allons :

- Proposer **une nouvelle classification (Fig. 54)** qui évoluera au fil de ce manuscrit de thèse,
- Étudier les réponses physiologiques, les adaptations et les caractéristiques d'une discipline intermittente irrégulière, le VTT-XCO moderne, afin de caractériser ce type de discipline (Chapitre II)
- Tester notre Classification sur le VTT XCO et sur des données plus classiques de trois autres disciplines sportives caractéristiques des exercices intermittents irréguliers : la voile, le handball et le squash (Chapitre III).

Pour vérifier notre hypothèse, il faut donc tout d'abord construire une classification qui, à l'instar de Tschakert et Hofmann (Tschakert and Hofmann, 2013), commence par la distinction des exercices *INT avec récupération incomplète* vs. « *complète* ». **Nous étudierons essentiellement les exercices avec récupération incomplète dans le présent manuscrit.** En effet, le côté irrégulier de l'exercice intermittent, par définition, ne permet pas une récupération complète puisque l'intensité et la durée de la récupération sont variables et la durée souvent inférieure au délai nécessaire à la récupération totale.

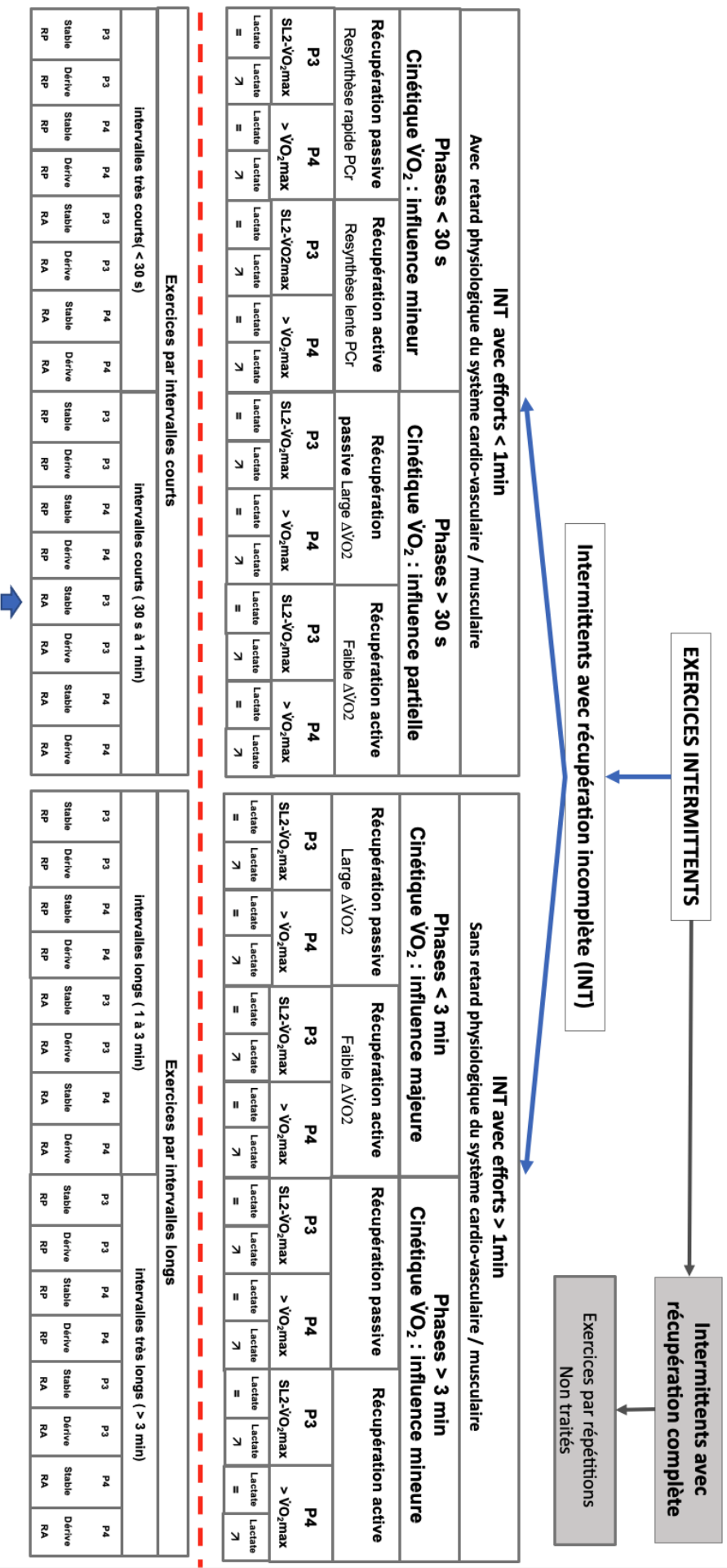


Fig. 54: Proposition d'une nouvelle classification des exercices INT. Lactate : lactatémie sanguine ; = : stable ; ↗ : dérivant au fil du temps. RP : récupération passive ; RA : récupération active

Les exercices INT à récupération incomplète sont divisés en deux sous-groupes au regard de la barrière d'une minute de travail afin de distinguer les exercices *INT par intervalles courts* (< 1 min), présentant des retards d'ajustements physiologiques, des *INT par intervalles longs* (> 1 min). Cette barrière de la minute, issue du chapitre 2.2.2 et des cinétiques de l'O₂ systémique et local, est cependant quelque peu arbitraire, car elle dépend du niveau d'entraînement de l'athlète. Cette barrière doit donc être flexible et plus basse chez les sujets entraînés. Néanmoins pour des raisons de simplification nous garderons ici la minute.

- Chacun de ces sous-groupes est *subdivisé en deux catégories* d'exercice au regard de la *cinétique de la $\dot{V}O_2$* qui les caractérise :

- Dans les exercices *INT par intervalles courts*, nous distinguons *ceux < 30 sec*, dont la cinétique de $\dot{V}O_2$ présente une phase 1 très faible voire inexistante, de *ceux > 30 sec*, associés à une cinétique de $\dot{V}O_2$ partielle, mais présente à chaque répétition.
- Dans les exercices *par intervalles longs* : nous distinguons *ceux < 3 min*, qui présentent une cinétique de $\dot{V}O_2$ complète qui y joue un rôle majeur avec les phases 1 et 2 suivies par l'apparition d'une légère composante lente au fil des répétitions, de *ceux > 3 min*, qui tendent à se rapprocher des exercices CT et pour lesquels la cinétique de $\dot{V}O_2$ est de moindre importance.

- Chacun de ces 4 groupes est divisé en *deux sous-groupes* selon le **type de récupération choisi (actif vs. passif)** en raison de son influence tant sur la dynamique de resynthèse de la PCr que sur la cinétique de la $\dot{V}O_2$.

- Les 8 sous-groupes ainsi obtenus sont *subdivisés* en fonction des **puissances de travail requises** (et non de la puissance moyenne) et de la **cinétique de la lactatémie** (*stabilisée ou non, reflet en partie de l'activité de la myoglobine*), ce qui permet de mieux apprécier l'effet de la répartition exercice / récupération sur le métabolisme. Nous distinguons *3 niveaux de puissance que nous avons définis ainsi dans l'article 1 de ma thèse (Hays et al., 2018)*: P2 pour nommer les puissances comprises entre les seuils ventilatoires SV1 et SV2, P3 pour les puissances comprises entre SV2 et $\dot{V}O_{2max}$ et P4 pour celles au-delà de PMA .

Par exemple, 'un exercice INT par intervalles courts à P3 et stable avec récupération active' (indiqué par une flèche bleue dans **Fig. 54**) serait un exercice INT aux phases de travail et de récupération comprises entre 30 sec et 1 min à une puissance comprise entre P_{SV2} et PMA, qui présenterait une cinétique de $\dot{V}O_2$ complète et une lactatémie stabilisée (**voir 2.3.2**). Cette classification présente l'intérêt de tenir compte des paramètres physiologiques mais présente toujours des limites. Où classer par exemple les exercices INT de 30 sec ? Le choix découlera

de l'évolution des paramètres physiologiques associés à ces exercices selon la combinaison choisie pour le temps et l'intensité de la récupération, la population concernée ...

Nous étudierons en particulier les exercices INT par intervalles courts (< 1min) et par intervalles longs (1 à 3 min) qui sont les plus courants en sport. Ces exercices sont particulièrement concernés par la vitesse des cinétiques de la $\dot{V}O_2$ et cardiovasculaire précédemment décrites et par celle des réactions métaboliques cellulaires. Une compréhension des mécanismes cellulaires mis en jeu dans ce type de travail est donc nécessaire pour aborder le sujet pleinement.

C'est la compréhension des interactions entre ces principaux systèmes et facteurs qui nous permettra de mieux comprendre les mécanismes de l'INT. Nous nous intéresserons donc en particulier aux régulations du métabolisme associées à ce type d'exercice et d'entraînement. La connaissance de ces régulations profite depuis quelques années de l'essor de nouvelles techniques de mesure qui en précisent les modes d'interaction autant que les facteurs limitants.

Cela nous conduit à émettre une deuxième hypothèse selon laquelle le métabolisme de l'exercice intermittent basé sur la cinétique de réutilisation par les mitochondries des métabolites des réactions cytoplasmiques permet d'éclairer notre classification sur les enjeux de l'entraînement des divers exercices intermittents irréguliers. Pour étayer notre hypothèse, nous allons :

- Aborder les facteurs limitants du métabolisme de la cellule musculaire lors d'exercices intermittents
- Schématiser ce métabolisme par une approche différente du turnover de l'ATP
- Schématiser la dynamique de ce métabolisme
- Expliquer au travers de cette schématisation la spécificité des sports intermittents irréguliers de notre classification.

Nous ne nous appuyerons donc pas sur la classification classique des exercices de type aérobie, anaérobie et anaérobie alactique car celle-ci repose essentiellement sur des données obtenues dans des exercices CT. Notre classification reposera sur des connaissances en physiologie cellulaire.

CHAPITRE II : VTT XCO, SPORT INTERMITTENT IRRÉGULIER PAR EXCELLENCE

1. Le VTT Cross-country (XCO) moderne

Notre objectif visant à mieux caractériser les mécanismes physiologiques sollicités dans des sports intermittents irréguliers réalisés par des sportifs de haut niveau en situation écologique, le VTT XCO s'est rapidement imposé comme la première discipline à étudier. Sport olympique depuis 1996 à Atlanta, le Cross-country olympique (XCO) est la seule discipline du VTT qui soit présente aux JO. Le parcours d'une épreuve de XCO est long d'environ 6 km avec 5 à 7 tours, d'une durée comprise entre 1h20 et 1h40 avec des difficultés de terrain variées en termes de pente et de surface. Un parcours vise à mettre à l'épreuve les participants sur une gamme de situations techniques et physiques variées qui en font une **discipline à priori caractéristique d'INT irrégulier**.

Depuis 2010, on assiste à **une évolution de la discipline vers ce que l'on appelle le XCO « moderne »**. Le premier constat est simple : la modification progressive des circuits a rendu les parcours de plus en plus rapides. Aujourd'hui, les épreuves de référence sont plus proches d'une durée d'1h30 : JO de Londres en 2012 (1h29min07sec) et de Rio en 2016 (1h33min28sec). Dans les précédentes éditions, la durée des courses était plus proche des 2h : Pékin en 2008 (1h55min59sec), Athènes en 2004 (2h15min02sec), Sydney en 2000 (2h09min02sec) et Atlanta en 1996 (2h17min38sec). Cette modification a même été notifiée dans la réglementation internationale de l'UCI de 2017 qui stipule que la durée des épreuves de XCO doit se rapprocher le plus possible d'un temps de course de 1h20min à 1h40min. Cette bascule s'est opérée lors d'une épreuve de Coupe du Monde à Dalby Forest. A cette occasion, le français Julien Absalon, champion olympique en titre à cette époque, avait déclaré dans le journal l'Equipe : « On assiste à la naissance d'un nouveau sport ». Cette modification a été dictée, comme de nombreux autres aménagements des règlements sportifs, pour offrir aux médias un format qui leur soit plus adapté: plus spectaculaire, moins long et avec la possibilité de construire des parcours non naturels mais adaptés à l'accueil du public. Dans cette optique, les aménagements des parcours avec des ajouts d'obstacles artificiels se multiplient et peuvent même aboutir à la création d'une piste entière. L'entraîneur national VTT XCO, Yvon Vauchez, avait déclaré dans la presse quelques jours avant la course olympique de 2012 à Londres: « C'est un parcours totalement nouveau dans l'histoire du VTT, c'est-à-dire moderne, artificiel, avec beaucoup de rochers ».

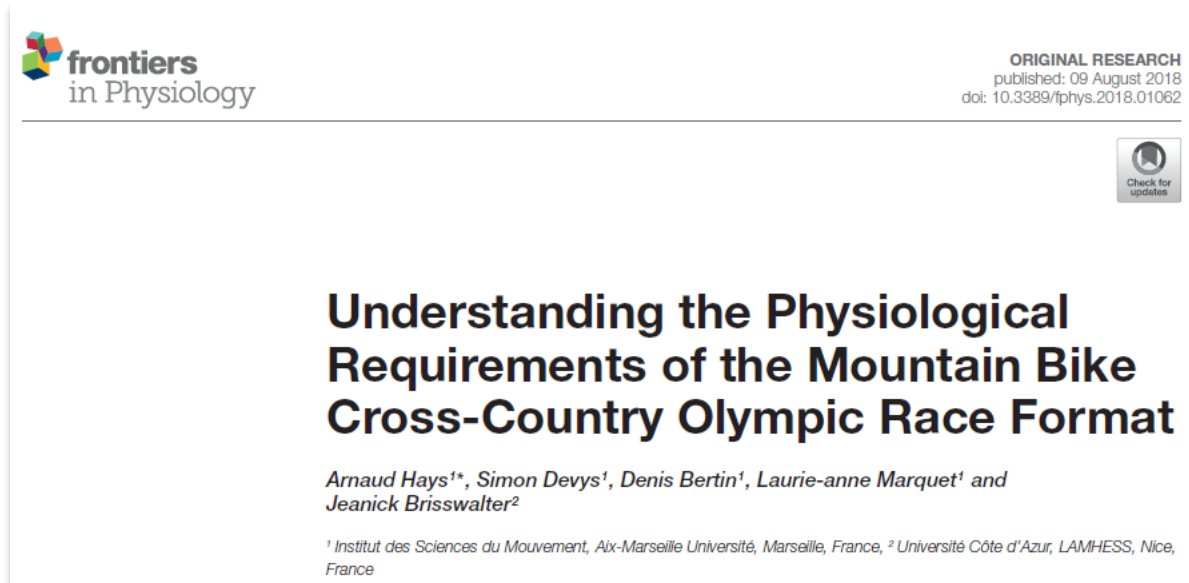
Alors que la discipline du VTT était souvent comparée jusque-là au vélo sur route (Impellizzeri, 2005), une scission s'est progressivement créée entre le profil des coureurs propre

à chacune de ces deux disciplines. Les entraîneurs l'ont rapidement constaté dans l'évolution du profil, tant morphologique que physiologique, de ces deux types de cyclistes. Cette évolution ayant débuté il y a quelques années, cette discipline nous offrait de surcroît l'opportunité de suivre les évolutions concomitantes des qualités physiologiques et de la performance motrice. Cette discipline présente l'avantage additionnel de pouvoir enregistrer facilement tout au long d'une course la puissance développée. Bien qu'une partie des exercices statiques n'ait pu être enregistrée, le fait que ce soit un sport porté nous a de surcroît permis d'équiper le cycliste de capteurs sans trop dénaturer sa gestuelle par leur poids.

De plus, nous avons eu la possibilité d'avoir à notre disposition un team de marque, le Marseille-Technoteam, adossé à l'université d'Aix-Marseille ainsi qu'un partenariat avec les équipes de France de VTT entre 2015 et 2018. L'université organise chaque année de surcroît une Coupe de France et une Coupe du Monde Junior sur le campus de Luminy, parcours qui passe à moins de 200 mètres de notre laboratoire. Cela nous a permis de réaliser de nombreuses analyses sur un circuit international officiel.

Ce travail a conduit à deux articles (Hays *et al.*, 2018, 2020) publiés en premier auteur dans des revues scientifiques internationales à comité de lecture. La population globale ainsi étudiée comprenait 33 cyclistes élites de VTT-XCO suivis sur 3 ans de tests, allant du vice-champion du monde au coureur en compétition de niveau national. Seize de ces cyclistes ont participé à l'étude 1 sur des parcours UCI alors que l'ensemble des 33 cyclistes a participé à l'étude 2.

2. ÉTUDE 1 : COMPREHENSION DES EXIGENCES PHYSIOLOGIQUES REQUISES PAR LE FORMAT ACTUEL DES COURSES DE VTT OLYMPIQUE.



2.1. Résumé

Objectifs : Evaluer les exigences physiologiques imposées par le format actuel des courses de VTT olympique (XCO).

Méthodes : 16 cyclistes de VTT XCO concourant au niveau national ou international ont participé à cette étude. Tous les participants ont réalisé deux courses, l'une en condition réelle et officielle sur une piste agréée et l'autre en condition simulée. Les valeurs de consommation d'oxygène ($\dot{V}O_2$) et de fréquence cardiaque (Fc) exprimées en % $\dot{V}O_{2max}$ et en % F_{cmax} ont été subdivisées en trois zones d'intensité physiologiques. La première zone (Z1) correspond à la zone des intensités physiologiques inférieures au seuil ventilatoire 1 (SV1), la seconde zone (Z2) aux intensités entre les seuils ventilatoires 1 et 2 (SV1 et SV2, respectivement), la troisième zone (Z3) aux intensités entre SV2 et $\dot{V}O_{2max}$. En ce qui concerne les mesures de puissance, une quatrième zone additionnelle correspond aux intensités supérieures à la puissance maximale aérobie (PMA).

Résultats : Dans le format de course VTT XCO actuel, $37 \pm 17,9$ % de la course ont été réalisés au-dessus de SV2 à une intensité moyenne de 87 % $\dot{V}O_{2max}$ et 25 % de la course se sont déroulés au-dessus de PMA. Cette proportion a varié selon les boucles, l'intensité étant très élevée pendant la première boucle et plus de type aérobie lors des suivantes. La plupart des phases de course au-dessus de PMA ont duré 5 à 30 sec. Entre ces phases de course brèves et intenses, des périodes de faible intensité ont été enregistrées.

Conclusion : Le présent format de course VTT XCO est acyclique et de type intermittent, ce qui s'apparente aux sports d'équipe de haute intensité. De surcroît, nos résultats soulignent la pertinence d'inclure dans l'analyse de la performance en VTT XCO les valeurs de $\dot{V}O_2$ en plus des données de fréquence cardiaque et de puissance plus couramment utilisées.

Keywords

off-road cycling, maximal oxygen uptake, power output, acyclical, performance monitoring, XCO mountain bike, heart rate

Glossary

FEO₂: Expired oxygen fraction

FECO₂: Expired fraction carbon dioxide

HCO₃⁻: Bicarbonate ion

HR: Heart rate

MAP: Maximal aerobic power

P1: Below the power output corresponding to VT1

P2: Power outputs between VT1 and VT2

P3: Power outputs above VT2 and up to MAP

P4: Power outputs above MAP

$\dot{V}E$: Expiratory volume

$\dot{V}E / \dot{V}O_2$: Ventilatory equivalent for oxygen

$\dot{V}E / \dot{V}CO_2$: Ventilatory equivalent for carbon dioxide

$\dot{V}O_{2max}$: Maximal oxygen consumption

VT1 & VT2: First and second ventilatory thresholds

VTT XCO race: Olympic modern format of mountain bike race

Z1: First physiological region below VT1

Z2: Second physiological region between VT1 and VT2

Z3: Third physiological region between VT2 and $\dot{V}O_{2max}$

2.2. Introduction

Since cross-country mountain biking (XCO) was first recognized as an Olympic sport in 1996, the discipline has significantly evolved. In particular, in 2007 the race duration was reduced from 2h30 to 1h30 while increasing the technical constraints. Current Union Cycliste Internationale (UCI) rules require Olympic cross-country XCO events to feature a lap length of 4-6 km, a race time of around 1h30-1h45 and a variety of terrains, from forest-style tracks to gravel paths, and include numerous jumps, climbs and descents (UCI Regulations, 2018).

Most previous scientific studies on the discipline were conducted before 2007 (Gregory, 2002; Impellizzeri *et al.*, 2002; Lee *et al.*, 2002; Stapelfeldt *et al.*, 2004; Impellizzeri and Marcora, 2007). Results from several studies indicated that aerobic power ($\dot{V}O_{2max}$) and maximal aerobic power output (MAP) correlated strongly with mountain bike XCO competition performance ($r = 0.6-0.9$) (Impellizzeri, 2005; Gregory *et al.*, 2007; Prins *et al.*, 2007). However, Impellizzeri *et al.* (2005) reported that only $\sim 40\%$ of the variance in performance could be explained by these physiological parameters and the remainder was unexplained. More recently, Inoue *et al.* (Inoue *et al.*, 2012) examined the correlation between XCO race time and anaerobic power using a Wingate test. Their results suggested that anaerobic power is also an important determinant of performance in competitive XCO ($r = -0.79$). Furthermore, for complex intermittent sports like mountain biking, the physiological demand of the race is difficult to assess in laboratory conditions (Reilly *et al.*, 2009). Field-based methods are therefore better suited to assess the variability of the demands of XCO form, which is characterized by an explosive rhythm at the start of the race, followed by intermittent bursts (Stapelfeldt *et al.*, 2004), high variability in power, direction, speed and cadence in the different portions of each lap and the role played by upper body muscles in resisting vibrations during downhill sections (Hurst and Atkins, 2006).

In most studies examining simulated races performed in an ecological context, XCO characteristics were described using smoothed heart rate (HR) and power output data (Stapelfeldt *et al.*, 2004; Gregory *et al.*, 2007) with little regard for the intermittent nature of the mechanical workload required for different parts of the race. More recently, Viana *et al.* (Viana *et al.*, 2018b) and Garnier *et al.* (Granier *et al.*, 2018) examined pacing strategies during the different laps of the current XCO format during either simulated (Viana *et al.*, 2018b) or real races (Granier *et al.*, 2018). Their results indicated that all cyclists adopt similar pacing strategies between laps, using a fast start pacing strategy followed by an even pace.

To the best of our knowledge, only one study examined metabolic response during the current XCO race format in an ecological context of simulated cross-country mountain bike racing (Macdermid and Stannard, 2012). This study was conducted with nationally competitive

cross-country mountain bike cyclists, and its authors indicated that, during one simulated race-paced lap, the mechanical work produced and the physiological responses were highly variable. This variability is due to the diverse terrain and pacing characteristics, including high-intensity and low speed pedaling phases during climbing, and high attentional stress during downhill sections presenting technical difficulties. To better define optimal training guidelines for XCO athletes, scientists and coaches need more data on the true requirements of competition with further analysis of the dynamics of the physiological and mechanical responses throughout the race, based on study of several laps and a race time close to that of real competitions.

This study aimed to describe the mechanical and physiological characteristics of this discipline during a full-length simulated race. Specifically, variations in physiological responses and power output were analyzed between laps and uphill or downhill sections. Our initial hypothesis was that modern XCO is a cycling discipline displaying acyclical behavior that leads to specific physiological and mechanical constraints that could differ between laps.

2.3. Methodology

Participants

The participants of this study were 16 male juniors or U23 mountain bike cyclists all competing at national or international level (Age : 17.4 years (range : 15-23); maximal oxygen consumption : $64.6 \text{ ml min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$ (range : 60.3-72.1); and MAP : $5.2 \text{ W}\cdot\text{kg}^{-1}$ (range : 4.3-5.6)). All participants had signed a contract with a team. The contracts include clauses relating to a partnership with the laboratory for collaboration in experiments for data collection (for minors, all contracts were countersigned by parents). The study protocol complied with the standards set out in the Declaration of Helsinki, all participants were volunteers and all experimental procedures were approved by the Local Research Ethics Committee.

Experimental design

All the participants took part in two XCO races separated by one month. The first race was an official competition that was used as reference for run time. The second was a simulated race organized on the same track as the official race.

One week before performing the simulated race, all participants performed a discontinuous incremental protocol on a cycling-ergometer (Lode Excalibur Sport, Groningen, The Netherlands) to assess their maximal oxygen consumption ($\dot{V}O_2\text{max}$), MAP, and ventilatory thresholds. This intermittent incremental protocol has previously been used to determine $\dot{V}O_2\text{max}$ for middle distance runners and to calibrate interval-training protocols

(Billat *et al.*, 2000). It has also been used to avoid overestimating athletes who may have high anaerobic capacities (Riboli *et al.*, 2017).

Expired gases were measured breath-by-breath by a gas analysis system (K5, Cosmed Srl, Rome, Italy). After a 5-min warm-up at 100 W, the power output was increased by 30 W every 2 min. Each stage was followed by a 30-s rest (Washburn and Seals, 1983) $\dot{V}O_{2\max}$ was determined from the four highest $\dot{V}O_2$ values recorded when $\dot{V}O_2$ reached a plateau at the end of the incremental protocol. The $\dot{V}O_2$ plateau was reached when the difference recorded between two consecutive stages was $\leq 150 \text{ ml min}^{-1}$ (Taylor *et al.*, 1955) MAP was defined as the power maintained for more than 1 min at the stage which elicited $\dot{V}O_{2\max}$ (Billat and Koralsztein, 1996). The first ventilatory threshold (VT1) was defined as the time at which an initial departure from linearity in expiratory volume ($\dot{V}E$) was observed, and when a systematic increase in the ventilatory equivalent for O_2 ($\dot{V}E / \dot{V}O_2$) and fraction of expired O_2 (FEO_2) first appeared. The second ventilatory threshold (VT2) was defined based on a secondary increase in $\dot{V}E$ and $\dot{V}E / \dot{V}O_2$, and a marked increase in the ventilatory equivalent for CO_2 ($\dot{V}E / \dot{V}CO_2$) combined with a decrease in the fraction of expired CO_2 ($FECO_2$) (McLellan, 1985). HR was continuously monitored throughout the test using a telemetric heart rate monitor (Garmin, Switzerland) and the HR sensor of the gas analyzer.

Simulated XCO competition

The simulated competition was performed on the same accredited cycling track as the official competition. This track was an outdoor track (length = 5.10 km) with uphill and downhill sections (cumulative altitude difference for the entire trial = 215 m). During the simulated race, after a standardized warm-up, two cyclists of similar performance level (based on national ranking) participated in the same run to mimic competitive conditions. Each run consisted of three laps with 20 a 30-sec rest period between laps, during which blood samples were drawn (Gullstrand, 1994) and participants allowed to drink *ad libitum*. During these periods, cyclists were allowed to remove the mask from the gas analyzer and breathe freely.

Physiological and mechanical assessment during the simulated competition

Gas exchange (K5, Cosmed Srl, Rome, Italy), HR (Garmin, Ltd, Schaffhausen, Switzerland), power output (Rex1 inpower, Rotor, Madrid, Spain) and GPS position (Garmin Edge 520 Ltd, Schaffhausen, Switzerland) were continuously recorded during all runs (recording frequency 1 Hz, except for gas exchange, which was breath-by-breath). To attenuate variability in breath-by-breath $\dot{V}O_2$ related irregular ventilation, and more specifically in this particular exercise due

to vibrations affecting ventilation, breath-by-breath and HR data were processed using a moving average over 10 breaths.

Before the start of the race, between each lap and immediately after the race, fingertip blood samples were collected (~95 mL) from all participants. Capillary blood samples were immediately analyzed for bicarbonate (HCO_3^-), pH (iStat clinical analyzer, Abbott Point of Care, East Windsor, NJ), and blood lactate (Lactate Scout, Senslab, Leipzig, Germany). Power was measured using a Rotor power meter, which is a single-sided power meter measuring power based on output from strain gauges in the left side crank arm. This system was recently compared to a number of portable power meters during road cycling (SRM, Powertap, SRAM Quark, Stages powermeter) and showed a high concurrent validity (standard error estimate : 2W; Bland Altman 95 % Limits of Agreement : + 6 W and Intraclass Correlations : 1.00) (Sanders *et al.*, 2017). The power of the Rotor system was calibrated based on the power of the Lode cycling ergometer. Lap time and overall performance were measured based on GPS values.

Data analysis

Oxygen consumption ($\dot{V}\text{O}_2$) and HR values were expressed as % $\dot{V}\text{O}_{2\text{max}}$ and %HR $_{\text{max}}$, respectively, and divided into three physiological intensity zones. The first zone (Z1) was the physiological region below VT1, the second zone (Z2) corresponded to a region between VT1 and VT2, and the third zone (Z3) was located between VT2 and $\dot{V}\text{O}_{2\text{max}}$. Power output measured during the different laps was expressed in % of MAP and divided into four power zones (Bernard *et al.*, 2009) : P1 below the power corresponding to VT1, P2 between the power corresponding to VT1 and VT2, P3 between the power above VT2 up to MAP, and P4 for the power above MAP. The exercises exerted during P4 were subdivided into five categories based on their duration: 1-5 s, 6-10 s, 11-15 s, 16-20 s, and longer than 20 s. The duration of each time interval, expressed as a percentage of the total time above MAP, and the number of actions for each time interval were reported. Time spent without pedaling was also assessed, it was classed as a fifth power zone named NP.

Statistical analysis

All statistical analyses were performed using a statistical software package (STATISTICA for Windows 10; StatSoft, Inc., Tulsa, OK). All data were expressed as mean \pm SD. The correlations between the time spent in each zone expressed in % $\dot{V}\text{O}_{2\text{max}}$ and expressed in %HR and the correlations between the time spent in each zone expressed in % $\dot{V}\text{O}_{2\text{max}}$ and expressed in %MAP, were calculated using the Pearson correlation coefficient. O_2 consumption and HR

measured prior to the start of the field trial, and the $\dot{V}O_2$, HR, and power output data collected during each of the separate laps were placed in their respective physiological intensity and power zones. Repeated measures ANOVA were performed to test differences between each lap, using the amount of time spent in the physiological and power zones as dependent variables. Repeated ANOVA (period) were performed on lactate, pH, and HCO_3^- values measured before the start of the trial and immediately after each lap. The threshold for statistical significance was set to $p \leq 0.05$. When an effect was observed, the difference between periods was assessed using a Newman-Keuls post-hoc test. When a difference was identified, the effect size was calculated based on Cohen's d (Carson, 2012). The effect was ranked small ($d \geq 0.2$), medium ($d \geq 0.5$), or large ($d \geq 0.8$).

2.4. Results

Race parameters

Whatever the group, no significant difference in performance was found between the simulated race and the official competition (simulated run vs. official race: 64 ± 1.5 vs. 66 ± 2 min). Climatic conditions were comparable for both races, both in terms of average ambient temperature (17 vs. 19 °C) and relative humidity (61 vs. 54 %), and the track was therefore in a similar condition.

Physiological demands

The time spent in each $\dot{V}O_2$ zone during the different laps is presented in **Table 1**. Throughout the run, 29.4 ± 10 % of the time was spent below VT1, 33.6 ± 2.7 % was spent in the second zone, and 37.0 ± 10.9 % of the time participants were above VT2. A significant difference between laps was observed in terms of the time spent in Z1 ($F(2.30) = 17.49$, $p < 0.05$) and in Z3 ($F(2.30) = 11.45$, $p < 0.05$). A moderate increase in time spent in the first zone was recorded between the first and second laps ($d = 0.74$), and between the second and third laps ($d = 0.46$). Overall, a large increase of the time spent in Z1 was observed between the first and the third laps ($d = 1.16$). Simultaneously, a large decrease in time spent in Z3 was observed between the first and third laps ($d = 1.07$). For the time spent in the second zone, differences between laps were not significant ($F(2.30) = 0.41$, $p = 0.66$).

Table 1: Percentage of total time spent in each physiological zone for each lap.

		Z1	Z2	Z3
VO ₂ (%TotalTime)	Lap 1	19.8 ± 15.6*†	31.4 ± 15.6	48.8 ± 15.1*†
	Lap 2	28.7 ± 16.0*‡	36.6 ± 16.5	34.7 ± 15.6 *‡
	Lap 3	39.7 ± 13.8†‡	32.9 ± 17.3	27.4 ± 16.0†‡
HR (%TotalTime)	Lap 1	17.1 ± 8.9	53.2 ± 8.6	29.7 ± 6.2
	Lap 2	12.9 ± 11.1	52.5 ± 9.3	34.6 ± 5.7
	Lap 3	15.4 ± 8.4	50.3 ± 12.1	34.2 ± 9.3

Data are presented as mean ± standard deviation, with results of ANOVA comparisons (* significant difference between Lap1 and Lap2; † between Lap1 and Lap3; ‡ between Lap2 and Lap3).

Heart rate

The time spent in each HR zone for the different laps is presented in **Table 1**. Over the whole run, 15.1 ± 2.1 % of the time was spent at a HR corresponding to the zone below VT1, 52.1 ± 1.5 % of the time was spent in the second zone, and 32.8 ± 2.7 % of the time was spent at a HR above that recorded for VT2. No significant difference between laps was observed for the different zones (Z1: F(2.30) = 1.13, p = 0.34; Z2: F(2.30) = 0.03, p = 0.96; and Z3: F(2.30) = 1.02, p = 0.38).

Power output

The time spent in each power output zone for the different laps is presented in **Table 2**. Throughout the run, participants spent 19.2 ± 5.0 % of the time at NP, 30.6 ± 9.4 % at P1, 12.6 ± 5.0 % at P2, 9.4 ± 4.6 % at P3 and 28.2 ± 8.1 % at P4. A significant difference between laps was observed only for time spent in the P4 zone (F(2.30) = 3.67, p = 0.03), with a measurable decrease between the first and second laps (d = 0.62), and a smaller decrease between the second and third lap (d = 0.41). As a result, a large effect was found between the first and third laps (d = 1.00). For the time spent in the other zones, differences between laps were not significant (NP: F(2.30) = 0.16, p=0.85; P1: F(2.30) = 1.61, p = 0.21; P2: F(2.30) = 0.30, p = 0.74; P3: F(2.30) = 0.09, p = 0.92). However, it should be noted that the average time spent in P1 increased with each lap, and concomitantly, the time spent in P4 decreased; times for NP, P2 and P3 remained stable across all laps.

Table 2: Percentage of total time spent in each power output zone for each lap.

		NP	P1	P2	P3	P4
Power (%TotalTime)	Lap 1	18.8 ± 4.3	27.0 ± 8.1	11.9 ± 4.9	9.5 ± 5.1	32.8 ± 8.2*†
	Lap 2	18.9 ± 4.6	31.2 ± 9.8	12.3 ± 5.2	9.7 ± 4.3	27.9 ± 7.9*†
	Lap 3	19.8 ± 6.0	33.5 ± 10.2	13.6 ± 5.0	9.1 ± 4.5	24.0 ± 8.2†‡

Data are presented as mean ± standard deviation, with results of ANOVA comparisons (* significant difference between Lap1 and Lap2; † between Lap1 and Lap3; ‡ between Lap2 and Lap3).

For the P4 zone, a significant effect was observed on the percentage of total time spent in the different 5-sec durations over which the exercise exerted exceeded MAP ($F(4.180) = 24.24$, $p < 0.05$). The time spent above MAP most frequently lasted 5-10 sec as compared to other maintenance durations (i.e., 1-5 s, 11-15 s, 16-20 sec and more than 20 sec $d = 1.28$; $d = 1.23$, $d = 1.57$, $d = 2.07$, respectively) (**Figure 1A**). A significant effect was also observed for the number of actions performed in P4 ($F(4.180) = 24.24$, $p < 0.05$). The number of exercises in the 1-5 sec time category ($n = 22.1$, representing almost 50 % of exercises in P4) was significantly higher than each of the other four categories ($d = 2.48$, $d = 3.71$, $d = 4.91$, $d = 5.51$, respectively) (**Figure 1B**).

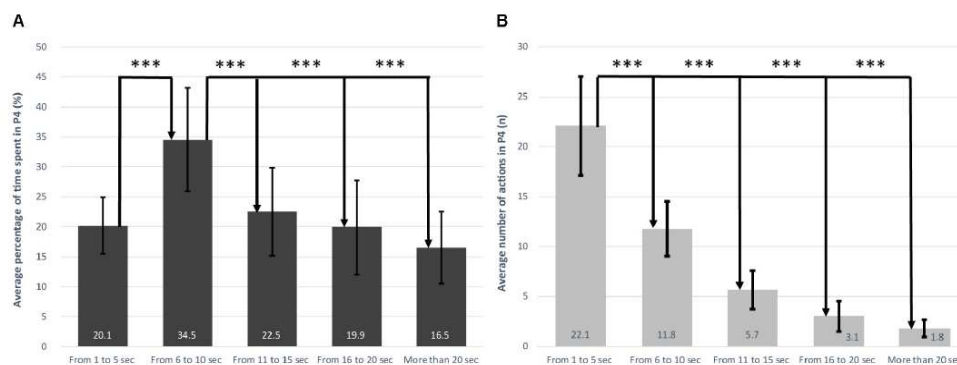


Figure 1: (A) Percentage of time spent in P4 by 5 sec segments. (B) Number of actions in P4 by 5 sec segments. When a difference between laps was significant, Cohen's d was calculated (* $d \geq 0.2$, ** $d \geq 0.5$, *** $d \geq 0.8$).

Blood analysis

Mean lactate concentration in pre-exercise was $1.9 \pm 0.5 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ and over the whole run the mean lactate value was 6.5 ± 0.9 . A significant difference was observed in lactate values between laps ($F(3.45) = 85.41$, $p < 0.05$), with a decrease between the end of the first lap and the end of the third lap ($d = 1.21$) (**Figure 2A**).

Mean pre-exercise pH and HCO_3^- were 7.4 ± 0.0 and $22.7 \pm 1.7 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$, respectively. Over the whole run, the mean pH and HCO_3^- were 7.3 ± 0.0 and $14.7 \pm 1.6 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$, respectively. A significant effect of period was observed for blood pH and HCO_3^- ($F(3.45) = 66.1$, $p < 0.05$; $F(3.45) = 69.32$, $p < 0.05$, respectively), with a large and significant

decrease between pre-exercise levels and levels measured at the end of the first lap (pH: $d = 5.79$; HCO_3^- : $d = 5.76$). An increase was also observed between the end of the first lap and the end of the second lap (pH: $d = 1.55$; HCO_3^- : $d = 1.15$). In addition, for HCO_3^- a further increase was observed between the second and third laps ($d = 1.19$) (**Figures 2B,C**).

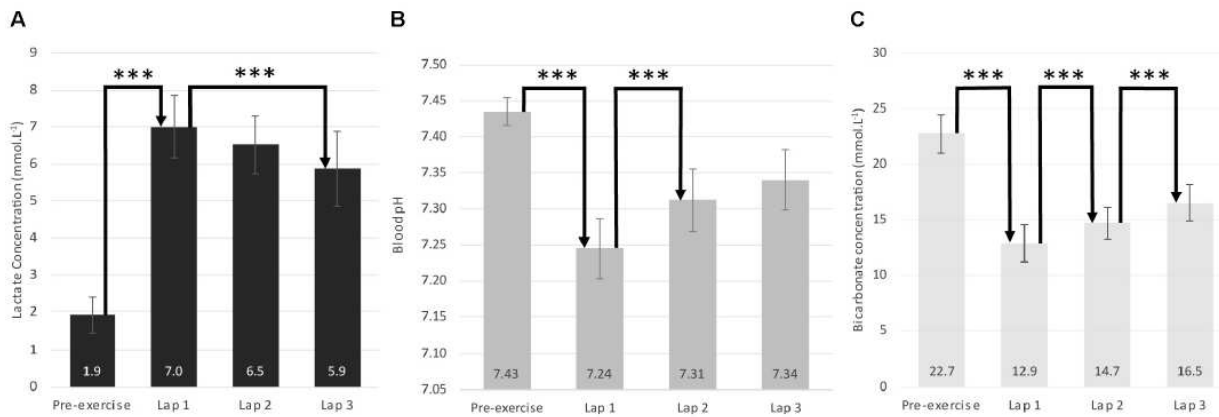


Figure 2: Pre-exercise and post-lap blood analyses. **(A)** Lactate concentration. **(B)** Blood pH **(C)** Bicarbonate concentration. When a difference between laps was significant, Cohen's d was calculated (* $d \geq 0.2$, ** $d \geq 0.5$, *** $d \geq 0.8$).

Correlations between physiological and mechanical analysis of the XCO race.

No significant correlations were found between the time spent in intensity zones expressed as $\% \dot{V}O_2\text{max}$ and intensity zones expressed either as $\%HR\text{max}$ ($r = -0.01$) or $\%MAP$ ($r = -0.02$). To determine the relative interest of each analysis, the evolution of $\dot{V}O_2$ and Power were represented as a function of GPS position and intensity zones (**Figures 3A,B**, respectively).

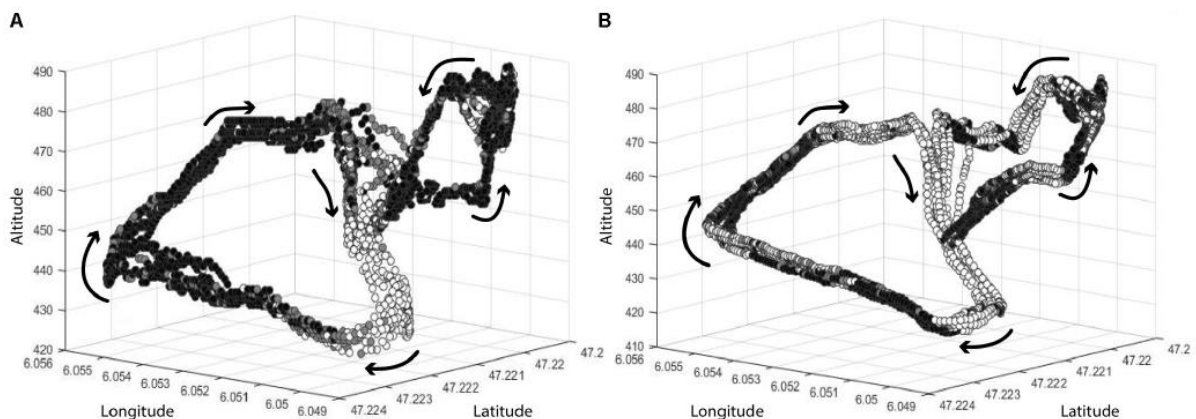


Figure 3: **(A)** $\dot{V}O_2$ zones as a function of GPS position. **(B)** Power zones as a function of GPS position (White dots correspond to Z1 or NP+P1; grey dots correspond to Z2 or P2; black dots correspond to Z3 or P3+P4).

2.5. Discussion

The aim of this study was to describe the physiological and mechanical characteristics of the current mountain bike XCO race and to analyze the dynamics of these parameters between laps.

The main findings were as follows:

- During a mountain biking XCO race, a significant part of the race is performed above the second ventilatory threshold or even beyond MAP, indicating a high level of solicitation of both aerobic and anaerobic metabolic pathways; furthermore, the respective contributions of these pathways vary between laps.
- Periods spent beyond MAP tend to be short bursts, oscillating mainly between 5 and 10 s, suggesting that mountain biking has a similar acyclical profile to intermittent team sports such as soccer or basketball (Reilly *et al.*, 2000; Cormery *et al.*, 2007).
- Classical field parameters such as %HR or %MAP do not correlate with the physiological demands expressed as % $\dot{V}O_2$ max, which might thus be the best parameter to monitor the physiological demands of mountain bike XCO.

Classically, the physiological demands of cycling events in field studies are assessed based on HR recordings (Lucía *et al.*, 1999; Palmer *et al.*, 1999; Padilla *et al.*, 2000; Impellizzeri *et al.*, 2002) and/or power output (Hansen *et al.*, 1999; Smith *et al.*, 2001; Stapelfeldt *et al.*, 2004; Macdermid and Stannard, 2012), since power output is a direct indicator of mechanical performance (Coyle *et al.*, 1991). The HR values recorded in this study were very similar to those recorded in previous studies analyzing the old XCO format (Stapelfeldt *et al.*, 2004; Impellizzeri and Marcora, 2007). For example, Impellizzeri *et al.* (Impellizzeri *et al.*, 2002) reported that 18 % of the time was spent in a HR zone under VT1, 52 % was spent between VT1 and VT2, and 30 % was spent above VT2, a split which is very close to our findings (**Table 1**). Thus, based on HR data, our results indicated that the current XCO format is not significantly different from the old one. However, the distribution of power output values recorded in our study were slightly different from those presented in previous studies, one possible explanation could be related to the fact that the XCO race duration was shortened in 2007. For example, Stapelfeldt *et al.* (Stapelfeldt *et al.*, 2004) reported that 39 ± 6 % of race time was spent in P1, 19 ± 6 % was spent in P2, 20 ± 3 % of race time was spent in P3, and 22 ± 6 % was spent in P4. The increased time spent in P1 observed in the modern format could be related to the need to recover between the explosive actions performed in P4. This observation highlights the altered dynamics of the exercise in modern format, characterized by shorter durations and more technical sections.

A novelty of this study was that we measured $\dot{V}O_2$ throughout the race and between laps. This monitoring approach revealed that the time spent in different physiological zones based

on $\dot{V}O_2$ values did not correlate with either HR or power output. This difference could be related to the fact that $\dot{V}O_2$ data reflect high-intensity bouts and the recovery periods between these bouts, whereas power reflects power output recorded in the crank arm. In XCO races, technical parts of the race require driving that involves significant upper limb solicitation. This exercise is not represented in measurements of power. This result reveals the difficulty in technical sports of relating power output to physiological demands, and thus of describing activity constraints only based on mechanical data provided by cycling parts. In **Figure 3**, which shows a 3D representation of both $\dot{V}O_2$ and power data, in the upper parts of the track, specifically at the end of the climbs and at the beginning of the descending portions, it can be noted that the $\dot{V}O_2$ remains in high intensity domains. This result contrasts with the power measurements. During these recovery periods, power data provide little or no information. The lack of correlation between HR and $\dot{V}O_2$ has previously been reported in intermittent sports (Bangsbo *et al.*, 2007). In the XCO context, the use of HR values is even more limited due to the presence of static, eccentric and concentric phases (Dean, 1988; Arimoto *et al.*, 2005). Moreover, our participants were allowed to drink only between laps during the 30-s rest, thus they may have become dehydrated during the race, a condition which would affect HR drift and increase the difference between $\dot{V}O_2$ and HR data (Coyle, 1998). Finally, HR could also be affected by the mental load (Blitz *et al.*, 1970), which is particularly prominent during the technical parts of the race and when the risk of falling is high. When expressed in % $\dot{V}O_{2max}$, our values indicate that both anaerobic and aerobic contributions are solicited during an XCO race, with more than 70 % of race time spent above VT1, and a mean intensity of 87 % $\dot{V}O_{2max}$. Moreover, an increase in blood lactate (to 6.5 mmol·l⁻¹) and a decrease in pH values (to 7.29) reflected the extent to which anaerobic metabolism was solicited. Our results also clearly demonstrate the intermittent nature of the XCO race format, with significant use of very short-lived exercises, and a significant proportion of time spent delivering little or very low power (NP). This race dynamic was illustrated in the P4 period by the large number of actions performed during the 1-5 sec duration zone (n = 22.1 on average) and by the time spent in the 5-10 sec period (34.5 ± 8.6 % P4 total time), suggesting that most of the actions performed in P4 last less than 10 s. These phases often involve static and eccentric contractions of upper body muscles and are associated with an attentional workload that could accelerate the onset of fatigue (Mehta and Agnew, 2012). For example, during technical downhill phases (with a steep slope and frequent roots or rocks), athletes do not pedal, but their muscles are solicited for shock absorption and to maintain balance.

Another novel approach used in the present study was the analysis and comparison of data from each individual lap of the simulated race. Recent studies indicated that during the

current XCO format cyclists adopt a fast-starting pacing strategy followed by positive pacing (Granier *et al.*, 2018; Viana *et al.*, 2018a). Metabolic data recorded in our study corroborate these observations, since during the first lap a larger proportion of the time was spent at high intensity levels (P4 and Z3) compared to during laps 2 and 3. The first lap was also associated with a significant decrease in blood pH and HCO_3^- and a significant increase in blood lactate compared to pre-exercise levels. Blood lactate, pH, and HCO_3^- tended to return toward pre-exercise levels following laps 2 and 3, but still remained significantly different to pre-exercise values. These observations reflect high solicitation of the anaerobic pathway in the first lap and a gradual return to a more aerobic exercise regimen during subsequent laps. This result could be explained by the mass-start in the XCO race format, as described by some previous studies (Impellizzeri and Marcora, 2007; Macdermid and Stannard, 2012), which requires athletes to position themselves ahead of the race to avoid being slowed or hindered by other cyclists when they find themselves on the narrow path or in technical sections of the track. Due to technical constraints, in our study, each run was conducted with only two cyclists on the track at the same time to mimic competitive conditions and the motivational environment of a race, but our results nevertheless agree with pacing analysis reported during a real race (Granier *et al.*, 2018).

The results reported in this study have some practical applications for coaches, athletes or scientists who wish to develop and optimize training programs. For example, a weekly training program should combine high- and low-intensity aerobic sessions, as well as including sessions to improve repeat sprint ability (RSA) and high-intensity intermittent endurance. Bishop *et al.* (Bishop *et al.*, 2011), in their narrative review of RSA training, recommend two training approaches: i) specific training to perform repeated sprints, and resistance training; ii) working on the limiting factors for RSA (metabolic factors such as oxidative capacity, recovery, and H^+ buffering; and neural factors like muscle activation and recruitment strategies). For XCO cyclists, a typical training week could include 2-3 high-intensity intermittent training sessions incorporating numerous jumps, climbs and descents to mimic the demands of the race. Due to the high solicitation of the upper limbs during these technical portions of the race, specific work should be included to reinforce these muscle groups. For this type of exercise, mountain riders can focus on resistance training. These practical recommendations are supported by the results reported by Edge *et al.* (Edge *et al.*, 2006) or Hill-Haas *et al.* (Hill-Haas *et al.*, 2007), indicating significant improvements in RSA performance after a training program composed of six leg exercise for 2-5 sets at 15-20 RM three days per week over 5 weeks. Thus, specific muscle building activity while maintaining a favorable power-weight ratio could be recommended for XCO athletes.

Conclusion

Our results indicate that the current XCO format represents an acyclical and intermittent sport which differs from classical cycling events and is closer to some high-intensity team sports. The relevance of $\dot{V}O_2$ values, compared to HR and power output values, when monitoring XCO performance is highlighted. Some results from this study may have direct implications for training strategies, such as the identification of typical bursts above MAP and the potential lack of relevance of powermeters to monitor performance. Further studies will be needed to better understand the metabolic mechanisms and muscular fatigue associated with this sport, as well as the extent of muscle damage induced by eccentric exercise, or the impact of mental workload on XCO performance. Finally, the results from this study emphasize the need for relevant training strategies to optimize performance and recovery.

2.6. Points clés à retenir

- **Nos résultats montrent que le format actuel des courses de VTT XCO – sport acyclique et intermittent – diffère des événements classiques en cyclisme et se rapproche davantage de certains sports collectifs.**
- **La pertinence des valeurs de $\dot{V}O_2$ par rapport à celles de fréquence cardiaque et de puissance est soulignée par leur comparaison à la performance en VTT XCO.**
- **Certains résultats présentent des applications directes en termes de stratégies d'entraînement, telles que l'identification de pics typiques au-dessus de PMA et le manque d'adéquation potentielle des capteurs de puissance pour relever la performance.**
- **D'autres études seront nécessaires pour améliorer notre compréhension des mécanismes métaboliques et de la fatigue musculaire associés à ce sport ainsi que l'ampleur des microlésions musculaires induites par un exercice excentrique sur la performance de XCO.**

3. ÉTUDE 2 : INDICES PHYSIOLOGIQUES ET MECANIQUES AU SERVICE DU NOUVEAU FORMAT OLYMPIQUE DE LA PERFORMANCE EN VELO TOUT TERRAIN

International Journal of Sports Physiology and Performance



Physiological and mechanical indices serving the new XCO mountain bike performance

3.1. Résumé

Objectifs : Identifier des indices pertinents (physiologiques, mécaniques et neuromusculaires) visant à améliorer l'évaluation d'athlètes élités participant à des courses de vélo tout terrain dans le format moderne olympique (VTT XCO).

Méthodes : Au regard de l'évolution du format des courses de VTT XCO au cours de la dernière décennie, le présent protocole de test a comporté une batterie de tests complémentaires sur ergocycle en laboratoire avec des tests de $\dot{V}O_2\text{max}$, de Force-Vitesse et de multi-sprints courts. Un groupe de 33 cyclistes élités de VTT XCO ont réalisé l'ensemble du protocole de tests et terminé au moins 5 compétitions internationales.

Résultats : De très fortes corrélations ont été trouvées entre les performances de VTT XCO et la puissance maximale aérobie (PMA) ($r = 0,78$; $p < 0,05$), la puissance au second seuil ventilatoire (Pvt2) ($r = 0,83$; $p < 0,05$), la force maximale de pédalage ($r = 0,77$; $p < 0,05$) et la puissance maximale développée au 6^{ème} sprint (Pmax6) ($r = 0,87$; $p < 0,05$) du test multi-sprints courts. Un modèle de régression multiple a conduit à une prédiction à 89,2 % de la performance normalisée de VTT XCO ($F(3, 29) = 89,507$; $r = 0,95$; $p < 0,001$) par Pmax6 ($\beta = 0,602$; $p < 0,001$), la fréquence maximale de pédalage ($\beta = 0,309$; $p < 0,001$) et la puissance maximale aérobie relative ($\beta = 0,329$; $p < 0,001$).

Discussion : Confortant nos attentes, la performance actuelle de VTT XCO est fortement corrélée à des séries de paramètres physiologiques et mécaniques reflétant le haut niveau de sollicitation acyclique et de sollicitation intermittente des voies aérobie et anaérobie ainsi que des qualités requises de force et de vitesse maximales.

Conclusion : La combinaison des caractéristiques physiologiques, mécaniques et neuromusculaires peut ainsi améliorer la prédiction des performances de cyclistes élités XCO. Il semblerait intéressant d'évaluer la capacité à répéter des exercices intenses et brefs avec de courtes phases de récupération.

Keywords

Elite cyclist, Olympic race, intermittent exercise, force, anaerobic

Glossary

FEO₂: Expired oxygen fraction

FECO₂: Expired fraction carbon dioxide

F_{max}: Maximal force

MAP: Maximal aerobic power

P_{max}: Maximal power

Pvt1: Power output corresponding to VT1

Pvt2: Power output corresponding to VT2

VE: Expiratory volume

VE / VO₂: Ventilatory equivalent for oxygen

VE / VCO₂: Ventilatory equivalent for carbon dioxide

V_{max}: Maximal pedaling rate

VO_{2max}: Maximal oxygen consumption

VT1 & VT2: First and second ventilatory thresholds

XCO: Olympic mountain bike

3.2. Introduction

Cross-country mountain biking was recognized as an Olympic sport in 1996, but the discipline has significantly changed during the last decade. In particular, in 2007 the race duration was reduced from 2h30 to 1h30 while increasing the technical track constraints. To date, current International Cyclist Union (UCI) rules require XCO events to feature a race time of around 1h30 –1h45, with a lap of 4–6 km, and a variety of irregularities, including forest-style tracks, gravel paths, numerous jumps, climbs and descents.

In previous laboratory studies focusing on the physiological factors of performance in the former XCO format, maximal aerobic consumption (VO_{2max}) and aerobic power output (MAP) were reported as moderately to strongly correlated with the competitive performance ($r = 0.6-0.9$). However, as only 20 to 40 % of the variance in performance is reported to be explained by aerobic parameters, much of it remains unexplained (Impellizzeri, 2005; Gregory

et al., 2007; Prins *et al.*, 2007; Bejder *et al.*, 2019). More recently, Inoue *et al.* (Inoue *et al.*, 2012) examined the correlation between the XCO race time and the anaerobic power assessed by a Wingate test and concluded that anaerobic power is also an important factor of performance in XCO competition ($r = -0.79$). Thus, optimizing performance in the new XCO format requires to identify more specifically the major factors of the performance and to develop specific laboratory tests for the modern XCO format based on the actual field conditions.

Recent studies in an ecological context (Granier *et al.*, 2018; Hays *et al.*, 2018) have indicated that the new XCO race format represents an acyclical and intermittent sport markedly different from classical cycling events, being closer to some high-intensity team sports such as soccer (Bangsbo *et al.*, 2007). Furthermore, these studies have highlighted several major implications within an evaluation and a training framework. For example, Hays *et al.* (Hays *et al.*, 2018) have emphasized the difficulties in this technical sport to relate the power output to the classical physiological demand assessment, and the lack of significant correlation between the time spent in intensity zones expressed as percentage of $\dot{V}O_2\text{max}$ and those expressed as percentage of power output. As previously reported for intermittent sports, this may be attributed to the involvement of isometric, eccentric and concentric muscle actions that are known to differ in their physiological cost.

Furthermore, limited data are available concerning elite XCO cyclists (Granier *et al.*, 2018; Hays *et al.*, 2018; Bejder *et al.*, 2019). To provide coaches and elite XCO riders with appropriate guidelines, it is therefore necessary to identify a battery of complementary tests more relevant for them. The present study examined in a homogeneous group of such athletes the relationships between the XCO performance and physiological or mechanical parameters recorded in a laboratory test protocol adapted to the anaerobic and intermittent characteristics of the race. It was expected that the present format of the XCO mountain bike races would rely on an increased contribution of the anaerobic power as compared to the previous race format.

3.3. Material and methods

Participants

A group of 33 male elite XCO riders took part in the experimental protocol and completed at least 5 international competitions (**Table 1**). All participants trained from 12 to 16 hours per week. The present study conformed to the standards set by the Declaration of Helsinki, and all procedures were approved by the University Research Ethics Committee.

Table 1: Group mean and standard deviation of the morphometric and maximal testing performance and physiological values of the cyclists.

	Age (yrs)	Weight (kg)	Height (cm)	$\dot{V}O_{2max}$ (ml.min ⁻¹ .kg ⁻¹)	MAP (W)	Power at VT1 (W)	Power at VT2 (W)	MAP / body weight (W.kg ⁻¹)	F _{max} (N)	V _{max} (rpm)	P _{max} (W)	P _{max} / body weight (W.kg ⁻¹)
Mean	21.3	65.4	177.2	64.2	377.4	272.9	340.2	5.76	902.7	232.9	994.4	15.87
standard deviation	3.8	4.6	5.7	7.4	43.7	36.7	44.5	0.69	91.2	16.9	151.0	1.77

Abbreviations: F_{max}, maximal force; MAP, maximal aerobic power output; P_{max}, maximal power; V_{max}, maximal pedaling rate; $\dot{V}O_{2max}$, maximal aerobic consumption; VT1, first ventilation threshold; VT2, second ventilation threshold.

Experimental Design

During the month preceding the start of the official competitive season, all participants performed three tests within two days in the following order: A maximal aerobic power test, a Force-Velocity test and a multi-short-sprint test. All tests were performed using an electronically braked cycle ergometer (Excalibur Sport; Lode, Groningen, The Netherlands). Vertical and horizontal positions of the saddle, handlebar height as well as stem and crank lengths were set to match participant racing posture.

Maximal aerobic power protocol

The participants performed a discontinuous incremental protocol to assess $\dot{V}O_{2max}$, maximal aerobic power and ventilatory thresholds (Hays *et al.*, 2018). The test began with a warm-up lasting for 5 min at 100 W, after which the power output was increased by 30 watts every 2 min. Each stage was followed by a 30-second rest in order to obtain a capillary blood sample from a finger for the lactate concentration assessment (Biosen 5130, EKF, Barleben, Germany) (Nicolò *et al.*, 2014b). Expired gases were measured breath-by-breath by a gas analysis system (K5, Cosmed Srl, Rome, Italy). $\dot{V}O_{2max}$ was determined from the 4 highest $\dot{V}O_2$ values recorded when $\dot{V}O_2$ reached a plateau at the end of the protocol. MAP was defined as the power maintained for more than 1 minute at the stage which elicited $\dot{V}O_{2max}$. The first ventilation threshold (VT1) was defined as the time point which corresponded with an initial departure from linearity in $\dot{V}E$, the onset of a systematic rise in the ventilatory equivalent for O₂ ($\dot{V}E / \dot{V}O_2$) and fraction of expired O₂ (FEO₂) and was expressed as % $\dot{V}O_{2max}$. The second ventilation threshold (VT2) was defined by a secondary rise in $\dot{V}E$ and $\dot{V}E / \dot{V}O_2$, a marked increase in the ventilatory equivalent for CO₂ ($\dot{V}E / \dot{V}CO_2$) and a decreased fraction of expired CO₂ (FECO₂) (McLellan, 1985). The power values corresponding to VT1 and VT2 were recorded (Pvt1 and Pvt2, respectively).

Force-Velocity protocol

The test was preceded by a standardized 20-minute warm-up regularly used by the French cycling teams during competitive events. The warm-up consisted in 5 minutes at 100-150 W, followed by 4 short accelerations at 85 % of MAP during 30 seconds with 1 minute of intermediate recovery, and by two sprints of 3-4 seconds against friction loads set at 0.25 and 0.75 N.kg⁻¹ of body mass separated by 4 minutes of passive recovery. This was followed by 3 maximal cycling sprints of 6 seconds duration with 5 minutes of intermediate recovery according to the Force–Velocity protocol of Arzac *et al.* (Arzac *et al.*, 1996). Each sprint was performed against a specific resistance applied to the flywheel in a randomized order. The corresponding resistive forces were set at 0, 0.5, and 1 N / body mass to allow participants to attain a large range of pedaling rates over the 3 bouts. Maximal pedaling rate (V_{max}) and maximal force (F_{max}) were respectively obtained from the intercepts of the force-velocity curve with the velocity and the force axes. Maximal power (P_{max}) was identified as the apex of the power-velocity relationship.

Multi-short-sprint test protocol

This test was preceded by the same warm-up than in the force-velocity protocol. Based on the actual intermittent racing conditions (Hays *et al.*, 2018), the test consisted of 6 isokinetic sprints of 10 seconds separated by 20 seconds of active recovery at 80 % of P_{vt1} . These short sprint and recovery durations were preferred to the 30 / 30 seconds of the multi-Wingate test previously used by Inoue *et al.* (Inoue *et al.*, 2012). The isokinetic mode aimed at focusing on the power output at the optimal cycling velocity. Each test was thus performed at the optimal velocity calculated from the force-velocity test. Optimal pedaling rate was the pedaling rate at which P_{max} occurred. For each sprint, mean power and maximum power (P_{max}) were recorded.

XCO mountain bike performance

Riders had to achieve at least 5 international XCO races during the 6 months of the competing season. Laboratory tests were carried out 1 to 4 weeks before the first race of the season. The best 5 results were considered if the rider had performed more than 5 races. Depending on the race ranking of each participant and on the race level, points were awarded for each race in accordance with the rules of the French cycling federation. For instance, if a rider finished 18th in a race at 250 pts (race points may vary from 70 to 400), he was awarded 164 pts whereas if he finished 48th he got 122 pts. A mean individual score was then calculated and used to rank the competitors from 1 to 33.

Data analyses

In order to calculate the relative individual values, P_{\max} , F_{\max} and MAP were divided by the subject's body mass (Dorel *et al.*, 2005). For the multi-short-sprint test protocol, the analyses concentrated on the maximal power. The relative differences between $P_{\max 1}$ and $P_{\max 6}$ (ΔP_{\max}) was expressed as the percentage loss from the 1st sprint values. The XCO race performance was normalized using a logarithmic transformation (Keene, 1995). The normality was verified by a Shapiro-Wilk test ($W = 0.90$, $P > 0.05$). All data were expressed as mean \pm standard deviation. Pearson correlation coefficient matrix was calculated to investigate the relationship between the normalized XCO performance and all physiological and mechanical variables. The magnitude of significant correlations was quantified using the thresholds recommended by Batterham and Hopkins (Batterham and Hopkins, 2006), that is, 0.1, 0.3, 0.5, 0.7 and 0.9 for small, moderate, large, very large and extremely large correlations, respectively. A forward stepwise multiple regression analysis was performed with all physiological and mechanical variables as dependent variables and the normalized XCO performance as the independent variable in order to test the respective correlation of each variable independently from the others. For each association, the weighted β coefficient was extracted, and 95 % confidence intervals were calculated for β values. The Cohen's scale of magnitude was used to quantify the magnitude of interactions (large interaction for $\beta > 0.8$ or $\beta < -0.8$, moderate interaction for β between 0.5 and 0.79 or between -0.5 and -0.79, small interaction for β between 0.2 and 0.49 or between -0.2 and -0.49, trivial interaction for β between -0.19 and 0.19).

3.4. Results

Relationship between the XCO performance and the subject's characteristics

No significant correlation was found, including the body mass ($r = -0.09$; $p = 0.82$).

Relationship between the XCO performance and the Maximal aerobic power test values

The group averaged values of $\dot{V}O_{2\max}$, MAP (absolute and relative), Pvt1 and Pvt2 were respectively : 64.3 (7.4) $\text{ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$, 377.4 (43.6) W and 5.8 (0.7) $\text{W}\cdot\text{kg}^{-1}$, 272.8 (36.6) and 340.1 (44.4) W. Very large to extremely large correlations were found between the normalized XCO performance and the MAP / body mass ($r = 0.73$; $p < 0.05$), MAP ($r = 0.78$; $p < 0.05$) and Pvt2 ($r = 0.83$; $p < 0.05$) (**Figure 1**). A large positive correlation was found with Pvt1 ($r = 0.65$; $p < 0.05$) and a moderate one with $\dot{V}O_{2\max}$ ($r = 0.51$; $p = 0.002$).

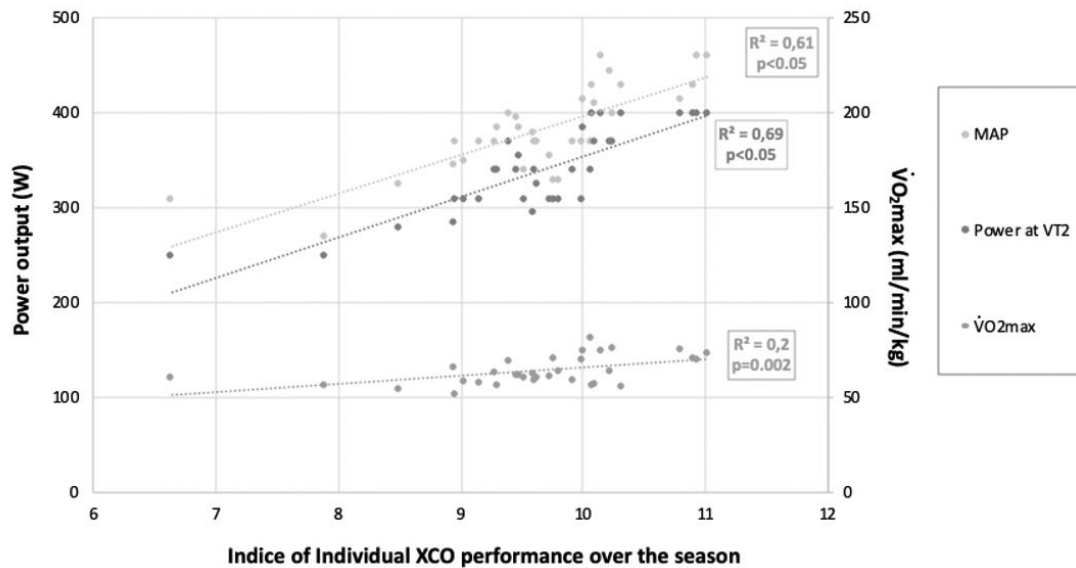


Figure 1: Correlations between the XCO competitive performance over the season and aerobic parameters. MAP indicates maximal aerobic power output; $\dot{V}O_2\max$, maximal aerobic consumption; VT2, second ventilation threshold; XCO, Cross-Country Olympic.

Relationships between the XCO performance and the multi-short-sprint test mechanical values

The group averaged values of $P_{\max 1}$, $P_{\max 6}$, were respectively: 993.8 (154.3) W, 684.7 (89.2) W, respectively. A very large correlation was found between the normalized XCO performance and $P_{\max 6}$ ($r = 0.87$; $p < .05$) (**Figure 2A**). A moderate positive correlation was found with $P_{\max 1}$ ($r = 0.41$; $p = 0.05$). The mean relative decreases in P_{\max} (ΔP_{\max}) from the first to the sixth sprint was: 30.0 % (12.4 %). ΔP_{\max} was not significantly correlated to the XCO performance ($r = -0.564$; $p = 0.38$) (**Figure 2B**).

Relationships between the XCO performance and the Force-Velocity mechanical values

The group mean values of F_{\max} , V_{\max} , P_{\max} , $F_{\max} / \text{body weight}$ and $P_{\max} / \text{body weight}$ were respectively: 902.7 (91.2) N·m, 232.9 (16.9) rpm, 994.4 (151) W, 14.2 (1.4) N·m·kg⁻¹ and 15.9 (1.78) W·kg⁻¹. A very large positive correlation was found between the XCO performance and F_{\max} ($r = 0.77$; $p < .05$) (**Figure 2C**). Moderate positive correlations were found with V_{\max} ($r = 0.45$; $p = 0.008$) and P_{\max} ($r = 0.40$; $p < 0.05$).

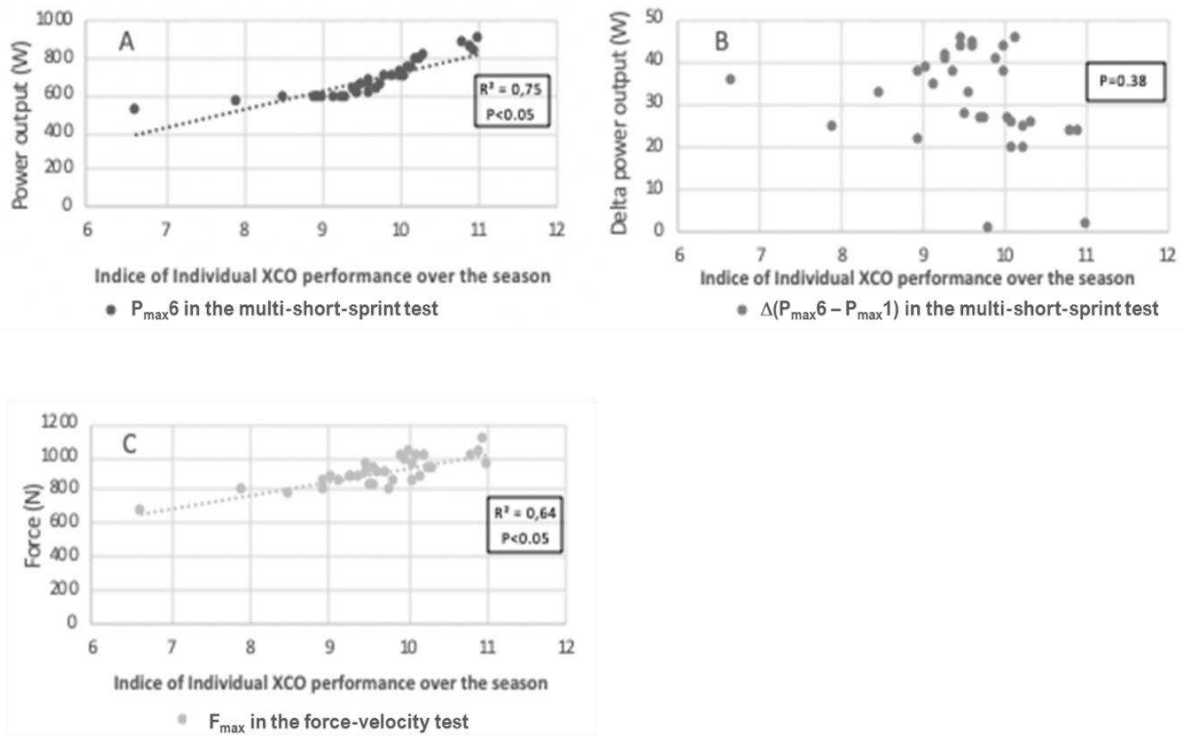


Figure 2: Correlations between the XCO competitive performance over the season and mechanical parameters: **(A)** P_{max} in the sixth sprint of the multi-short-sprint test, **(B)** The change in P_{max} performance between the first and the sixth sprint, and **(C)** F_{max} in the Force-Velocity test. F_{max} indicates maximal force; P_{max} , maximal power; XCO, Cross-Country Olympic.

The multiple regression model with 3 iterations revealed that the normalized XCO performance can be predicted at 89.2 % ($F_{(3, 29)} = 89.507$; $r = .95$; $P < 0.001$; adjusted $r^2 = 0.892$) as follows:

$$\log \text{perf prediction} = 0.232 + 0.005 \times P_{max6} + 0.016 \times V_{max} + \text{MAP} / \text{body mass} \times 0.368,$$

with a moderate interaction with P_{max6} ($\beta = 0.602$; $p < 0.001$) and small interactions with V_{max} ($\beta = 0.309$; $p < .001$) and relative MAP ($\beta = 0.329$; $p < 0.001$).

The model prediction increased from 75 % with the sole P_{max6} to 82 % when adding V_{max} and 89.2 % with relative MAP. **Figure 3** illustrates the significant prediction of the normalized XCO performance by the model.

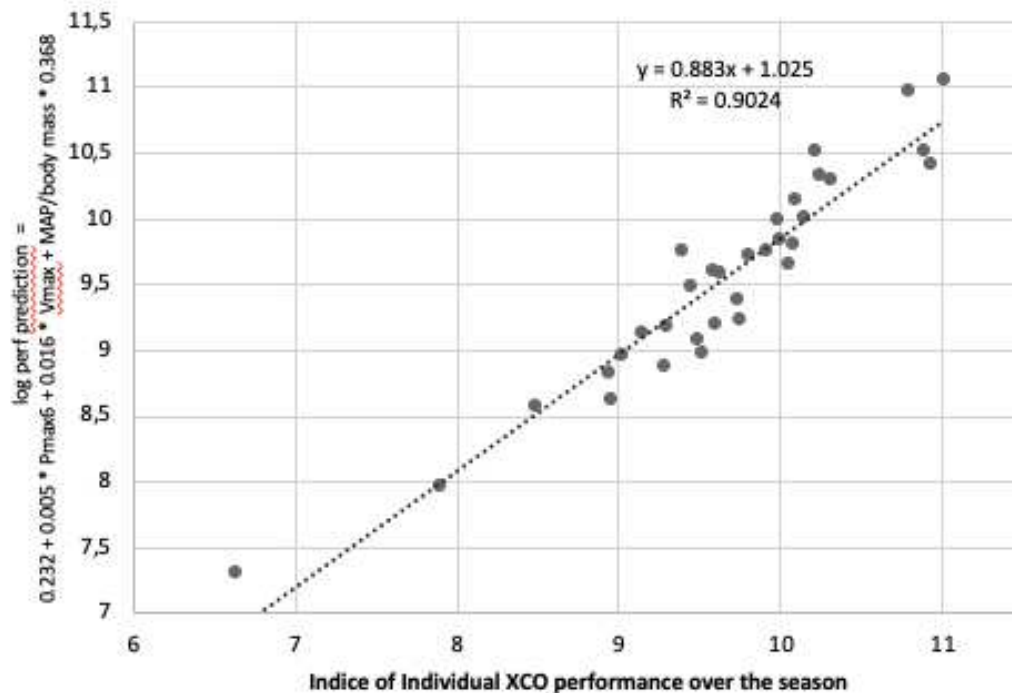


Figure 3: Correlation between the logarithmic transformation of the XCO race performance and the prediction of the multiple regression model with 3 iterations. MAP indicates maximal aerobic power output; P_{max} , maximal power; V_{max} , maximal pedaling rate; XCO, Cross-Country Olympic.

3.5. Discussion

The aim of this study was to determine the most relevant physiological and mechanical factors that could be used to improve laboratory evaluation of elite riders competing in the new format of XCO mountain bike races. To the best of our knowledge, this is the first study to relate physiological and mechanical parameters obtained in standardized laboratory testing conditions to the XCO performance of elite riders during the competitive season. Confirming our expectations, the new format of the XCO performance was highly correlated not only with several physiological parameters, but also with mechanical ones. Reflecting the high level of solicitation of both aerobic and anaerobic metabolic pathways and emphasizing the need for including strength indices, the normalized XCO performance was significantly predicted at 89.2 % by a model including P_{max6} , V_{max} and MAP / body mass.

Supporting the high level of aerobic solicitation, the present results revealed a very large correlation ($r = .78$) between XCO race performance and MAP. As elite riders are reported to spend 26 % (5 %) of the race time above MAP (Granier *et al.*, 2018), MAP may be considered as an important variable that sets the upper limit of such performance. However, it is noteworthy that the present correlation was lower than the ones previously reported ($r = .86$ and $r = .89$) for the former XCO racing profile, when the racing time averaged 2 hours and 30 minutes (Baron,

2001; Impellizzeri *et al.*, 2002) with 58 % of the race spent at power outputs lower than the anaerobic threshold (Stapelheldt *et al.*, 2004). It is suggested that the shorter duration and the increased technical constraints of the current race format have attenuated the major contribution of MAP. Once divided by body mass, however, MAP was still found to increase the XCO performance prediction by P_{\max} 6 and V_{\max} by 7 %.

When competing in the current XCO format, our former study (Hays *et al.*, 2018) revealed that if 25 % of the race was performed above MAP, 37 % was spent above VT2. This anaerobic contribution varied between laps, with a very high intensity during the first lap while being more aerobic during subsequent laps. From the few studies that have examined the new race format (Impellizzeri, 2005), relative power and oxygen consumption at VT2 were both reported as the best predictors of the XCO performance ($r = .63$ and $r = .66$, respectively) whereas no significant correlation was found with $\dot{V}O_2\max$. In the present study, the XCO performance was also found to be better related to P_{vt2} than to MAP ($r = .83$ vs. $r = .51$). P_{vt2} is thus considered as reflecting the ability to tolerate the high exercise intensity associated to the new format of XCO competitions. In this line, similar observations have been made for middle-distance runners whose performances are partly relying on the anaerobic energy production. Thus, Kumagai *et al.* (Kumagai *et al.*, 1982) reported higher correlations between the 5000- and 10.000-m running performances and the lactate threshold ($r = .95$ and $.84$, respectively) than with $\dot{V}O_2\max$ ($r = .65$ and $.67$, respectively). According to Ghosh (Ghosh, 2004), the fundamental importance of P_{vt2} as compared with $\dot{V}O_2\max$ in middle- and long-distance performances might result from the endurance training-induced increase in mitochondrial enzyme activities, which improves performance by enhancing fat oxidation while decreasing lactic acid accumulation at a given $\dot{V}O_2$. Even though the running or cycling economy and the fractional $\dot{V}O_2\max$ utilization may also affect endurance performance; the P_{vt2} which integrates all 3 variables may thus be considered as the best physiological predictor of medium endurance type performances (less to 2 hours).

Anaerobic power or capacity and muscular performance are thus reported to be of importance (Impellizzeri and Marcora, 2007; Inoue *et al.*, 2012; Hays *et al.*, 2018). The high intensity of the XCO race is attributed to the fast starting phase and the several climbs forcing off-road cyclists to expend more exercise; greater rolling resistance, and the isometric handling and stabilizing work performed by both leg and arm muscles (Impellizzeri and Marcora, 2007). In the present study, P_{vt2} was found as highly correlated ($r = .80$) with P_{\max} (Granier *et al.*, 2018) that predicted 75 % of the normalized XCO performance in the regression model while presenting the highest relationship ($r = .89$) with the XCO performance. This relationship obtained when using a 10 / 20-second multi-sprint test was higher than the one previously

reported when using a 30 / 30 seconds protocol (Inoue *et al.*, 2012; Bejder *et al.*, 2019). The specificities of the multi-short-sprint test were based on our previous measurements in an ecological XCO racing condition (Hays *et al.*, 2018) showing that the repeated bursts beyond MAP lasted between 5 to 30 seconds, with intermediate low-intensity periods of exercise. In the present 10 / 20 seconds test, the successive maximal sprints requested a high, rapid and constant turnover of ATP. As summarized by Glaister (Glaister, 2005), short recovery periods of 20 seconds will rapidly attenuate the role of anaerobic sources of ATP supply while favoring an increased contribution of the aerobic metabolism through the complete replenishment of the myoglobin oxygen stores. The progressive drop in sprint performance may thus result from acidosis but more expectedly from the hydrolysis of creatine phosphate into creatine and inorganic phosphate (Pi). On the one hand, Da Silva *et al.* (da Silva *et al.*, 2010) found that the velocity at the onset of blood lactate accumulation (VT2), which reflects peripheral aerobic training adaptations associated with an increased capillary density and capacity to transport lactate and H⁺ ions, was correlated with the repeated sprint performance. On the other hand, intra-cellular Pi accumulation is known as interfering with the muscle function by inhibiting Ca²⁺ release from the sarcoplasmic reticulum, reducing the actin-myosin interactions, and thereby the force production (Westerblad *et al.*, 2002). Although not as extensively studied, failure to fully activate the contracting muscle may also compromise the resistance to fatigue (Vandewalle *et al.*, 1987). Finally, the lower relationship found with the maximal power of the first sprint is attributed to its major alactic anaerobic component which is of minor importance in the XCO-type race. Thus, it seems more pertinent to evaluate the ability to repeatedly produce brief intensive exercises with short active recovery periods than to concentrate on the initial maximal anaerobic power.

To our knowledge, this study is the first to report correlations with force and velocity capabilities of the XCO riders. Importantly, stronger relationships were found with the maximal force ($r = .81$) than with the maximal velocity ($r = .45$) and power ($r = .38$) values. This is attributed to the specificities of the XCO race performance, in which the adopted lower pedaling frequency (68 vs. 90 rpm) (Granier *et al.*, 2018) should favor cyclists with higher force values. Additional factors such as the climbing and descending race profile and the eccentric contractions associated with the vibrations, jumps and obstacles during each race are also expected to require higher eccentric-type forces than in road cycling race. The weaker influence of V_{\max} is attributed to its reported relationship with the percentage of fast twitch muscle fibers, with a higher V_{\max} more beneficial for “all-out” explosive events than for endurance type of sports (Vandewalle *et al.*, 1987; Hautier *et al.*, 1996). Our results are in agreement with Bejder *et al.* (Bejder *et al.*, 2019) who recently demonstrated that 98 % of the variance in XCO

performance was explained by 3 factors: $\dot{V}O_2\text{max}$ relative to body mass, 30-second all-out fatigue resistance, and quadriceps femoris maximal force (although with a minor contribution). In the present study, the small relationships found between V_{max} and other parameters in the multi-short-sprint test should be considered with caution as the latter test was performed at the preferred cycling frequency in isokinetic condition. Considering the limited number of studies on such topic, we consider that the influence of the lower limb extensor muscle strength deserves further investigation, in particular for elite performance.

The improved model prediction of the normalized XCO performance from 82 to 89.2 % with relative MAP supports the previously reported negative influence of the body mass on the cycling performance. In earlier studies (on the former racing format (Lee *et al.*, 2002) or soon after the introduction of the new one (Impellizzeri, 2005; Gregory *et al.*, 2007), the XCO racing performance was reported as significantly correlated with physiological and mechanical parameters once normalized to body mass, the highest correlations ($r \approx .90$) being found with the normalized $\dot{V}O_2\text{max}$, MAP, and power at lactate threshold. In the present study on the modern race format, however, although performance was still correlated with MAP / body mass ($r = .73$), no significant relationship was found with either F_{max} or P_{max} once divided by body mass. This increase in body mass is in line with the trend reported between national and world elite XCO cyclists (Sánchez-Muñoz *et al.*, 2018). As this new format of the XCO performance (shorter and more intensive) is requiring more power (Hays *et al.*, 2018), an increased muscle mass may thus become less deleterious (Miller *et al.*, 2015). Nevertheless, considering the high homogeneity of the present population of riders in terms of body mass (65.4 (4.5) kg) no conclusion should be drawn at this stage. The effect of body weight would deserve to be further investigated in the current XCO race format.

3.6. Practical recommendation

Despite the limited prediction of the modern XCO performance from a single laboratory test, meaningful aerobic and anaerobic characteristics of the cyclists can and should be assessed. Significant and high relationships were indeed found between the modern XCO performance and functional parameters such as power at VT2 and MAP, power at the end of the multi-short-sprint test and maximal Force (**Figures 1 & 2**). These results indicate that the evaluation of XCO cyclists should combine such aerobic, anaerobic and strength parameters while looking for even more pertinent ones. To improve such performance, it seems pertinent as a training objective to target the improvement of VT2 before the one of $\dot{V}O_2\text{max}$ and the anaerobic power. Training programs should be designed accordingly and include maximal repeated anaerobic exercises with incomplete recoveries.

Conclusion

The present findings agree with earlier studies showing that XCO performance relies on highly developed aerobic capacities (Impellizzeri *et al.*, 2002; Prins *et al.*, 2007). Supporting other studies on the modern XCO race format (Inoue *et al.*, 2012; Miller *et al.*, 2015, 2017) a combination of anaerobic and strength characteristics was found to improve the normalized performance prediction. However, the present study remains limited by the fact that the testing battery reflected the global performance over the season rather than a given race finish position. To define the individual profiles and improve the racing prediction, the tests should include the evaluation of upper body muscular contribution to bike control, cognition (attention and alertness), motivational, and technical skills.

3.7. Points clés à retenir

- **Les présents résultats montrent que la performance VTT XCO dépend fortement des caractéristiques aérobies en particulier du SV2.**
- **Elle montre aussi qu'une combinaison des qualités anaérobies et de force améliore la prédiction de la performance.**
- **Pour définir les profils individuels et améliorer la prédiction des performances, un test intermittent de type répétition de sprints avec récupération active et incomplète semble le plus adéquat.**

4. DISCUSSION & PERSPECTIVES

Nous allons dans un premier temps revenir sur la spécificité du VTT-XCO et voir comment nos études ont contribué à mieux définir cette activité INT que nous catégoriserons par la suite avec d'autres activités sportives classiques telles que les sports collectifs (handball), les sports duels (squash) ou les sports de pleine nature (voile).

Concernant le VTT-XCO, nous avons montré conformément à la littérature des dernières années sur le VTT (Granier *et al.*, 2018; Viana *et al.*, 2018a; Impellizzeri *et al.*, 2019; Næss *et al.*, 2021; Prinz *et al.*, 2021) que sur une course de 1h40, $28,2 \pm 8,1$ % du temps (soit 30 min au minimum) s'effectuent à une intensité supérieure à PMA. Comme initialement rapporté par Christensen *et al.* (Christensen *et al.*, 1960), une telle durée d'exercice à cette intensité ne peut être maintenue en continu sur le plan physiologique alors que l'exercice intermittent le permet. Notre première étude a par ailleurs démontré que le non-pédalage représentait $19,2 \pm 5,0$ % du temps, soit environ 20 min, sans connaître pour autant l'intensité des exercices correspondant à ces 20 min. Les sollicitations du métabolisme ($\dot{V}O_2$ enregistrées parallèlement) suggèrent que cette partie de non-pédalage se retrouve dans différentes zones physiologiques allant d'une $\dot{V}O_2$ inférieure au SV1 à $\dot{V}O_{2max}$. Le temps passé à des puissances intermédiaires entre SV1 et SV2 ou entre SV2 et PMA est relativement faible comparativement aux autres zones puisqu'il représente respectivement 12,6 et 9,4 %, soit une vingtaine de minutes au total du parcours. De façon schématique le VTT se découpe sur 100 minutes comme suit: 30 minutes sous Psv1, 20 minutes entre Psv1 et PMA, 30 minutes au-dessus de PMA et 20 minutes de non-pédalage dont l'intensité métabolique se répartit dans ces trois zones. De surcroît, notre étude a révélé que les puissances développées au-dessus de PMA duraient dans 83,5 % des cas moins de 20 sec alors que seulement 5 min sur les 1h40 duraient plus de 20 s, sans dépasser pour autant les 50 s. Les présentes données démontrent donc que la discipline VTT-XCO s'appuie sur le principe d'alternance des puissances hautes et basses, l'exercice intermittent étant nécessairement utilisé au-delà de PMA. Cette intermittence n'est cependant pas régulière: les temps d'exercice, de récupération et les intensités relatives qui les caractérisent sont réellement variés. Cela souligne la caractéristique irrégulière de cet exercice.

Si les données chronométriques suffisent à montrer que le VTT XCO moderne s'appuie sur le principe de l'exercice intermittent irrégulier, il est intéressant d'étudier les indicateurs physiologiques relevés en parallèle. Ainsi, l'observation d'une lactatémie relativement stable d'environ $6,5 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$, que l'on retrouve dans les sports collectifs, ne pourrait pas être une lactatémie d'exercice constant sur 1h30. De façon similaire, nous remarquons classiquement par rapport à un exercice intermittent une stagnation du pH, voire une augmentation au fil des tours du circuit VTT, avec un effet similaire sur le HCO_3^- . À l'exception du premier tour qui

débute par un départ groupé des coureurs sous forme de sprint (la mass-start) engendrant une augmentation de la lactatémie et la diminution du pH, cet exercice est réellement de type intermittent comme l'indique l'équilibre du système acido-basique et de la lactatémie.

Les données suivantes sont issues de la NIRS (**Tableau 7**) sur le même parcours VTT lors d'une pré-étude sur 3 cyclistes du team de marque Marseille-Technoteam (données non publiées). Elles indiquent notamment une saturation moyenne en O₂ (TSI %) de 75,3 % dans le vaste latéral.

Tableau 7 : Données issues des enregistrements effectués par la NIRS sur les muscles vaste lateral et gastrocnémien latéral chez des cyclistes de la pré-étude.

Vaste latéral	TSI%	HHb	tHb	HbDiff
tour 1	75,2	24,4	66,7	18,0
tour 2	75,8	23,9	66,3	18,6
tour 3	76,3	23,7	66,2	18,9
tour 4	73,7	25,4	70,2	19,4
moyenne	75,3	24,3	67,4	18,7
écartype	1,1	0,8	1,9	0,6
gastroc. Latéral	TSI%	HHb	tHb	Tx3 HbDiff
tour 1	96,7	13,1	49,0	22,7
tour 2	95,6	13,3	49,2	22,6
tour 3	94,8	13,4	49,3	22,5
tour 4	88,9	14,7	50,3	21,0
moyenne	94,0	13,6	49,4	22,2
écartype	3,5	0,7	0,6	0,8

Le suivi de la désoxygénation du muscle vaste latéral au cours du temps (**Fig. 55**) confirme non seulement l'aspect intermittent de la demande physiologique, mais aussi sa reproductibilité au fil des tours. Nous constatons des niveaux de sollicitation qui varient tant en intensité et par leur durée, avec des taux très élevés de 8 % par seconde dans certains passages à des taux beaucoup plus faibles de 2 % par seconde dans d'autres. Il convient de souligner qu'aucune corrélation n'a été trouvée entre les niveaux de sollicitation aérobie systémique et d'oxygénation musculaire. La comparaison de nos données souligne le contraste entre la stagnation des marqueurs physiologiques sanguins au cours du temps et les variations importantes des saturations locales en O₂.

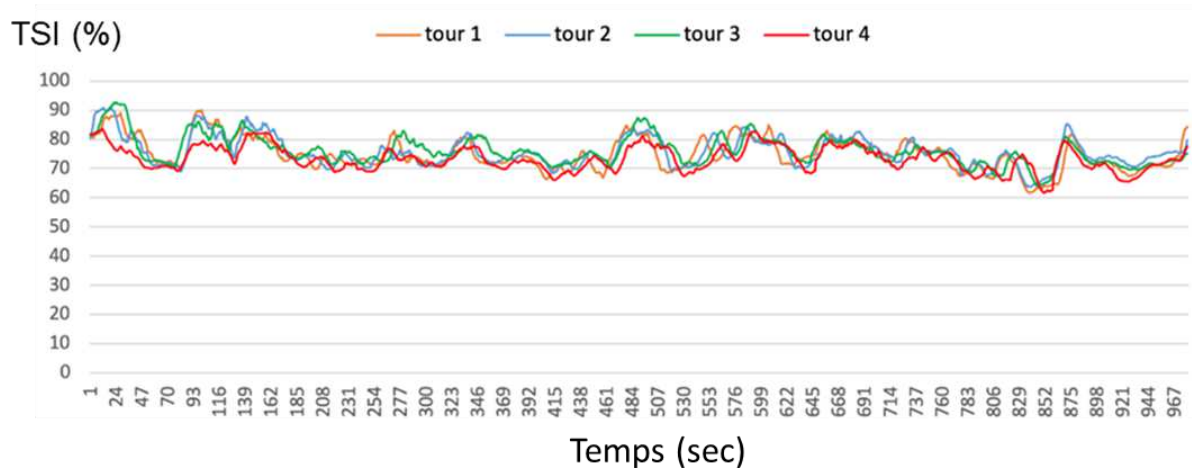


Fig. 55 : Évolution au cours du temps et par tour de la désoxygénation (TSI %) au niveau du muscle vaste latéral.

L'ensemble de ces données démontre que le VTT XCO est un sport intermittent. Les nouvelles caractéristiques des courses de VTT et les caractéristiques physiologiques requises ont conduit à une modification du profil des athlètes que nous avons mise en évidence dans **l'étude 2**. En particulier, l'augmentation de la part relative de la force et de la masse des cyclistes fait que le VTT XCO moderne s'écarte des caractéristiques propres aux cyclistes de type routier, plus adaptés aux exercices continus. Le VTT XCO moderne favorise donc l'émergence de plusieurs types de profils de cyclistes pouvant accéder à la haute performance, ce qui caractérise depuis longtemps les sports collectifs et les sports de duel.

CHAPITRE III : APPLICATION DE LA CLASSIFICATION DES EXERCICES INTERMITTENTS AUX DISCIPLINES SPORTIVES

1. Classification du VTT XCO

Le VTT XCO ayant été défini comme un exercice intermittent irrégulier, nous allons à présent nous centrer sur la caractérisation de cet exercice. Si l'on reprend notre classification établie dans la première partie (*Fig. 54*), ce type d'exercice correspond aux efforts inférieurs à 1 min. Nous avons également montré qu'en VTT XCO, 85 % des phases d'efforts dureraient moins de 20 s. Cette discipline comportant non seulement des phases de travail de moins de 30 sec, mais également des phases de récupération active, elle se situe donc dans la partie entourée en rouge du tableau de classification (*Fig. 56*). Sur la base de nos propres relevés (étude 1, tableau 2), cette discipline sportive se caractérise en course par une intensité P4, puisqu'environ 30 % de l'activité est supérieure à la PMA et 10 % s'effectuent à P3. La lactatémie est pour sa part considérée comme globalement stable, avec une diminution sur le dernier tour liée notamment à l'étalement des cyclistes sur le parcours, ce qui rend la course plus fluide et moins coûteuse. Nous pouvons donc **classifier le VTT XCO d'INT par INTERVALLES TRES COURTS A P4, STABLE, A RECUPERATION ACTIVE** (*Fig. 56*).

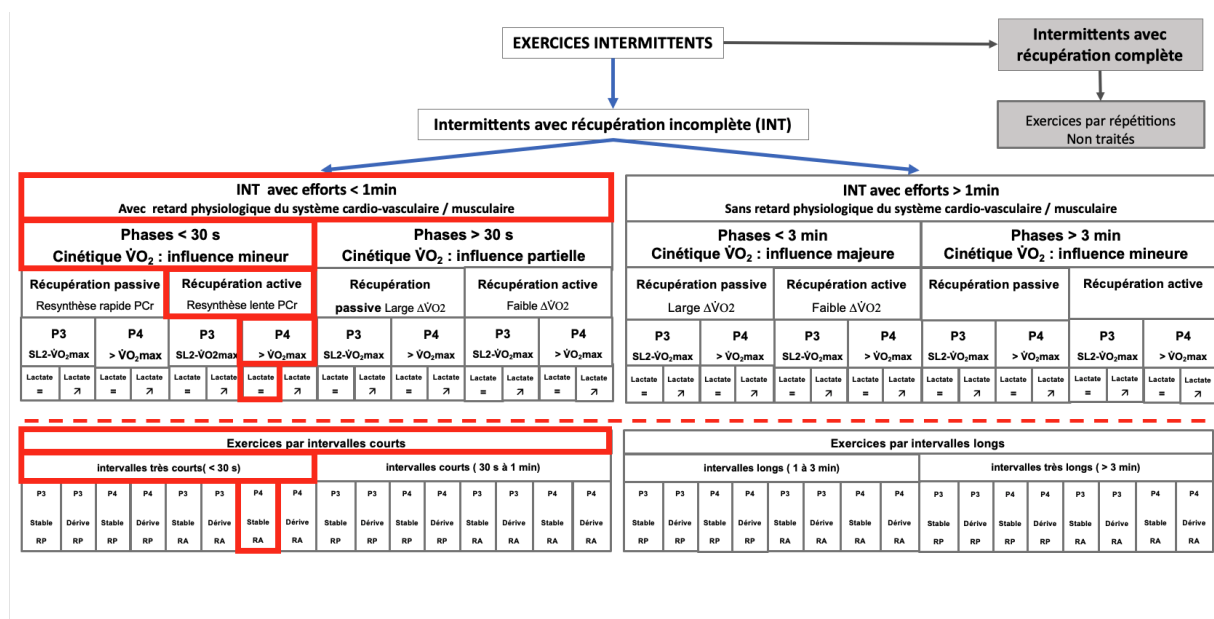


Fig. 56 : Caractérisation des exercices de VTT XCO. (Lactate = ou Stable : lactatémie stable ; P4 intensité moyenne des phases d'exercice > PMA ; RA : récupération active).

Si l'activité intermittente du VTT XCO est incontestable au regard des données précédentes et la classification proposée clairement établie pour cette discipline, il convient d'approfondir notre classification en testant sa pertinence par son application à d'autres disciplines sportives intermittentes.

2. Étude complémentaire de 3 autres disciplines sportives

2.1. Introduction

Notre classification des exercices intermittents sur la base des mécanismes physiologiques associés au travail INT n'étant qu'en partie illustrée par les travaux réalisés sur le VTT XCO, nous avons tenu à en vérifier la pertinence en nous appuyant sur des données physiologiques précédemment collectées sur des sportifs de haut niveau dans d'autres disciplines sportives intermittentes. Ces données ont été recueillies dans le cadre de mon activité d'ingénieur de recherche et d'accompagnement de sportifs de haut niveau au sein de la plateforme Technosport (ISM-AMU) ou lors de mes années d'encadrement dans le sport de haut niveau. Les données physiologiques recueillies en squash font partie d'une étude publiée intitulée « *Effect of Carbohydrate Intake on Maximal Power Output and Cognitive Performances* » (Pomportes *et al.*, 2016) portant à la fois sur l'escrime et le squash. Les évaluations réalisées effectuées sur des régatiers en Finn (dériveur solitaire) proviennent d'une étude réalisée pour la Fédération Française de Voile (« *Impacts de la fatigue liée aux rythmes de vie autour de la compétition sur la performance et la capacité cognitive en voile et vol à voile* ») financée par les projets INSEP et finalisée par un rapport pour l'INSEP. Les données propres aux handballeurs s'inscrivent dans le suivi régulier d'équipes professionnelles au Technosport. **Ces trois disciplines sportives reflètent le panel des disciplines intermittentes que l'on peut rencontrer : le handball (sport collectif), le squash (sport duel) et la voile (sport de pleine nature).**

Nous allons à présent tester l'hypothèse 2, selon laquelle notre classification de l'INT basée sur la physiologie de l'exercice permet de caractériser et de discriminer les disciplines sportives intermittentes irrégulières. Si tel est le cas, les 3 disciplines sportives examinées devraient appartenir à des classes distinctes d'INT. Cet examen vise à mieux définir les interactions autant que les différences qui caractérisent l'exercice intermittent irrégulier. Nous admettons que l'exercice intermittent irrégulier cherche toujours à optimiser les mécanismes cellulaires en fonction de l'intensité et de la durée des phases successives de travail et de récupération.

2.2. Participants

L'ensemble des données génériques des athlètes sont résumées dans le **Tableau 8**. Tous les participants sont des athlètes masculins confirmés, souvent de haut niveau, voire de très haut niveau (médaillés européens, mondiaux et olympiques). Ils ne reflètent donc pas la population sportive classique, mais l'excellence sportive. À ces derniers s'ajoutent 16 handballeurs

professionnels, 8 joueurs de squash du Pôle Squash France et 6 régatiers de l'Équipe de France de Finn. Tous les sportifs s'entraînent au moins 18 heures par semaine (9 entraînements hebdomadaires) et participent à des compétitions de niveaux national et international dans leurs disciplines respectives.

Tableau 8 : Données génériques des athlètes pour chacune des disciplines INT irrégulier testées.

	Age (année)	Masse (kg)	Taille (cm)	$\dot{V}O_2$ ($ml \cdot min^{-1} \cdot kg^{-1}$)	F _c max (BPM)	% $\dot{V}O_{2sv1}$ (%)	% $\dot{V}O_{2sv2}$ (%)
Handball							
moyenne	25	93,5	191,0	53,8	187	77,6	90,6
écart type	5	13,6	6,5	8,6	22	7,6	3,0
min	18	65,4	175,0	33,6	12	45,5	84,1
max	39	126,3	202,0	71,9	206	84,1	95,0
Squash							
moyenne	19	68,1	176,3	73,5	186	74,0	90,7
écart type	2	10,9	7,1	5,8	6	5,8	2,9
min	17	61,0	168,0	66,0	178	69,6	88,4
max	21	82,1	182,0	76,7	188	80,9	94,1
Voile							
moyenne	25	83,6	186,2	59,0	195	78,5	88,8
écart type	7	10,9	6,0	5,4	8	5,7	3,0
min	16	63,9	171,0	52,2	179	64,3	82,8
max	36	100,0	195,0	70,9	214	83,7	92,4

2.3. Protocoles expérimentaux et résultats

2.3.1. En laboratoire

Afin de caractériser les athlètes, quelle que soit leur discipline sportive, la mesure de $\dot{V}O_{2max}$ et la détermination des seuils ventilatoires (1 et 2) ont été systématiquement obtenues par la réalisation d'un test incrémental sur ergocycle (Lode, Pays-Bas) ou sur tapis roulant Saturne (HPcosmos). Ce test était précédé d'un échauffement de 5 min à 150 W sur ergocycle ou à 10 km.h⁻¹ sur tapis roulant. La puissance était ensuite augmentée de 20 W toutes les 2 min ou de 0,5 km.h⁻¹ toutes les 2 min jusqu'à épuisement. Le premier seuil ventilatoire (SV1) a été défini comme le moment où étaient observés un écart initial par rapport à la linéarité du volume expiratoire ($\dot{V}E$) ainsi qu'une augmentation systématique de l'équivalent ventilatoire pour l'O₂ ($\dot{V}E / \dot{V}O_2$) et de la fraction d'O₂ expirée (FEO₂). Le deuxième seuil ventilatoire (SV2) a été défini sur la base d'une augmentation secondaire du $\dot{V}E$ et du $\dot{V}E / \dot{V}O_2$ ainsi que d'une augmentation marquée de l'équivalent ventilatoire pour le CO₂ ($\dot{V}E / \dot{V}CO_2$) combinée à une diminution de la fraction de CO₂ expiré (FECO₂) (McLellan, 1985).

2.3.2. En condition écologique

2.3.2.1. La voile

Lors de deux stages d'entraînement, des mesures ont été réalisées sur 9 membres de l'Équipe de France de Finn lors d'entraînements reproduisant les sollicitations induites par les manches d'une régates. Le Finn est un dériveur monocoque barré en solitaire conçu en 1949. C'est une discipline olympique depuis les Jeux olympiques d'Helsinki en 1952. Une régates comprend plusieurs manches réalisées sur 6 jours de compétition. Chaque jour, 0 à 3 manches sont courues selon les conditions météorologiques. Une manche consiste à relier 2 bouées placées de façon opposée sur le parcours ce qui conduit à réaliser 2 bords de remontée au vent (bords de près) et 2 bords au portant (de vent arrière). Une manche dure environ 40 min réparties en moyenne comme suit : 28 min de près, soit 14 min par bord, et 12 min au portant, soit 6 min par bord. Une pause de 20 min au minimum sépare 2 manches. S'il y a peu de vent, l'attente sur l'eau peut être prolongée avant de lancer la manche suivante, voire de décider de rentrer à terre si le vent n'est pas suffisamment puissant. À l'issue des 5 premiers jours, seuls les 10 premiers accèdent à la « Medal race » du sixième jour dont les points comptent double.

Lors d'entraînements en mer, nous avons réalisé des mesures de $\dot{V}O_2$, de fréquence cardiaque et des prélèvements sanguins (lactatémie, pH, excès de base, bicarbonate). Les relevés météorologiques incluait les valeurs de la force du vent. Les mesures de $\dot{V}O_2$ et de fréquence respiratoire ont été réalisées à l'aide du K5 après chaque bord ou manche réalisée. Une fois le bord réalisé, les athlètes s'approchaient du zodiac en moins de 10 sec pour venir respirer à l'arrêt dans le masque pendant 3 min et ainsi mesurer les échanges gazeux par la méthode de Carré *et al.* (Carré *et al.*, 1994) (**Fig. 57**) Cette méthode s'appuie sur une équation de régression où la $\dot{V}O_2$ avant l'arrêt de l'activité = $0,23 + 1,08 * \dot{V}O_2$ à 20 sec après l'arrêt.



Fig. 57 : Illustration des conditions d'enregistrement des paramètres physiologiques.

Comme le montre le **Tableau 9**, cette activité se caractérise par une intensité moyenne à 52 % de $\dot{V}O_2$ max (avec toutefois des pics à 100 %) et 79 % de F_{cmax} . Ces valeurs correspondent à une sollicitation d'intensité de type SV1. La lactatémie atteinte est en moyenne de $4 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ et les excès de base chutent à $-1,96 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$, attestant d'une acidose métabolique

qui s'explique par la répétition de phases de travail isométriques liées à la position de rappel tout en restant limitées en durée du fait que cet exercice soit intermittent. On note une divergence entre les valeurs de $\dot{V}O_2$, de Fc et de lactatémie. Ces valeurs n'indiquent pas un même niveau de sollicitation ; elles varient en effet selon les bords et les conditions de vents. Le portant est la situation la plus sollicitante (62 % de $\dot{V}O_{2max}$, 84 % de Fcmax et 4,3 mmol.l⁻¹ de lactatémie) du fait des gestes de 'pumping' (mouvement autorisé en cas de vent faible consistant à produire des à-coups de façon à accroître la vitesse de propulsion du bateau). À l'inverse, le bord de près devient plus sollicitant en condition de fort vent (15 à 25 nœuds). Les différences peuvent toutefois disparaître en fonction des conditions de vent.

Tableau 9 : Données physiologiques recueillies lors des entraînements en Finn. Nds : nœuds.

Variables	Valeur moyenne ± écartype Min ou Max	Au portant avec pumping		Au Près	
		Vent léger (5-9 Nds)	Vent Fort (15-25 Nds)	Vent Léger (5-9 Nds)	Vent Fort (15-25 Nds)
% $\dot{V}O_{2max}$	52,2 ± 19,9 Max: 105	64,6 ± 19,4 Max: 89	60,6 ± 26,1 Max: 105	35,6 ± 10,8 Max: 44,5	42,3 ± 5,5 Max: 49,3
% Fcmax	79 ± 7,7 Max: 95	86,8 ± 4,6 Max: 94,8	81,4 ± 6,3 Max: 89,6	68 ± 5,9 Max: 76,2	76,5 ± 3,1 Max: 79,7
Lactatémie (mmol.l ⁻¹)	4,0 ± 1,7 Max: 8,9	3,5 ± 1,5 Max: 5,8	5,0 ± 1,2 Max: 7,6	2,2 ± 1,1 Max: 3,7	4,9 ± 1,2 Max: 6,5
pH	7,43 ± 0,05 Min: 7,33	7,47 ± 0,05 Max: 7,56	7,41 ± 0,04 Max: 7,46	7,45 ± 0,02 Max: 7,47	7,41 ± 0,05 Max: 7,47
Excès de bases (mmol.l ⁻¹)	-1,96 ± 3,0 Min: -8	1 ± 2,4 Min: -2	-3,8 ± 2,3 Min: -8	1 ± 1 Min: 0	-4 ± 2,6 Min: -6
HCO ₃ ⁻ (mmol.l ⁻¹)	21,45 ± 2,6 Min: 16,4	23,9 ± 1,9 Min: 21,2	19,9 ± 1,7 Min: 18,2	24,8 ± 1,1 Min: 23,9	19,2 ± 2,0 Min: 17,7

2.3.2.2. *Le handball*

Nous avons enregistré deux athlètes par match simulé (une fois par semaine pendant 2 mois), soit au total 16 athlètes. Nous avons enregistré la $\dot{V}O_2$ et la FC en continu sur l'intégralité des séquences et découpé les données en 2 fois 3 zones au regard du test de $\dot{V}O_{2max}$ en laboratoire. La zone 1 (Z1) est la zone de $\dot{V}O_2$ inférieure à celle à SV1, la zone 2 (Z2) correspond à celle entre SV1 et SV2 et la zone 3 (Z3) à celle au-dessus de SV2. Nous avons procédé de façon identique avec les données de Fc. Les valeurs ont été exprimées en pourcentage du temps passé dans chaque zone de $\dot{V}O_2$ et de Fc. Nous avons aussi prélevé des échantillons de sang capillaire au niveau des doigts avant le match, à la mi-temps et en fin de match. Nous avons récupéré les indices de lactate, pH et HCO₃⁻. Les principaux résultats sont présentés dans le **Tableau 10** et sont du même ordre que les données de la littérature (Ziv and Lidor, 2009) .

Tableau 10 : Données physiologiques moyennes recueillies lors des entraînements sur les 16 joueurs de handball.

handball		Mi-temps 1	Mi-temps 2	moyenne
$\dot{V}O_2$ (mml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	Z1 %	60,0 ± 12,6	61,5 ± 11,4	60,8
	Z2 %	29,6 ± 8,5	25,9 ± 8,9	27,8
	Z3 %	10,3 ± 3,0	12,4 ± 4,2	11,4
Fc (bpm)	Z1 %	50,5 ± 10,6	47,5 ± 10,3	49,0
	Z2 %	41,3 ± 6,3	43,6 ± 5,5	42,5
	Z3 %	8,1 ± 2,1	8,8 ± 2,0	8,5
Analyse sanguine	Ph	7,30 ± 0,02	7,37 ± 0,03	7,38
	HCO ₃ ⁻ (mmol·l ⁻¹)	17,2 ± 2,8	16,6 ± 1,7	16,9
	Lactatémie (mmol·l ⁻¹)	6,8 ± 1,9	7,9 ± 1,6	7,3

Cette étude reste limitée par le fait de ne pas avoir pu, contrairement au VTT, utiliser de GPS indoor. Nous n'avons donc pas pu quantifier le temps passé au-dessus et en dessous de la VMA. Cependant, l'analyse vidéo réalisée sur les joueurs a permis aux entraîneurs d'estimer manuellement le temps passé à haute intensité (sprint, saut, tir, 1 contre 1 etc..) sur les 60 min de match. Cela a débouché sur les temps cumulés moyens suivants : 9,3 ± 1,2 min à intensité dite maximale, et 29,5 ± 5,3 min à la marche voire à l'arrêt.

2.3.2.3. *Le squash*

Le protocole utilisé pour le squash est très proche de celui utilisé en handball. Nous avons enregistré 6 athlètes, les deux adversaires étant enregistrés en simultanément pendant leur match. Chacun des participants a effectué au moins 2 matches. Nous ne présenterons ici que le résultat des 3 premiers sets obligatoires pour gagner un match, car les 4^{ème} et 5^{ème} sets ne se déroulent pas systématiquement selon le rapport de force entre les joueurs. Les données traitées sont présentées dans le **Tableau 11**.

Tout comme en handball, l'activité n'a pu être enregistrée par GPS, notamment les puissances développées au-dessus de PMA. De surcroît, l'analyse vidéo ne permet pas, à de rares exceptions près, de distinguer les actions d'intensités différentes. Girard *et al.* (Girard *et al.*, 2007) ont rapporté qu'un échange avait une durée moyenne de 18,6 ± 4,6 sec avec 34,6 % des échanges < 10 sec et 32,6 % > 21 s. Néanmoins, comme le montre le **Tableau 11**, cette discipline se différencie nettement des autres disciplines intermittentes étudiées par des écarts-types plus importants. Nous émettons l'hypothèse que cette différence résulte du rapport de force qui est très présent dans les sports de type duel tels que celui-ci, surtout lorsqu'il y a un gros écart de niveau entre les deux joueurs.

Tableau 11 : Données physiologiques moyennes recueillies lors des entraînements de squash.

Squash		Set 1	Set 2	Set 3	moyenne
$\dot{V}O_2$ ($\text{mml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$)	Z1 %	30,8 ± 9,6	31,6 ± 11,5	35,3 ± 11,8	32,6
	Z2 %	59,6 ± 14,5	57,6 ± 12,2	56,0 ± 13,9	57,8
	Z3 %	9,5 ± 6,4	10,6 ± 7,2	8,5 ± 5,8	9,6
Fc (bpm)	Z1 %	21,6 ± 10,2	22,9 ± 10,2	16,5 ± 11,3	20,3
	Z2 %	71,3 ± 7,9	70,1 ± 8,5	73,6 ± 6,8	71,7
	Z3 %	7,0 ± 2,5	6,9 ± 3,4	9,8 ± 3,1	8,0
Analyse sanguine	Ph	7,37 ± 0,08	7,38 ± 0,12	7,37 ± 0,06	7,38
	HCO ₃ ⁻ ($\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$)	15,2 ± 3,8	15,4 ± 4,0	15,6 ± 3,6	16,9
	Lactatémie ($\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$)	5,3 ± 4,0	6,2 ± 4,4	5,8 ± 4,0	7,4

3. Classification des disciplines

Dans la lignée de la classification du VTT XCO précédemment réalisée, nous allons tester la pertinence de notre classification pour caractériser chacune des trois disciplines intermittentes, séparément et en les comparant les unes par rapport aux autres.

Le handball est donc composé d'exercices explosifs répétés de moins de 3 sec qui totalisent en moyenne $9,3 \pm 1,2$ min. La récupération est majoritairement passive compte tenu des $29,5 \pm 5,3$ minutes de marche ou d'arrêt qui représentent 50 % du temps d'activité d'un match. Nous avons également montré que la lactatémie était stable. Même si cette analyse reste globale et ne prend pas en compte la spécificité des postes des joueurs, elle nous a fourni des indications suffisantes sur les caractéristiques des exercices en handball pour nous permettre de classer cette discipline comme l'illustre la **Fig. 58**. **Le handball est donc un sport intermittent irrégulier que nous qualifierons d'exercice par INTERVALLE TRES COURTS A P4, STABLE, A RECUPERATION PASSIVE.**

En voile, nous pouvons observer sur le plan physiologique que les bords réalisés à l'allure du portant sont les plus sollicitants en cas de pumping. L'exercice est alors intense, d'une durée totalisant 6 min avec des phases intermédiaires de récupération active peu propices à réduire la fatigue puisque majoritairement réalisées en isométrique. Notre classification n'incluant pas les différents régimes de contraction musculaires, nous nous appuierons dans ce travail sur les seules caractéristiques métaboliques des exercices. Si les bords de portant durent environ 6 min, la durée des exercices soutenus (au-delà de SV2) est en moyenne d'1 min et 43 sec (± 41 sec). Enfin les mesures effectuées ont montré une lactatémie stable.

Nous pouvons donc **classifier la voile comme un sport intermittent irrégulier de type exercice par INTERVALLES LONGS A P3, STABLE, A RECUPERATION ACTIVE (Fig. 59).**

Globalement, les conditions de vent ne modifient pas cette classification des exercices en voile, car si les bords de ‘pumping’ et de rappel en modifient l’intensité relative, la durée des bords diminue et les exercices restent en dessous de PMA.

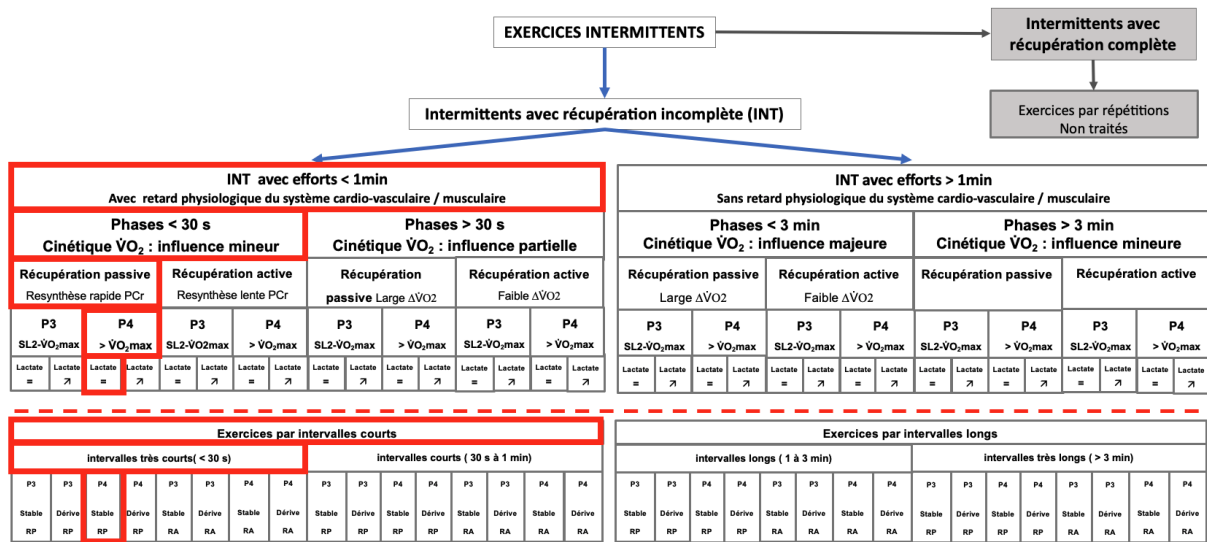


Fig. 58 : Caractérisation des exercices en handball. (Lactate = ou stable : lactatémie stable ; P4 intensité moyenne des phases d’exercice > PMA ; RP : récupération passive).

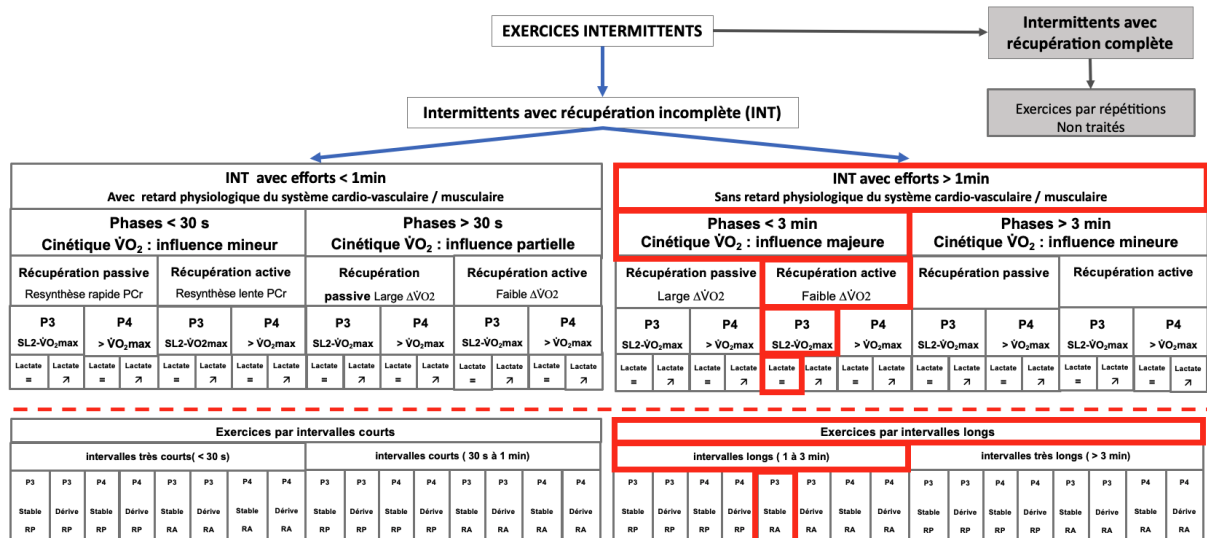


Fig. 59 : Caractérisation des exercices en voile. (Lactate = ou stable : lactatémie stable ; P3 intensité moyenne des phases d’exercice < PMA ; RA : récupération active).

Le squash se caractérise par des exercices d’une durée moyenne inférieure à 30 s, avec une forte proportion d’échanges (1/3) au-delà de 21 s. La majorité des exercices mesurés étaient de puissance élevée (entre SV2 et PMA), avec une récupération mixte (passive entre les points, active dans les échanges). La récupération dominante est toutefois active et la lactatémie reste stable au cours des sets. Le squash est ainsi classifié comme un sport intermittent irrégulier de type exercice par INTERVALLES TRES COURTS A P3, STABLE, A RECUPERATION ACTIVE (Fig. 60).

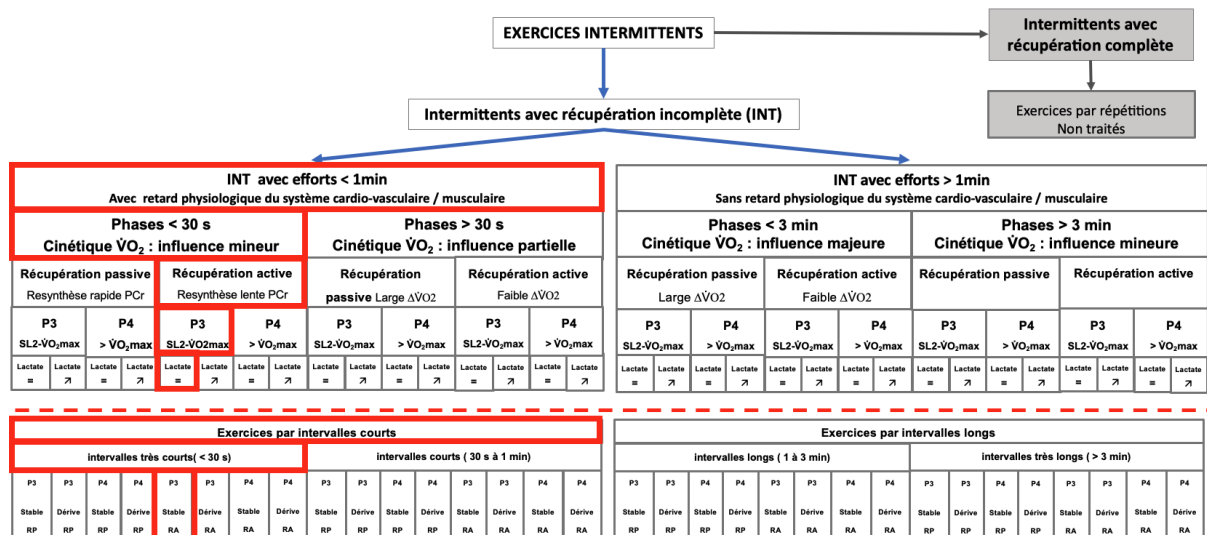


Fig. 60 : Caractérisation des exercices en squash. (Lactate = ou stable : lactatémie stable ; P3 intensité moyenne des phases d'exercice < PMA ; RA : récupération active).

4. Discussions sur la classification

Confortant notre hypothèse la classification proposée permet de discriminer assez facilement des disciplines sportives aussi variées que celles étudiées. Nous avons néanmoins constaté certains manques, tels que l'absence de prise en compte du côté statique des exercices en voile ou des récupérations mixtes en squash.

De surcroît, il convient de noter que notre classification, basée sur les réponses physiologiques, révèle que le VTT (Fig. 58) et le squash (Fig. 60) appartiennent à la même catégorie, bien que légèrement différents : disciplines sportives INT par SEQUENCES COURTES, STABLE, A RECUPERATION ACTIVE. La seule différence réside dans l'intensité des exercices fournis : plutôt supra-maximale et de courte durée en VTT vs. maximale et de plus longue durée en squash. Confortant ces observations, la comparaison des caractéristiques types des sportifs révèle des valeurs très proches en termes de taille, masse corporelle, $\dot{V}O_2\max$, % de $\dot{V}O_2\max$ à SV1 et SV2 chez les joueurs de squash et les cyclistes en VTT XCO en comparaison de celles des joueurs de handball et des régatiers (Fig. 61). Cette observation nécessiterait toutefois d'être confirmée par des analyses statistiques plus robustes.

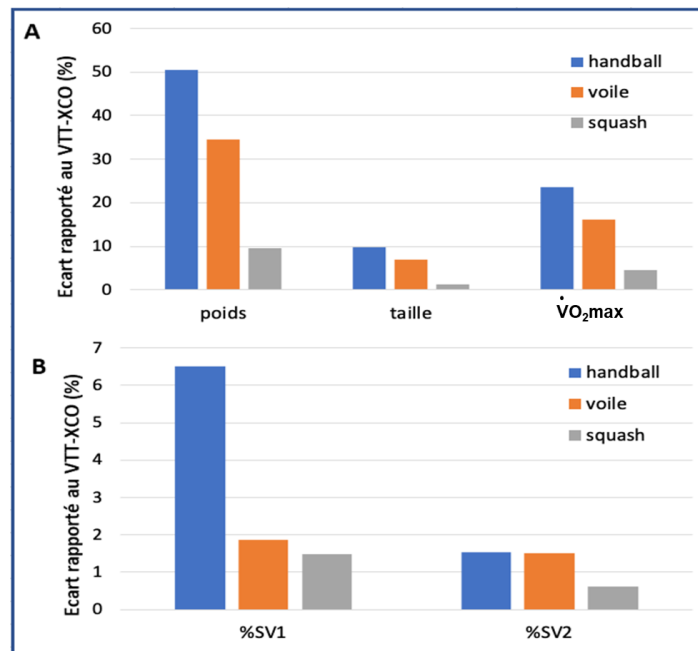


Fig. 61 : Écarts moyens relatifs en masse corporelle, taille et $\dot{V}O_2\text{max}$ (A) et en % de $\dot{V}O_2\text{max}$ à SV1 et SV2 (B) des spécialistes de handball, squash et voile par rapport aux vététistes.

On peut aussi constater que le handballeur est le sportif le plus éloigné des autres alors que sur notre classification c'est le régatier en Finn qui est le plus éloigné. Le seul point commun avec le squash et le VTT XCO est la récupération active. Cela pourrait mettre en avant le fait que le type de récupération a une influence prédominante par rapport à la durée et l'intensité de la phase de travail. Mais nous avons à ce stade trop peu de données pour confirmer ou infirmer cette hypothèse.

Une autre constatation s'impose : si notre classification basée sur la physiologie de l'exercice semble discriminante, la lactatémie apparaît systématiquement comme stable et dès lors non discriminante. En squash, où les écart-types observés sont les plus importants, le suivi match après match de l'évolution de la lactatémie révèle de façon intéressante que, selon le rapport de force, seul le joueur le plus « faible » présente une lactatémie dérivante. En sport, il est fréquent que l'un des protagonistes subisse le rythme de son adversaire. Cette observation, fréquemment observée dans les sports duels, l'est également en VTT lorsqu'un cycliste cherche à rester dans la roue d'un adversaire plus fort que lui. En sports collectifs, cela est moins visible car le collectif tend à gommer l'impact du rapport de force.

Cette observation suggère que l'exercice intermittent irrégulier propre à des épreuves sportives d'une durée de 40 min à 1h30 permettrait aux sportifs d'optimiser les phases de travail et de récupération. Il semble donc inutile que notre classification mentionne l'état stable ou dérivant ; ce dernier reflétant un échec dans l'ajustement de l'exercice intermittent irrégulier. **Cette notion de « pacing » bien connue en course à pied (Bossi *et al.*, 2017) nous amène à simplifier notre tableau de classification initial, en supprimant la notion de lactatémie**

stable ou dérivante (Fig. 62). Cela nous conduit également à définir l'exercice intermittent irrégulier comme un type d'INT favorisant l'ajustement fin des processus métaboliques sollicités afin de poursuivre des exercices intenses dans le temps en maintenant un niveau de sollicitation métabolique équilibré. Cette définition débouche sur notre 2^{ème} hypothèse selon laquelle un modèle métabolique basé sur la cinétique des mécanismes cellulaires permet d'aborder différemment la physiologie de l'exercice intermittent chez des sportifs entraînés.

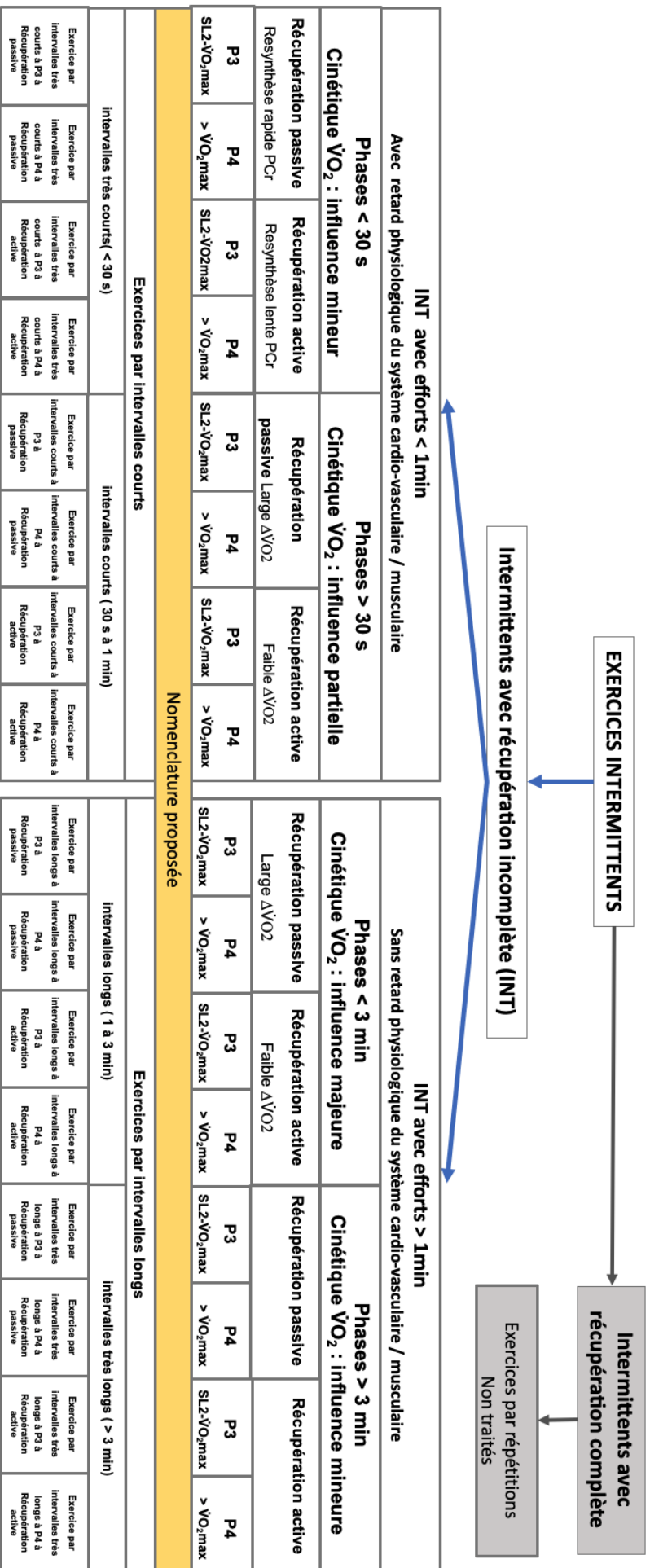


Fig. 62 Proposition d une classification des sports intermittents irréguliers

CHAPITRE IV : VERS UN AUTRE REGARD SUR LE MÉTABOLISME DE L'EXERCICE INTERMITTENT

1. Le métabolisme cellulaire

Pour répondre à la deuxième hypothèse, il nous semble utile de revenir sur le métabolisme cellulaire et sur certaines études récentes nous apportant de nouveaux éclairages sur l'exercice intermittent. Ces réflexions nous conduiront à proposer un modèle métabolique de l'exercice intermittent. Il est clair que les régulations du métabolisme cellulaire se font par l'intermédiaire des divers enzymes au sein du cytosol et de la mitochondrie qui vont être plus ou moins activés. En particulier, l'homéostasie énergétique nécessite une coordination constante entre l'activité cellulaire, la disponibilité des nutriments et la régulation des processus de transduction de l'énergie. Ceci est obtenu grâce à un système de signalisation complexe qui s'effectue souvent en cascade depuis la détection de l'énergie et des nutriments jusqu'aux effecteurs cellulaires (comprenant les kinases et facteurs de transcription) (Benard *et al.*, 2010). Cependant, il faut mentionner que la disponibilité des substrats énergétiques et la concentration des enzymes sont liées au type de cellule musculaire. La régulation du métabolisme est de ce fait liée à l'intensité et la durée des phases de travail et de récupération puisque celles-ci déterminent en partie le type de fibres musculaires impliquées (Egan and Zierath, 2013).

D'après Wu *et al.* (Wu *et al.*, 2007), ces régulations sont surtout contrôlées par les concentrations respectives des métabolites. En particulier, la phosphorylation oxydative de l'ATP est fortement sous-tendue dans leur modèle par les concentrations des composés phosphorylés, en particulier l'ADP et le Pi. Benard *et al.* (Benard *et al.*, 2010) rapportent que l'état énergétique intracellulaire est reflété par les concentrations des nucléotides (ATP, ADP et AMP) ainsi que par celles de phosphocréatine et créatine (PCr et Cr). En particulier, l'AMPK (AMP activated protein kinase) est une enzyme activée par les AMP qui est au centre de nombreuses régulations métaboliques avec comme rôle principal de gérer les voies cataboliques et anaboliques. Hardie (Hardie, 2007) rapporte que l'AMPK (ancien système de réponse à la famine) est sensible au rapport AMP / ATP et activée par les stress métaboliques qui inhibent la production d'ATP (par exemple, l'hypoxie, la privation de glucose, l'ajout d'inhibiteurs métaboliques) ou ceux qui stimulent la consommation d'ATP. Ce premier niveau de régulation est fortement basé sur les substrats mitochondriaux, en particulier l'AMP, le Ca^{2+} et plus globalement sur la concentration des divers composés phosphorylés et sur les différences de concentration des ions forts ($[SID] = ([Na^+] + [K^+] + [Ca^{2+}]) - ([Cl^-] + [La^-])$) qui sont prépondérants dans l'activation ou non des enzymes métaboliques (Kowalchuk *et al.*, 1988).

Par ailleurs, la revue de la littérature par Egan et Zierath (Egan and Zierath, 2013) montre que les changements induits par l'exercice modifient le fonctionnement cellulaire selon les contraintes mécaniques (mécanosenseur), le renouvellement de l'ATP, les flux de calcium, l'équilibre redox, la production d'espèces réactives d'oxygène (ROS) et la pression d'oxygène intracellulaire. En particulier, ces mécanismes sont sollicités dans l'activation des cascades de transduction de signaux régulant la plasticité des muscles squelettiques (**Fig. 63**).

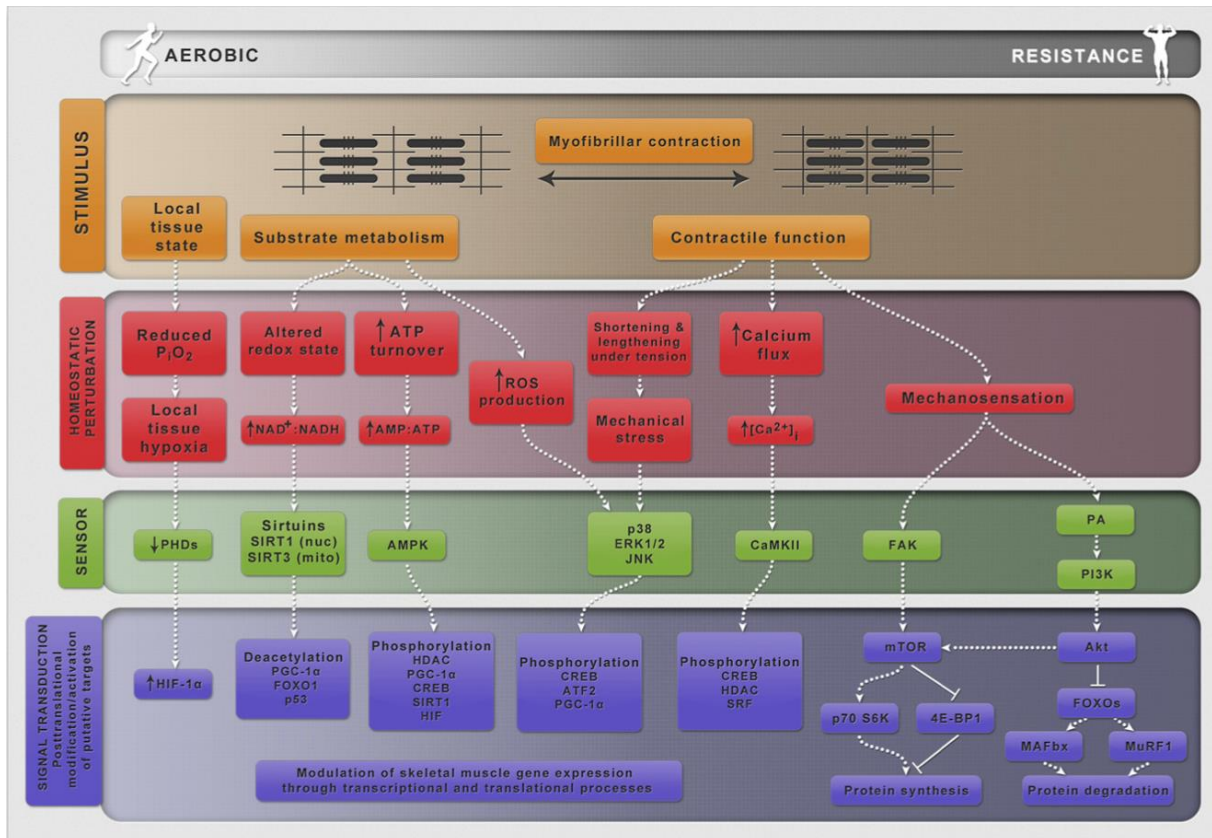


Fig. 63 : Schéma du couplage excitation-transcription dans le muscle squelettique. Le début de l'activité myofibrillaire par le biais de phases de raccourcissement (concentriques) et d'allongement (excentriques) pendant l'exercice induit un milieu de stimuli biochimiques et biophysiques localisées au sein du muscle actif. Ces perturbations de l'homéostasie du muscle squelettique entraînent l'activation de réseaux de molécules de signalisation. Les voies décrites ici sont linéaires, mais en fait ces voies présentent un certain degré de dépendance, d'interférence et de redondance dans leur régulation, ce qui rend difficile d'isoler la contribution exacte de chaque voie de signalisation aux changements mesurés dans l'expression génétique (*adapté de Egan and Zierath, 2013*).

Cette complexité serait intéressante à étudier dans le cas de l'exercice intermittent, mais ce vaste sujet nécessiterait de conduire des recherches au niveau cellulaire qui dépassent le cadre de ce travail. Nous nous focaliserons donc sur le seul *turnover* de l'ATP.

1.1. Rappel sur l'anabolisme et catabolisme de l'ATP

La seule énergie utilisable pour fournir l'énergie nécessaire aux cellules animales pour effectuer les différentes formes de travail biologique (**Fig. 64A**), tels que la division cellulaire, le transport actif, la contraction et le relâchement des muscles **cardiaque** et squelettiques est obtenue par l'hydrolyse de l'adénosine triphosphate (ATP) en ADP + $\text{HP}_i + \sim\text{H}^+$ (adénosine diphosphate et un phosphate inorganique) en libérant $30,5 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$, voire en adénosine monophosphate (AMP) + $\text{HPP}_i + \sim\text{H}^+$, fournissant alors $45,6 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$ (**Fig. 64B**).

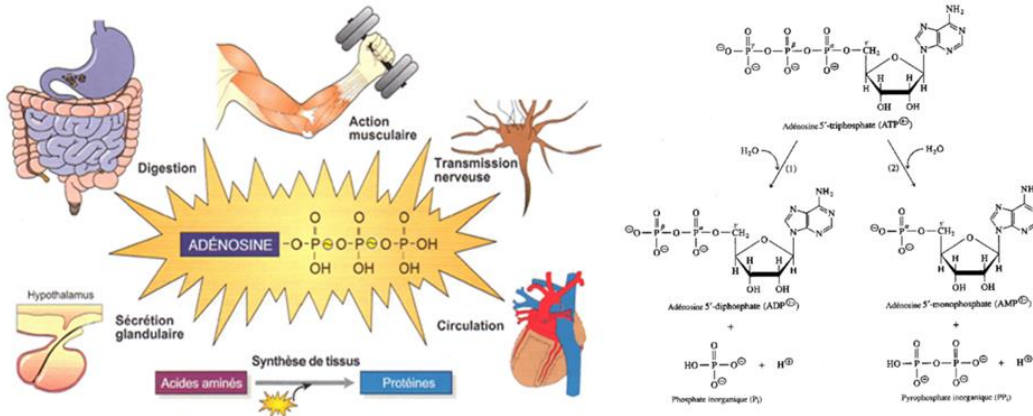


Fig. 64 : (A) Structures et différentes fonctions de l'ATP ; (B) Réactions d'hydrolyse de l'ATP en ADP + $\text{P}_i + \sim\text{H}^+$ ou AMP + $\text{HPP}_i + \sim\text{H}^+$.

Une cellule musculaire renouvelle la totalité de son stock d'ATP environ une fois par minute au repos. Cela représente 10 millions de molécules d'ATP utilisées et régénérées par seconde et par cellule.

Cette régénération ou resynthèse d'ATP peut s'effectuer par deux voies exergoniques : i) par l'hydrolyse d'ADP, de phosphocréatine (PCr) ou de phosphoénolpyruvate (PEP) et ii) par la phosphorylation oxydative.

- **L'hydrolyse à partir de 2 molécules d'ADP**, la plus rapide au sein des myocytes et cardiomyocytes, s'effectue grâce à l'adénylate kinase selon l'équation réversible suivante :



- **L'hydrolyse de la phosphocréatine (PCr)** s'effectue grâce à l'enzyme créatine kinase :



Les réserves musculaires de PCr étant 3 à 4 fois supérieures à celles d'ATP, ce substrat a longtemps été considéré comme contribuant pendant environ 5 sec à la production d'un exercice maximal (Spencer *et al.*, 2005). Néanmoins, dans les années 2000 des auteurs ont révélé que la PCr pouvait être régénérée continuellement à l'exercice par la réaction inverse dans l'espace intermembranaire des mitochondries (Saks *et al.*, 2000).

- **L'hydrolyse du phosphoénolpyruvate (PEP)**, intermédiaire de la glycolyse, est une réaction plus tardive et la plus élevée du point de vue énergétique ($\Delta G = -61,9 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$). Dans la glycolyse, la pyruvate kinase catalyse le transfert du groupe phosphoryle du PEP à l'ADP pour former de l'ATP et du pyruvate (**Fig. 65**).

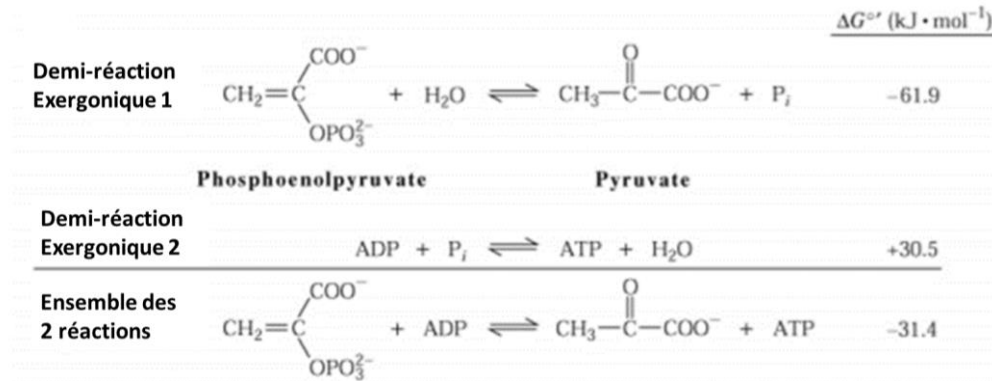


Fig. 65 : Réaction d'hydrolyse du phosphoénolpyruvate (adapté de *Voet et Voet 2017*).

- **La deuxième voie de resynthèse de l'ATP est la phosphorylation oxydative** qui inclut une cascade de réactions d'oxydo-réduction au niveau de la mitochondrie. Elle contient les enzymes du cycle de Krebs et la plupart de celles qui catalysent l'oxydation des acides gras (β -oxydation) (**Fig. 66A**). La chaîne respiratoire est localisée au niveau de la membrane (**Fig. 66B**). La dégradation complète d'une molécule de glucose permet ainsi de produire environ 30 molécules d'ATP au lieu des 2 produites par la seule glycolyse. Le nombre des crêtes accroît la surface de la membrane interne de sorte que chaque mitochondrie contient des milliers d'exemplaires de la chaîne de transport d'électrons.

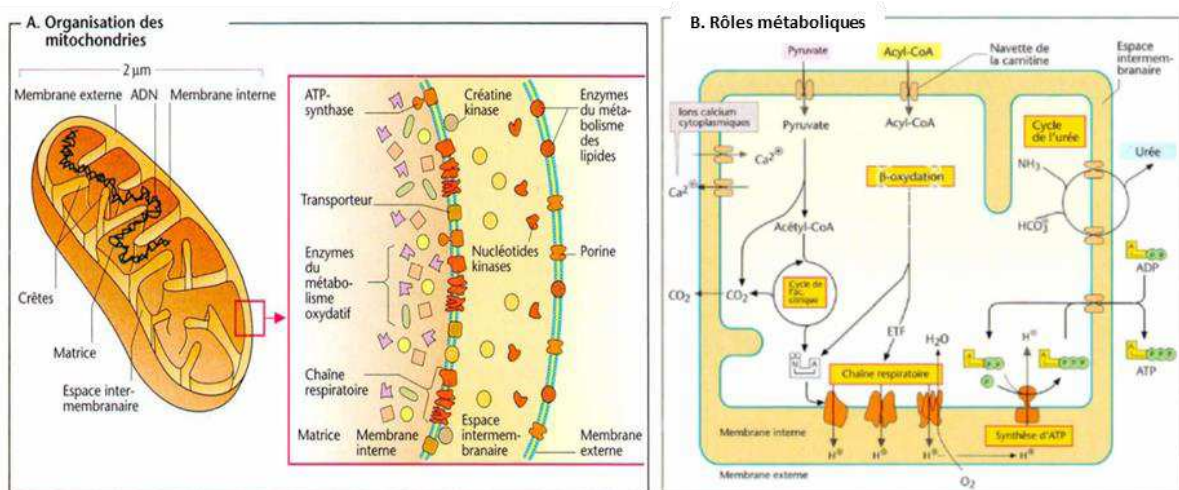


Fig. 66 : (A) Organisation des mitochondries et (B) Rôles métaboliques de la mitochondrie (www.webdepot.umontreal.ca, Université de Montréal)

1.2. Un modèle métabolique de l'exercice intermittent

Afin de mieux appréhender la compréhension et la classification des exercices intermittents irréguliers, nous nous proposons d'élaborer un modèle métabolique qui leur soit adapté par la prise en compte des mécanismes sollicités lors des phases successives d'exercice et de récupération.

Il convient avant tout de rappeler que **le cytosol est un milieu très encombré et dès lors peu propice au déplacement des molécules**. Dès 2001, Ellis (Ellis, 2001) a dénoncé le fait que les mécanismes physiologiques sont essentiellement étudiés dans des milieux non représentatifs de cet encombrement cellulaire. La revue de Saks (Saks, 2008) a par la suite souligné l'importance de tenir compte de la micro-compartimentation des métabolites dans l'étude quantitative de la diffusion intracellulaire. Leurs critiques ont également porté sur le fait que l'analyse théorique de la diffusion des métabolites soit basée sur l'équation de Michaelis-Menten qui utilise des coefficients de diffusion fixes pour des valeurs moyennes de concentration de métabolites. Cela semblerait conduire à des conclusions trompeuses, en contradiction avec la plupart des observations biologiques. Les auteurs concluent qu'il y a des restrictions locales à la diffusion des métabolites dans une cellule qui sont causées par son organisation structurale complexe, le surpeuplement macromoléculaire, les réseaux cytosquelettiques et l'organisation des voies métaboliques en complexes multi-enzymatiques. L'étude de Guimarães-Ferreira (Guimarães-Ferreira, 2014) rapporte en particulier que l'ADP est une molécule quasiment statique, fortement accrochée au cytosquelette. Il semble donc important de reconcevoir le métabolisme cellulaire avec cette vision de compartimentation.

Ces observations nous ont conduits à schématiser le milieu d'une cellule musculaire en trois zones (**Fig. 67**) : **la zone 1** inclut les myofilaments au niveau desquels se déroule l'hydrolyse de l'ATP en ADP, l'ADP (peu mobile de par sa taille) restant sur place. **La zone 2**, qui sépare la zone 1 de la zone 3 mitochondriale, comprend le cytosol. Cette zone est encombrée de grosses molécules qui ont du mal à circuler. **La zone 3** mitochondriale est entourée de 2 membranes (interne et externe).

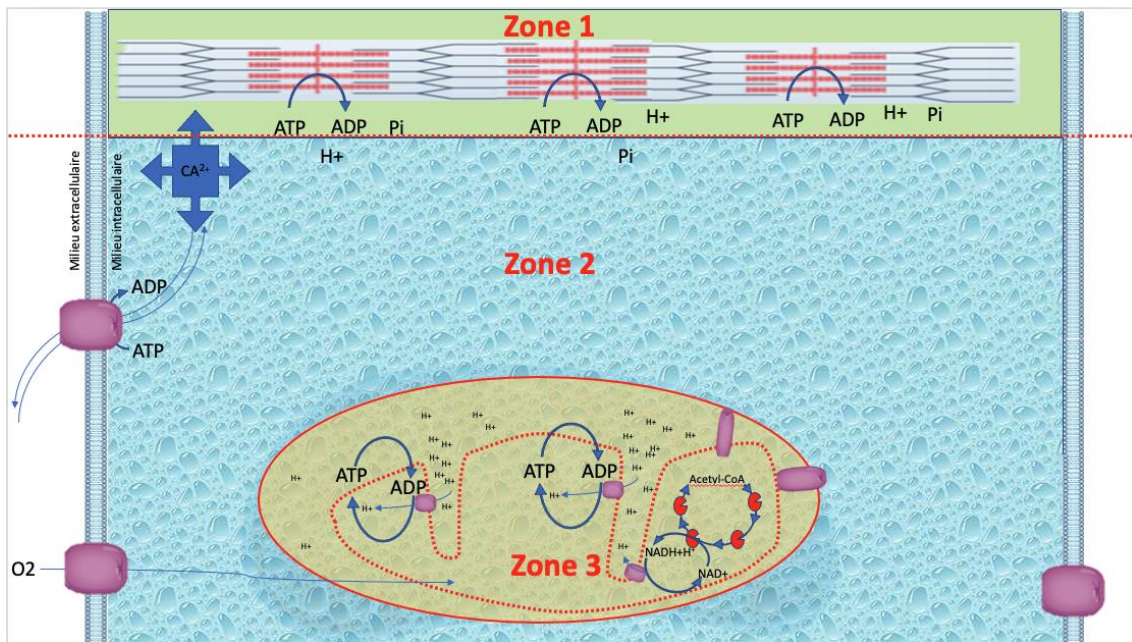


Fig. 67 : Représentation schématique de la compartimentation d'une cellule musculaire en 3 zones.

La problématique d'un modèle aussi simplifié est qu'il rend impossible la resynthèse de l'ATP à partir de la mitochondrie. Mais nous avons vu que l'hydrolyse de la PCr grâce à l'enzyme créatine kinase (CK) permettait de synthétiser rapidement de l'ATP et que la PCr pouvait être resynthétisée par le mécanisme inverse de l'hydrolyse de l'ATP au niveau des mitochondries grâce à l'enzyme créatine kinase mitochondriale (mi-CK). La PCr permettant de soutenir un exercice maximal pendant quelques secondes, elle a été longtemps considérée comme l'un des combustibles majeurs des exercices intenses, ce que l'on associe communément à la filière anaérobie alactique. Des auteurs ont toutefois révélé que la PCr est en fait un **composé intermédiaire capable de circuler rapidement dans la cellule, créant ainsi une navette entre les mitochondries et les myofibrilles d'actine et de myosine (Fig. 68)** avec comme fonction première d'agir comme un tampon énergétique temporaire (Tonkonogi and Sahlin, 2002; Guimarães-Ferreira, 2014).

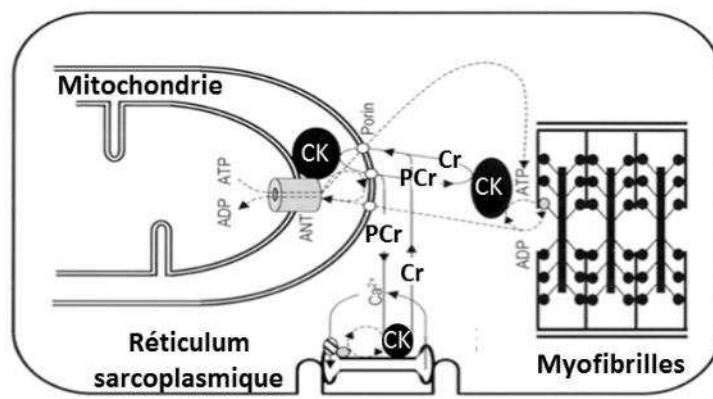


Fig. 68 : Représentation schématique des navettes PCr / Cr (adaptée de *Tonkonogi et Sahlin 2002*).

Dzeja et Terzic (Dzeja and Terzic, 2009) expliquent aussi que la réaction de l'hydrolyse à partir de 2 molécules d'ADP grâce à l'adénylate kinase s'effectue en aller-retour entre la mitochondrie et les myofilaments d'actine et de myosine, ce qui permet la resynthèse d'ATP sans que l'ADP n'ait à changer de site (*Fig. 69*)

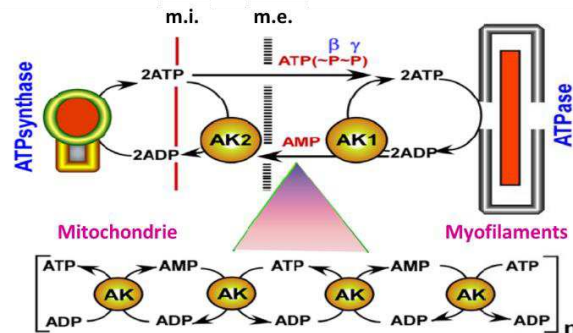


Fig. 69 : La navette de l'adénylate kinase facilite le transfert de l'ATP β - et γ -phosphoryles des sites de production aux sites d'utilisation. Dans un cardiomyocyte (schéma du bas), le transfert d'ATP et AMP entre les sites de production et de consommation d'ATP peut solliciter des sites multiples et séquentiels, qui entraînent la propagation d'une onde de flux le long d'amas de molécules d'adénylate kinase. AK1 et AK2 – isoformes cytosolique et mitochondriale de l'AK ; m.i. et m.e. : membranes internes et externe de la mitochondrie (adapté de *Dzeja et Terzic 2009*).

En résumé, la navette de l'adenylate kinase (*Fig. 69*) et celle de la PCr / Cr (*Fig. 68*) contribue ainsi à la resynthèse d'ATP au niveau des myofibrilles.

Cette considération devrait nous permettre de mieux apprécier certains mécanismes de régulation du métabolisme en fonction de l'intensité et de la durée des exercices en INT. Cela nous conduit à incrémenter notre schéma initial de ces navettes (*Fig. 70*).

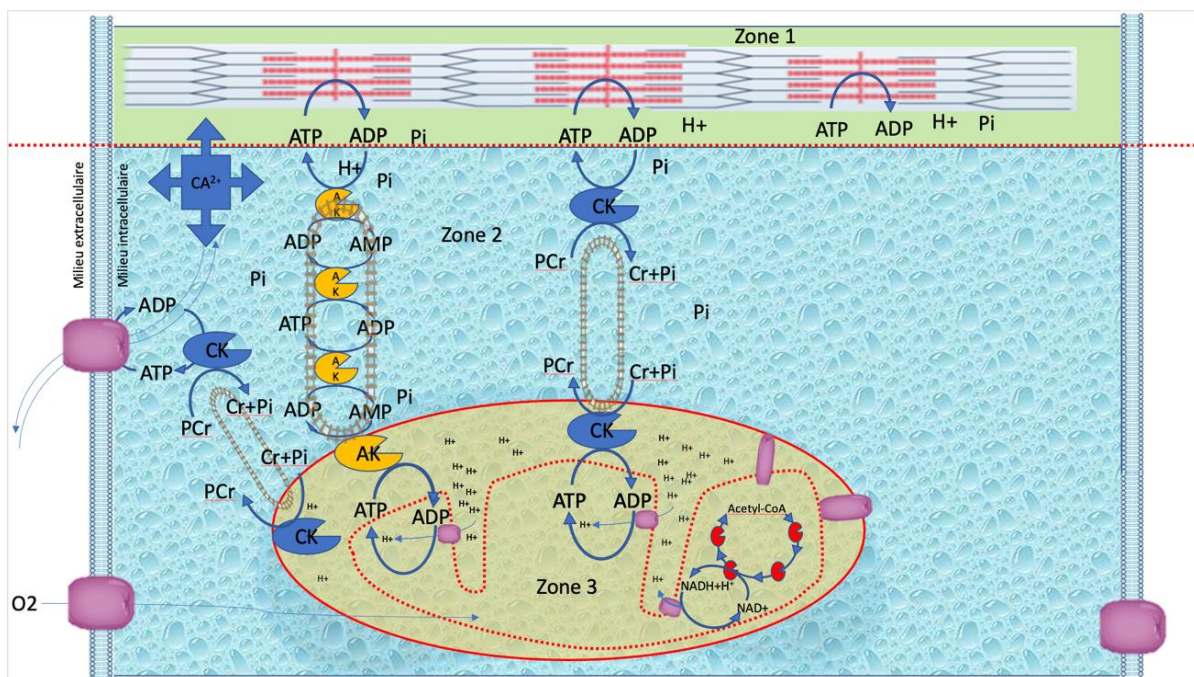


Fig. 70 : Représentation schématique de la compartimentation d'une cellule musculaire en trois zones avec les navettes ADP / AMP et PCr / Cr.

Un troisième système de navettes liées à la glycolyse permet à la cellule de pallier à la compartimentation cellulaire. Bien que la glycolyse ne produise que 2 molécules d'ATP par molécule de glucose au lieu des 30 produites par la phosphorylation oxydative, le nombre relativement limité de ses réactions chimiques et la grande abondance d'enzymes glycolytiques à action rapide fournissent néanmoins une quantité substantielle d'énergie pour la contraction des muscles squelettiques. Cette série de réactions commence dès le début de la demande de resynthèse de l'ATP et atteint son plein régime entre 10 à 15 sec (Baker *et al.*), ce qui la rend essentielle dans nombre de situations. La glycolyse nécessite du phosphate inorganique (Pi) provenant de l'hydrolyse de l'ATP et de la nicotinamide adénine dinucléotide sous forme oxydée (NAD⁺) qui se transforme en sa forme réduite (NADH).

Malgré de réelles avancées récentes dans la compréhension de cette voie métabolique, de nombreuses questions subsistent quant à ses réels facteurs limitants. Les réserves de glucose sont relativement importantes et potentiellement compensées par voie exogène, mais elles peuvent néanmoins devenir un facteur limitant lors d'un exercice continu, relativement intense et prolongé (~1h30 à 75 % $\dot{V}O_2\text{max}$). Sur des exercices plus intenses, la glycolyse a été longtemps considérée à tort comme limitée par la production de lactate, considéré alors comme un déchet hypoxique aux effets délétères multiples. Ce n'est qu'en 1985, avec l'introduction de la navette inter-cellulaire de lactate (Brooks 1985), qu'un changement de paradigme a modifié la compréhension du rôle du lactate dans le métabolisme. Depuis, **les preuves que le lactate est un acteur majeur tant comme « super-combustible », que dans la régulation du métabolisme ne manquent pas** (Sun *et al.*, 2017; Brooks, 2020).

La revue de Ferguson *et al.* (Ferguson *et al.*, 2018) sur le métabolisme du lactate mentionnant qu'à un pH sanguin physiologique de 7,35 à 7,45, l'acide lactique est dissocié à plus de 99 % en lactate et H⁺, cela a conforté la déduction simpliste selon laquelle une lactatémie élevée indiquerait un apport insuffisant en O₂ (Fletcher and Hopkins, 1907) . Renforcé par le concept du « seuil anaérobie » et de « l'acidose lactique » (Wasserman and McIlroy, 1964), ce paradigme persiste malgré de nombreux travaux révélant que l'élévation de la lactatémie liée à un déficit en O₂ n'est que l'exception qui confirme la règle. L'avancée majeure réside dans le fait que le **lactate soit le produit final de la glycolyse et non un intermédiaire** (Schurr 2017). Il n'est donc pas lié à l'apport ou non en O₂ et il est indispensable à la glycolyse (**Fig. 7I**). Le concept même de glycolyse anaérobie et aérobie disparaît. La glycolyse n'est que glycolyse ! La phase dite aérobie est un autre processus basé sur de l'oxydoréduction qui utilise le produit de la glycolyse (cycle de KREBS et phosphorylation oxydative). Cette avancée confirme aussi l'influence de la compartimentation des mécanismes du métabolisme cellulaire. Le NAD⁺ réduit en NADH dans la première phase de la glycolyse est en effet réoxydé au sein même du

cytosol par la transformation du pyruvate en lactate, le NADH ne franchit donc pas la membrane de la mitochondrie (Schurr, 2017) (voir aussi *Fig. 72A*).

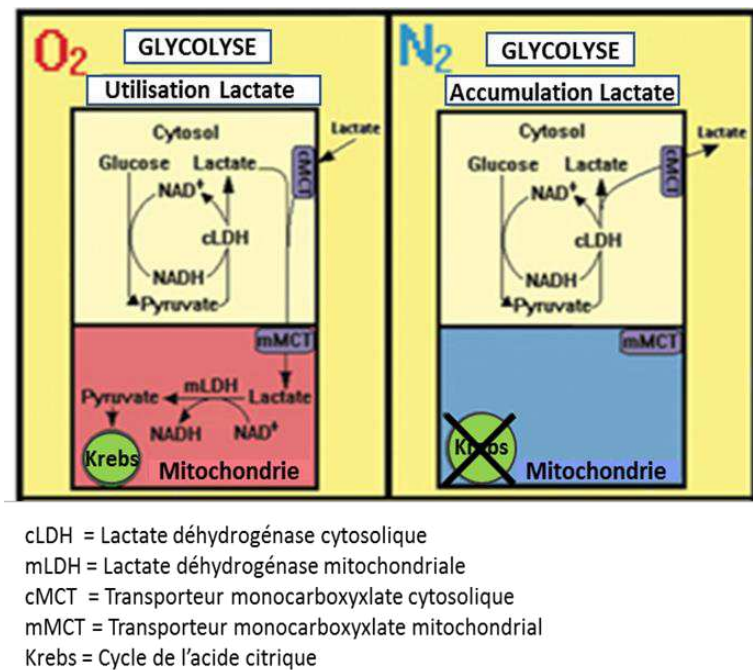


Fig. 71 : Représentation schématique la glycolyse en condition aérobique (O_2) et anaérobique (N) (adaptée de Schurr 2007).

L'élévation de la lactatémie avec l'augmentation de l'intensité de l'exercice n'est donc pas liée à un déficit en O_2 , mais à l'accélération de la glycolyse comme mécanisme de resynthèse d'ATP, causant ainsi une différence entre la capacité de production du lactate et sa réutilisation. Le lactate est enfin reconnu comme un combustible facilement transportable et réutilisable tant au niveau intracellulaire (*Fig. 72A*) qu'en différents sites corporels (*Fig. 72B*) (Ferguson *et al.*, 2018). Son accumulation est considérée comme le résultat d'un « effet de masse » régulé par la lactate déshydrogénase (LDH), qui est une enzyme d'équilibre (Heigenhauser and Parolin, 1999). La production de lactate est donc essentielle pour que le muscle dispose de NAD^+ cytosolique afin de soutenir la synthèse d'ATP à partir de la glycolyse et son accumulation n'est en rien liée à la fatigue ni à la baisse du pH, elle leur est simplement corrélée. De surcroît, la production de lactate à partir du pyruvate permet de fixer deux protons, ce qui fait du lactate le **premier système tampon** cellulaire retardant l'acidose (Robergs *et al.* 2004; Robergs 2019) (*Fig. 73*).

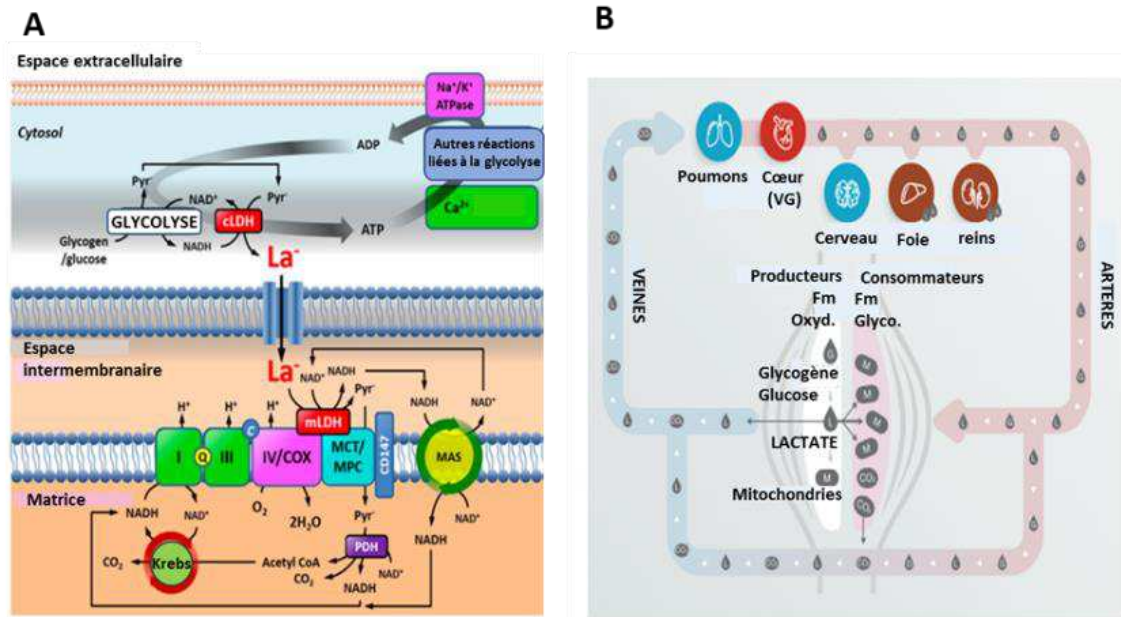


Fig. 72 : (A) Navettes du lactate (La⁻) dans cytosol et mitochondrie ; (B) Le lactate comme source d'énergie (adapté de Brooks 2018).

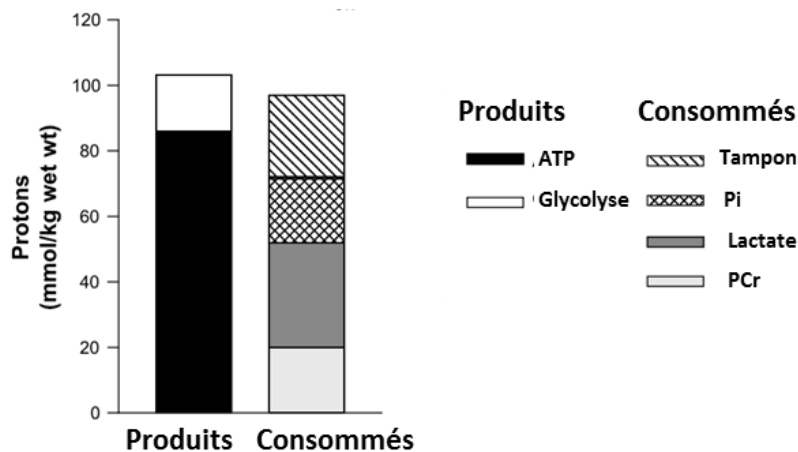


Fig. 73 : Balance intramusculaire entre la production et la consommation de lactate (adapté de Robergs 2004).

L'acidose métabolique est ainsi causée par la production de protons H⁺ provenant de l'ensemble des réactions cytosoliques et non pas de la transformation de l'acide lactique en lactate (Robergs, 2004, 2019, 2021). On remarque en particulier que les deux réactions les plus productrices d'H⁺ sur un exercice intense de 1,5 min sont l'hydrolyse de l'ATP (- 3,06 mmol.l⁻¹) et la glycolyse jusqu'au pyruvate (-85 mmol.l⁻¹), la transformation de ce dernier en lactate engendrant la fixation la plus élevée d'H⁺ (44,51 mmol.l⁻¹) devant la phosphorylation de l'ADP par la PCr (29,05 mmol.l⁻¹).

L'application à l'exercice CT de cette réactualisation des bases du métabolisme cellulaire a été présentée par Robergs *et al.* (Robergs *et al.*, 2004) au travers d'une illustration synthétique des divers flux de substrats et navettes dans deux conditions d'exercice distinctes : un exercice

en état stable à 60 % de $\dot{V}O_{2max}$ et un exercice intense à 110 % de $\dot{V}O_{2max}$ conduisant à l'épuisement en 2 à 3 min.

- Dans l'exercice à 60 % $\dot{V}O_{2max}$ (**Fig. 74**), les nutriments sont un mélange de glucose sanguin, de glycogène musculaire, d'acides gras libres dans le sang et de lipides intramusculaires. Les acides gras libres du sang et la lipolyse intramusculaire finissent par produire les molécules d'acides gras activées (AG-CoA). Le lactate est principalement consommé par les mitochondries comme substrats pour la respiration mitochondriale. Il en va de même pour les produits de l'hydrolyse de l'ATP (ADP, Pi et H⁺). Les auteurs considèrent qu'un tel scénario métabolique a un pH neutre pour les cellules musculaires.

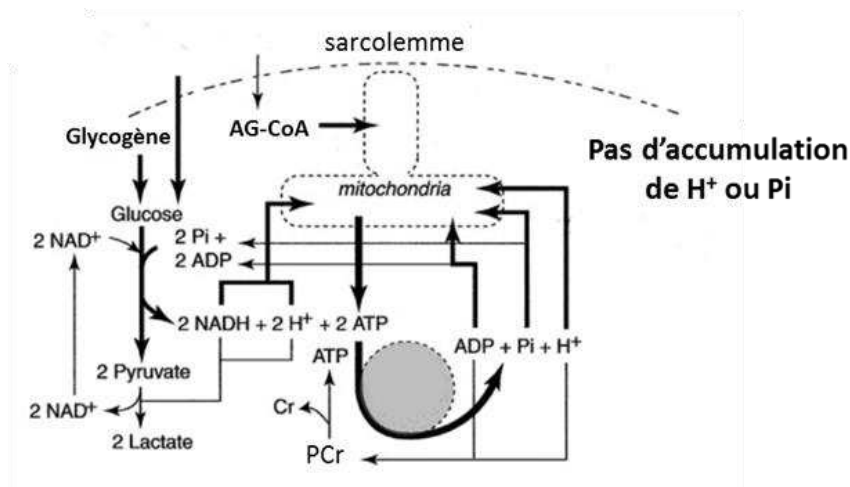


Fig. 74 : Schéma représentant le métabolisme énergétique dans les muscles squelettiques lors d'un exercice en état stable à 60 % de $\dot{V}O_{2max}$. La taille des flèches indique l'implication relative de cette réaction et le devenir prédominant des produits (adapté de *Robergs 2004*).

- Dans l'exercice à 110 % $\dot{V}O_{2max}$ (**Fig. 75**), le Pi est également un substrat de la glycolyse. L'hydrolyse de l'ATP cellulaire se produit à un rythme qui ne peut être soutenu à 100 % par la respiration mitochondriale. Il y a donc une dépendance accrue à l'utilisation de l'ADP cellulaire pour la resynthèse d'ATP à partir de la glycolyse et de la PCr. L'ampleur de la libération de protons est plus importante que celle de Pi en raison de la nécessité de recycler Pi comme substrat dans la glycolyse et la glycolyse. Ce graphe montre clairement que la cause biochimique de l'accumulation de protons n'est pas la production de lactate, mais l'hydrolyse de l'ATP. Comme expliqué précédemment, l'accumulation finale de protons est un équilibre entre les réactions qui consomment et libèrent les protons, le tamponnage de la cellule et le transport des protons hors de la cellule.

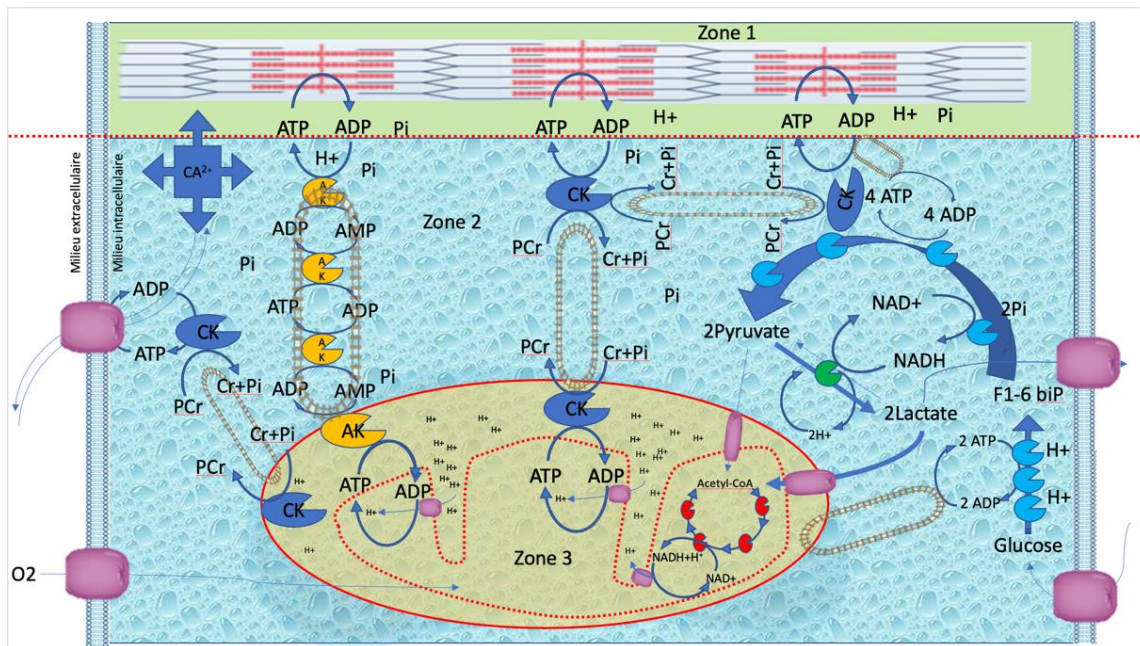


Fig. 76 : Représentation schématique d'une cellule musculaire en trois zones avec les navettes ADP / AMP, PCr / Cr et celles liées à la glycolyse.

La compréhension des limitations métaboliques liées aux exercices intermittents nécessite quelques approfondissements. De façon intéressante, Calbet *et al.* (Calbet *et al.*, 2020) se sont spécifiquement intéressés à la régulation métabolique à haute intensité que l'on retrouve dans le travail intermittent. Au regard des différentes hypothèses relatives à la régulation du métabolisme cellulaire lors d'un sprint court, les auteurs concluent que l'accumulation d'AMP / ATP, le Pi, l'augmentation des ROS et du NO, la quantité de Ca^{2+} ainsi que la faible présence d' O_2 ou celle de substrats carbonés ne sont pas responsables de la faible efficacité de la phosphorylation oxydative. Ces auteurs soulignent par contre un mécanisme majeur lié à la compartimentation cellulaire : la limitation des navettes de PCr par une activité moindre de la créatine kinase mitochondriale liée à une activité réduite des complexes protéiques transportant l'ADP du sarcoplasme à la matrice mitochondriale (le canal anionique dépendant de la tension (VDAC ou porine) située sur la membrane mitochondriale et l'adénine nucléotide translocase (ANT) (**Fig. 77**). Rappelons ici que l'ADP est une macromolécule peu mobile. Si ces canaux sont stimulés par le Ca^{2+} mitochondrial, l'accumulation importante de ce dernier dans le cytosol, comme lors d'un exercice intense, diminue l'efficacité des canaux et limite dès lors le débit de la phosphorylation oxydative.

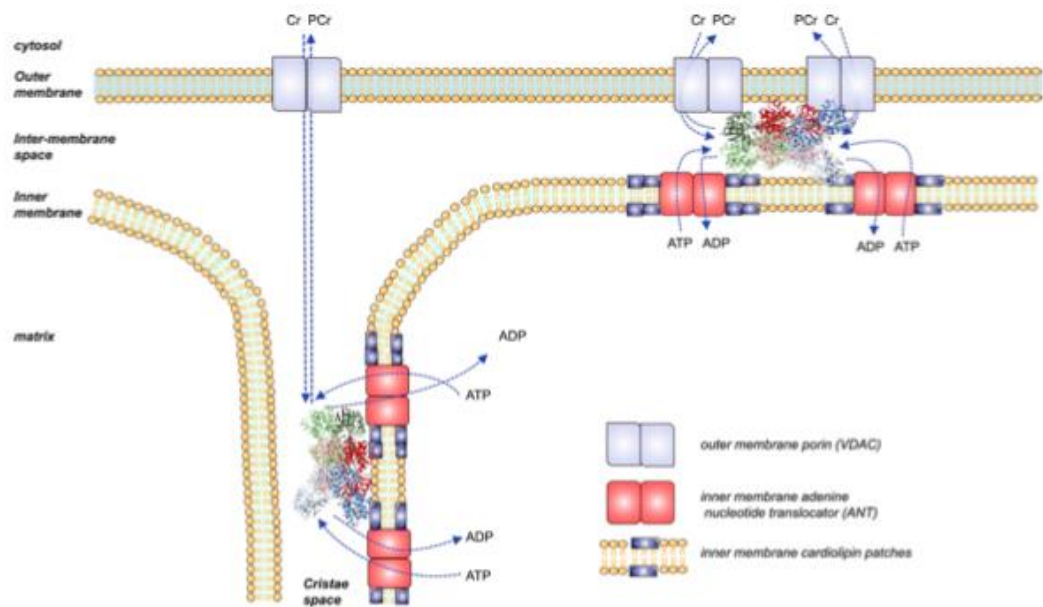


Fig. 77 : Échange ADP / ATP dans la mitochondrie. L'ADP et l'ATP ont tendance à s'accumuler dans l'espace mitochondrial intermembranaire. L'ATP qui passe par le complexe ANT est rapidement hydrolysée en ADP, qui est renvoyée à la matrice par l'ANT. La créatine kinase mitochondriale catalyse la synthèse de PCr avec l'ATP fournie par l'ANT, en utilisant le Pi et la Cr disponibles dans l'espace intermembranaire. La PCr résultante est exportée vers le sarcoplasme (modifié de *Calbet et al.* 2020).

Ces notions de compartimentation de la cellule musculaire et de l'importance des navettes bousculent notre approche habituelle du métabolisme cellulaire et influencent de ce fait notre compréhension des exercices intermittents. Notre approche du métabolisme de l'INT doit donc s'intéresser aux cinétiques des réactions cytoplasmiques et mitochondriales et tout particulièrement aux limitations liées au transport membranaire mitochondrial et aux flux des composés au sein du cytoplasme. Pour l'instant, de façon intéressante, cette capacité est rapportée comme pouvant être améliorée à l'entraînement, en particulier par la multiplication, l'amélioration de l'architecture interne et la fusion des mitochondries. On augmenterait ainsi le nombre de 'portes d'accès' tout en diminuant 'les files d'attente'. Néanmoins, ce domaine de recherche est encore spéculatif et reste à approfondir (*Ventura-Clapier et al.*, 2008) afin d'améliorer notre compréhension des limites en fonction des différents types de sports intermittents.

À ce stade, il convient déjà d'intégrer ces notions à notre schéma précédent sur la compartimentation cellulaire (**Fig. 78**) : la **zone 1** correspondant à la zone des demandes énergétiques liées à la contraction des myofilaments, comportant de faibles réserves d'ATP utilisables et des ADP peu mobiles. Une **zone 2** (cytosolique) comportant 3 types de processus. Tout d'abord, deux types de navettes entre la zone 1 de demandes énergétiques et la zone 3 de régénération. Ces navettes, grâce à l'hydrolyse de 2 ADP ou de la PCr, permettent la libération

temporaire d'énergie pour la resynthèse en zone 3. Elles constituent une sorte de système tampon permettant de réguler les cinétiques, système qui peut toutefois être rapidement limité à la jonction entre les zones 2 et 3. Cette zone 2 comporte aussi l'hydrolyse du glucose, source importante de régénération locale de l'ADP myofibrillaire. Enfin une **zone 3** (mitochondriale) qui abrite l'essentiel des phénomènes d'oxydoréduction permettant la resynthèse des navettes ADP et PCr.

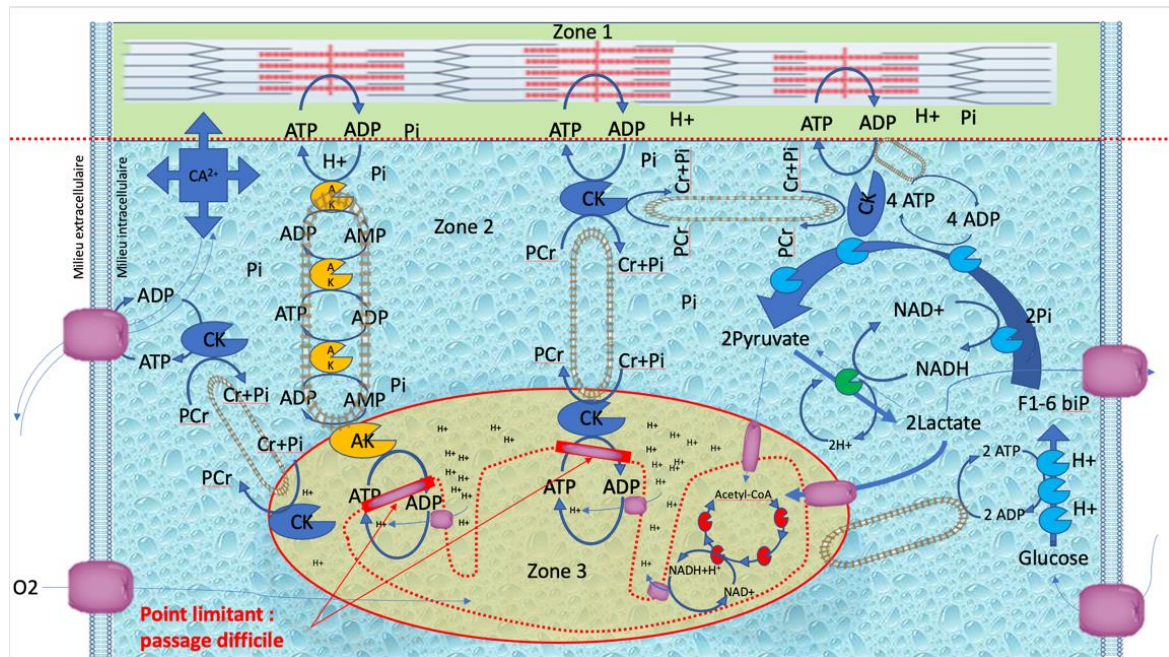


Fig. 78 : Représentation schématique d'une cellule musculaire en trois zones avec les navettes ADP / AMP, PCr / Cr et celles liées à la glycolyse ainsi que les sites majeurs de limitation des cinétiques de réutilisation des métabolites cytotytiques.

Dans le cadre de l'exercice intermittent, il convient de modéliser les phases respectives d'exercice (Fig. 79) et de récupération (Fig. 80).

L'augmentation de l'intensité à des niveaux élevés que l'on retrouve en INT engendre une demande accrue d'ATP et la régénération de l'ADP myofibrillaire, cette dernière s'effectuant par les trois processus précédemment décrits. Toutefois, les navettes de PCr et l'hydrolyse de l'ADP sont vite limitées par un débit insuffisant d'ADP mitochondrial qui limite en cascade le cycle de KREBS et donc l'absorption du lactate cytoplasmique. La diminution de la resynthèse de l'ADP myofibrillaire par ces navettes s'accompagne d'une augmentation de la glycolyse conduisant à une accumulation de lactate bousculant l'homéostasie de la cellule, en particulier le SID qui pour se réguler renvoie le lactate hors de la cellule. Cette phase entraîne en effet une augmentation rapide des ratios d'AMP / ATP et de P / PCr, activateurs des enzymes métaboliques qui vont au fil des répétitions améliorer le fonctionnement métabolique cellulaire.

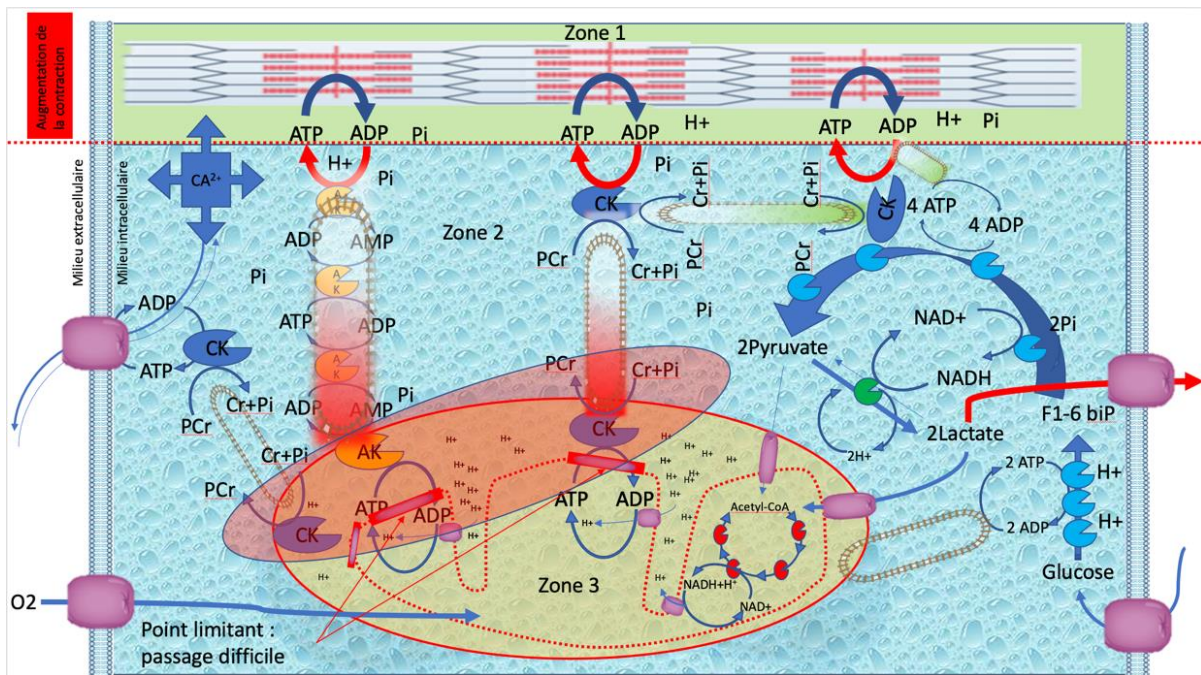


Fig. 79 : Représentation schématique de l'accumulation des métabolites à la jonction cytosol mitochondrie en phase de travail.

En phase de repos (**Fig. 80**), la baisse d'intensité permet d'évacuer les « bouchons » au niveau de la membrane interne de la mitochondrie et ainsi de régénérer le plein pouvoir des navettes cellulaires et des réserves de PCr tout en évacuant voire réabsorbant une partie du lactate par le fonctionnement optimal du cycle de KREBS.

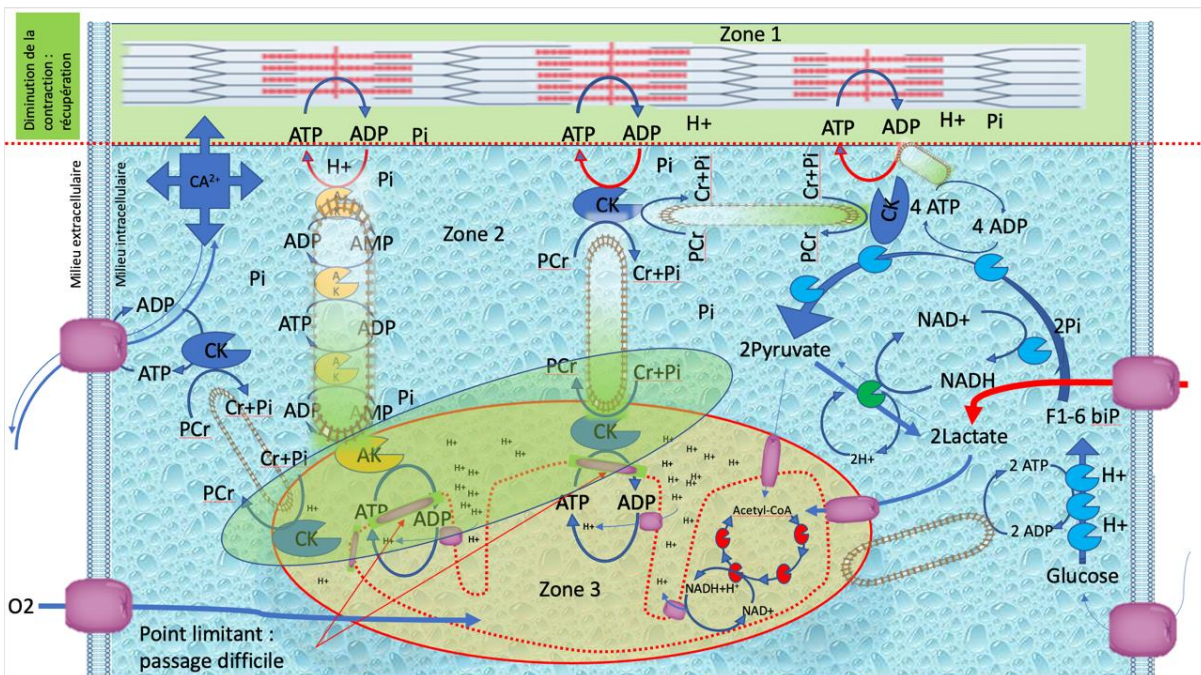


Fig. 80 : Représentation schématique de la régénération et utilisation des métabolites à la jonction cytosol mitochondrie en phase de récupération.

2. Vers une explication métabolique de la classification des 4 disciplines sportives étudiées

Le modèle métabolique cellulaire décrit dans la partie précédente va nous servir à mieux appréhender la classification proposée dans le chapitre III relatif à la compréhension des 4 disciplines intermittentes étudiées. Pour ce faire, nous nous permettrons dans un premier temps de schématiser davantage le métabolisme cellulaire tout en insistant sur les débits des différents mécanismes cellulaires sollicités.

2.1. Schématisation du métabolisme cellulaire

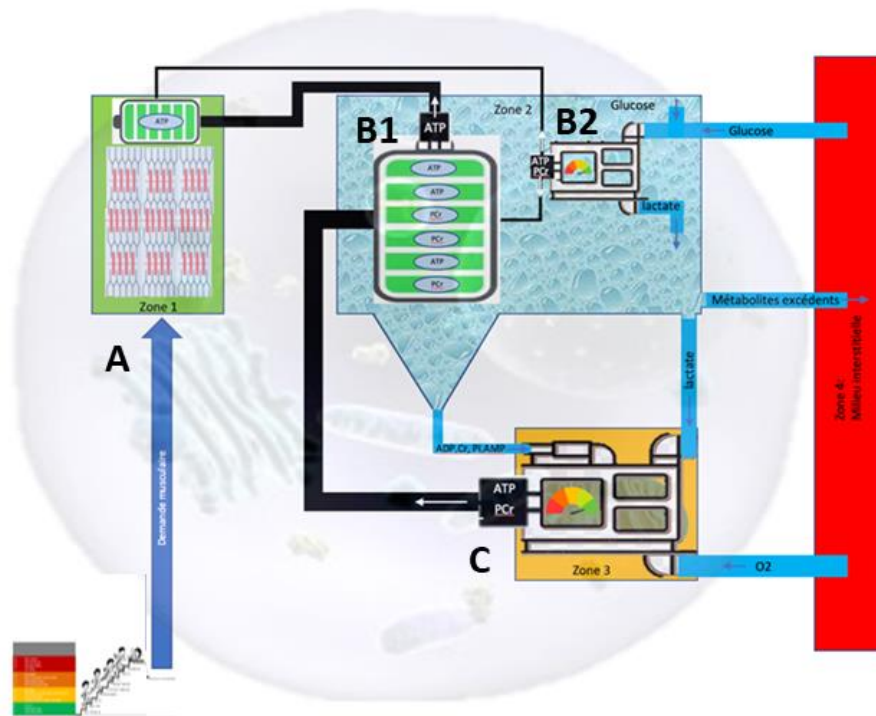


Fig. 81 : Représentation schématique du métabolisme cellulaire dont chaque élément est décrit dans le texte ci-dessous. Ce schéma correspondra à la phase 1 du schéma dynamique ultérieur (Fig. 89).

Le schéma présenté (**Fig. 81**), bien qu'incomplet d'un point de vue physiologique et réducteur sur les mécanismes réellement mis en jeu lors d'exercices intermittents, vise à nous permettre d'appliquer notre classification aux 4 disciplines INT considérées. Ce schéma commence par la demande énergétique liée à l'intensité et la durée des phases de travail et de récupération (**Fig. 81A**). Nous avons ciblé cette demande sur la **zone 1** qui correspond tout comme précédemment à la zone des myofilaments. Cette zone comprend donc les myofilaments d'actine et de myosine ainsi qu'une pile chargée au repos, correspondant à la quantité d'ATP et donc à l'énergie immédiatement disponible au niveau des myofilaments. Cette pile peut être rapidement rechargée par les trois voies cytoplasmiques précédemment décrites pour la zone 2. Cette **zone 2** comprend donc deux générateurs d'énergie : une pile composée de phosphagènes

(ATP et PCr) qui se décharge rapidement pour resynthétiser l'ATP myofibrillaire (*Fig. 81B1*) et un générateur qui simule l'action de la glycolyse anaérobie aidant à la recharge de l'ATP myofibrillaire, voire de la PCr au niveau cytoplasmique (*Fig. 81B2*). La pile de phosphagènes libère des métabolites conduits en zone 3 ou 4 et se recharge par l'intervention de la zone 3 qui représente l'espace mitochondrial (*Fig. 81C*). Le générateur glycolytique s'alimente de glucose et libère du lactate. L'intensité de fonctionnement de ce générateur est schématisée par une aiguille dans le vert lorsque la puissance est faible et dans le rouge lorsqu'elle est élevée. La **zone 3** (*Fig. 81C*) est un gros générateur qui régénère l'ATP et la PCr à partir de réactions d'oxydoréductions, de lactate et des métabolites ADP, AMP, Pi et Cr. Ce générateur est relié à la pile de la zone 2 pour la régénérer, mais pas à celle de la zone 1. Afin de schématiser la problématique liée aux différences de débit entre les zones 2 et 3, l'arrivée des métabolites cytosoliques à la mitochondrie a été représentée par un entonnoir. Enfin, une **zone 4** a été matérialisée pour symboliser le milieu extérieur qui apporte des nutriments (glucose, lactate ...) et de l'O₂ tout en recevant les métabolites libérés par la cellule qui s'accumulent dans le cytoplasme pour garder son état homéostatique le plus possible.

Afin de simplifier le schéma, nous avons limité les flèches et les composés, mais il existe bien évidemment de nombreuses autres interactions. Cette représentation schématique ne présentant pas la dynamique cellulaire, nous proposons d'illustrer cette dernière au moyen d'un schéma évolutif s'appuyant sur un exemple d'exercice d'intermittent standard avec une phase de travail et une phase de repos. Nous verrons ensuite comment ce schéma dynamique se modifie en fonction de la classification proposée.

2.2. Schématisation de la dynamique

La présente schématisation de la dynamique du métabolisme au cours de l'exercice intermittent, tant en phase de travail que de récupération, vise à expliciter les enjeux de notre classification des disciplines sportives intermittentes. Il convient de rappeler que les mécanismes que l'on va décrire pour chacune des 2 phases ne sont pas aussi distinctes. De même, bien que le métabolisme ait un coût au repos, la schématisation de la dynamique débutera à partir d'un **état de repos initial** (*Phase 1, Fig. 81*) dans lequel les « batteries » de chaque zone seront chargées et les générateurs en fonctionnement faible.

La première étape du cycle (*Phase 2*) illustre l'augmentation d'intensité du travail musculaire par une décharge rapide de la pile de la zone 1 (ATP myofibrillaire). Cette phase est essentiellement limitante pour les exercices maximaux où la pile doit suffisamment libérer d'énergie pour que le fonctionnement des myofibrilles réponde à la demande (*Fig. 82*).

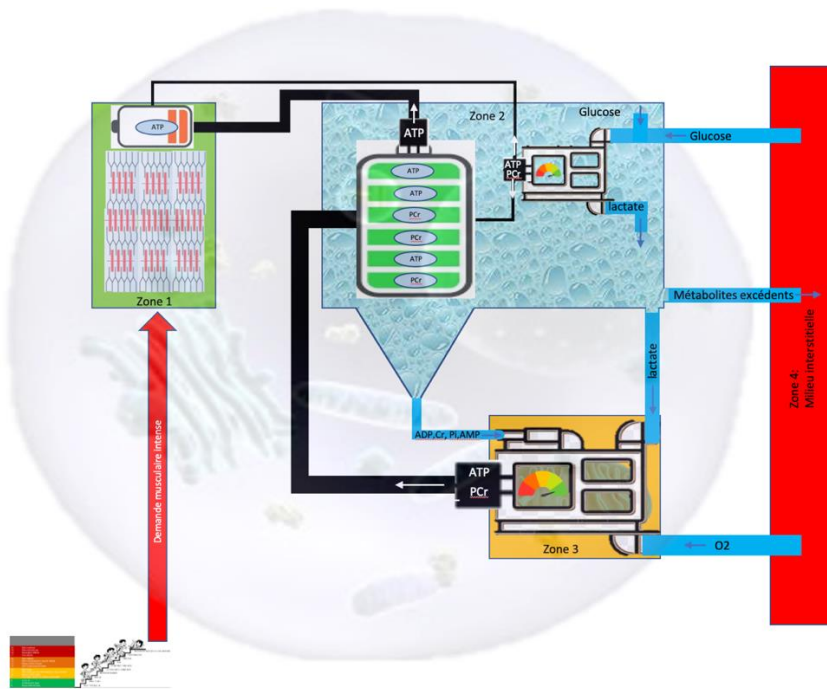


Fig. 82 : Représentation schématique de la phase 2 de la dynamique du métabolisme cellulaire.

La phase 3 correspond au rechargement de la batterie de la zone 1 par les mécanismes de la zone 2, en particulier en transférant l'énergie de la batterie 2 vers la batterie 1 et en activant le générateur (glycolyse). Le rechargement de la batterie de la zone 1 entraîne cependant une accumulation cytoplasmique de divers métabolites (lactate, Pi, Cr, AMP et H⁺) et bien d'autres que nous n'avons pas cités (Fig. 83). Cette phase est importante à considérer pour les exercices qui se prolongent dans le temps à des intensités très élevées bien que non maximales.

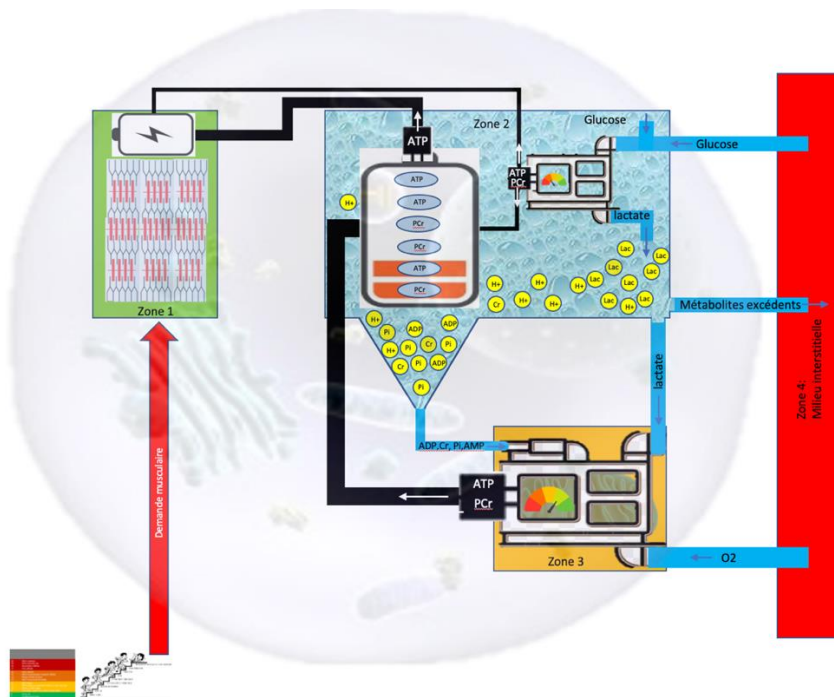


Fig. 83 : Représentation schématique de la phase 3 de la dynamique du métabolisme cellulaire.

La phase 4 (Fig. 84) correspond au maintien de l'homéostasie de la cellule musculaire par l'évacuation de certains métabolites hors de la cellule grâce au fonctionnement accru de la zone 3 (dépend en particulier de la concentration AMP / ATP). Elle est prédominante pour le maintien prolongé d'un exercice intense grâce aux mécanismes d'échange avec la zone 4 qui est fondamentale de par son activité mitochondriale élevée.

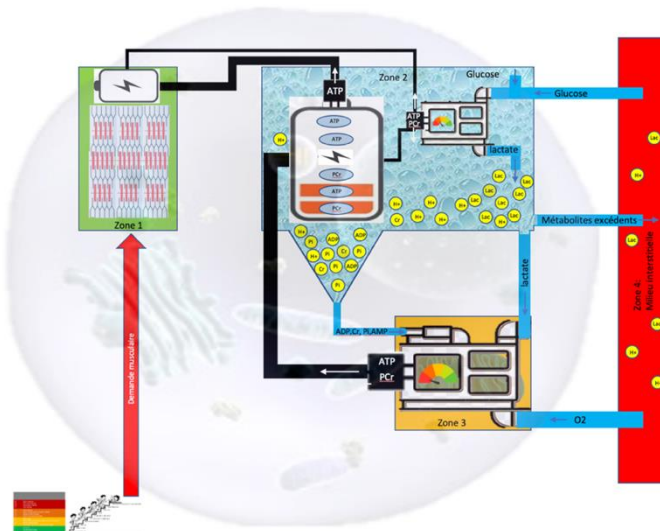


Fig. 84 : Représentation schématique de la phase 4 de la dynamique du métabolisme cellulaire.

La phase 5 (Fig. 85) correspond à la récupération que permet une forte activité de la zone 3 par rapport à celle de la zone 2, ce qui conduit à un désencombrement métabolique. Cette phase est fondamentale pour les disciplines sportives à récupération courte ou active.

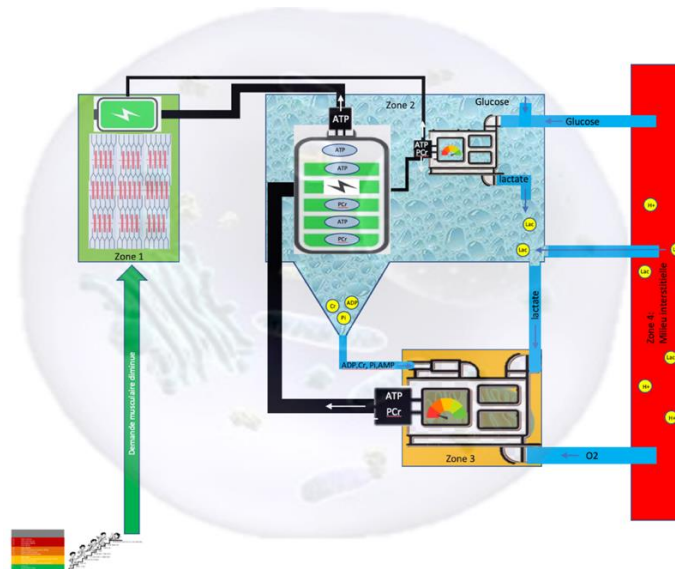


Fig. 85 : Représentation schématique de la phase 5 de la dynamique du métabolisme cellulaire.

En résumé, la Fig. 86 présente sur la page suivante la dynamique globale aux 5 phases que nous allons réinvestir dans la classification de l'exercice intermittent irrégulier et plus particulièrement des 4 disciplines sportives étudiées.

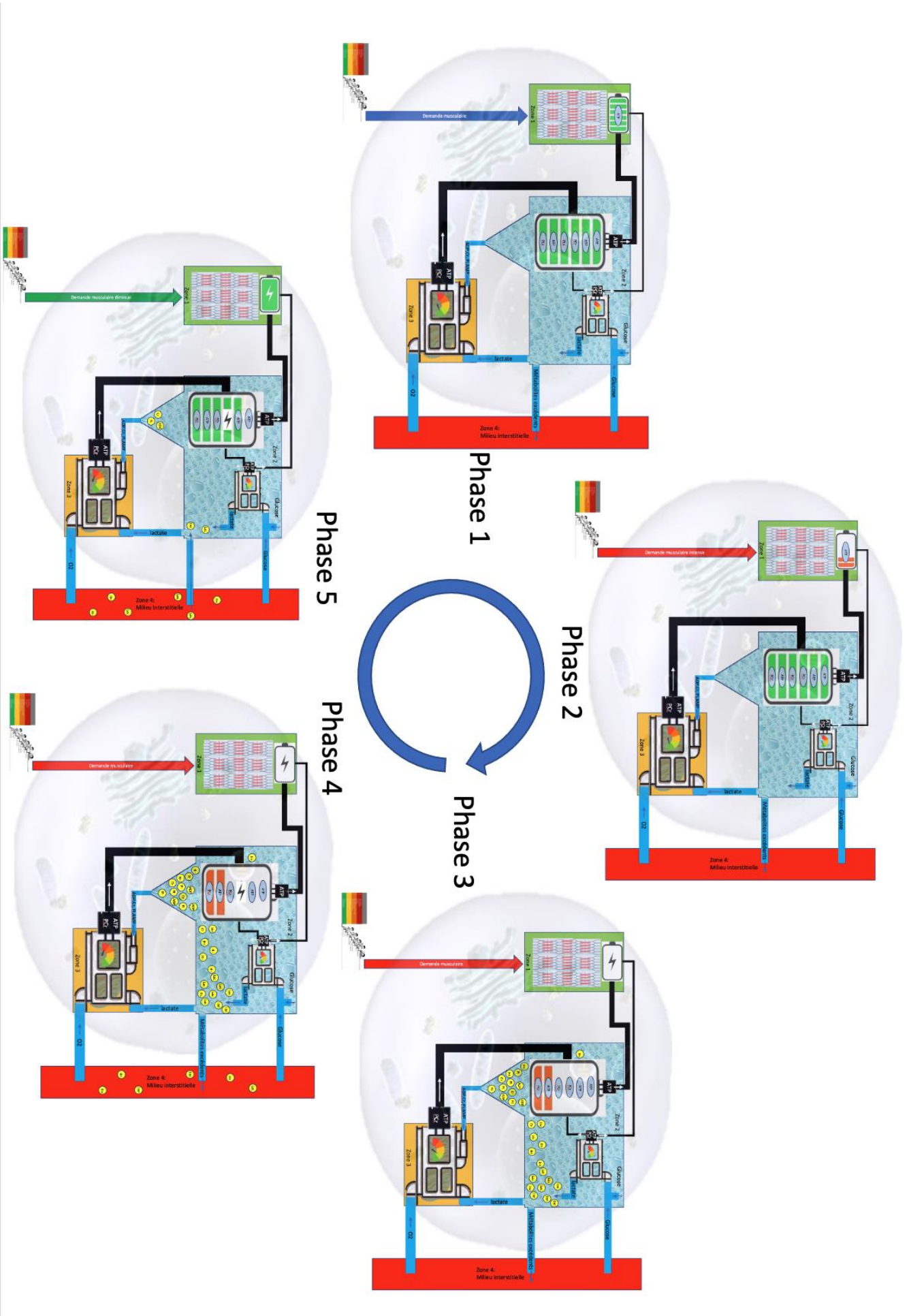


Fig. 86 : Représentation schématique des 5 phases de la dynamique du métabolisme cellulaire.

2.3. La classification de l'exercice intermittent irrégulier vue au travers du modèle métabolique

Si l'on reprend notre classification des 4 disciplines sportives que nous avons traitées, le tableau de la **Fig. 87** résume la classification et les grands groupes auxquels ces disciplines appartiennent. Rappelons aussi les principales caractéristiques des sportifs des différents sports pris en exemple dans le **Tableau 12**. Pour chacune des 4 disciplines sportives étudiées, nous allons examiner au travers de notre modèle les caractéristiques physiologiques que cette classification permettrait de mettre en évidence.

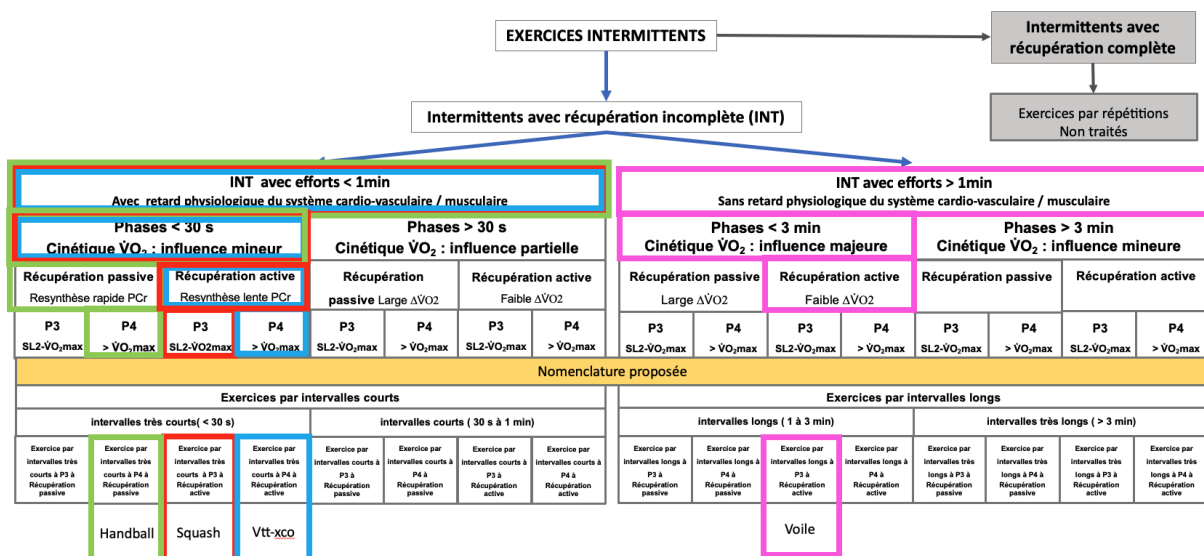


Fig. 87 : Application de notre classification des exercices INT irréguliers à la caractérisation des disciplines sportives de type handball, squash, VTT XCO et voile.

Tableau 12 : Moyennes des paramètres aérobies et de la puissance maximale des membres inférieurs des spécialistes étudiés en handball, squash, voile et VTT.

	handball	squash	voile	VTT
Poids (kg)	93,5	68,1	83,6	62,1
Taille (cm)	191,0	176,3	186,2	173,9
VO ₂ max (ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	53,8	73,5	59,0	70,3
VO ₂ à SV ₁ (ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	41,8	54,4	46,3	51,3
VO ₂ à SV ₂ (ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	49,3	66,7	52,4	63,4
Pmax relative (Watt·kg ⁻¹)	22,8	19,1	18,5	20,8

En ce qui concerne le handball (Fig. 88), les phases de travail sont d'intensité maximale, ce qui nécessite un fonctionnement optimal de la phase 2 de notre modèle. La pile de la zone 1 est de ce fait une priorité tout comme son rechargement rapide décrit en phase 3. Les temps de travail restant limités, la phase 4 correspondant à la gestion des temps de travail longs serait

nettement moins importante. Enfin, la phase 5 de récupération ne semble pas être limitante, ni en durée ni en intensité, puisque la récupération est majoritairement passive. Dans cette logique et en comparaison des autres disciplines sportives, les handballeurs possèdent la plus grande masse musculaire, mais une $\dot{V}O_2$ max absolue peu développée avec un SV1 bas (**Tableau 12**).

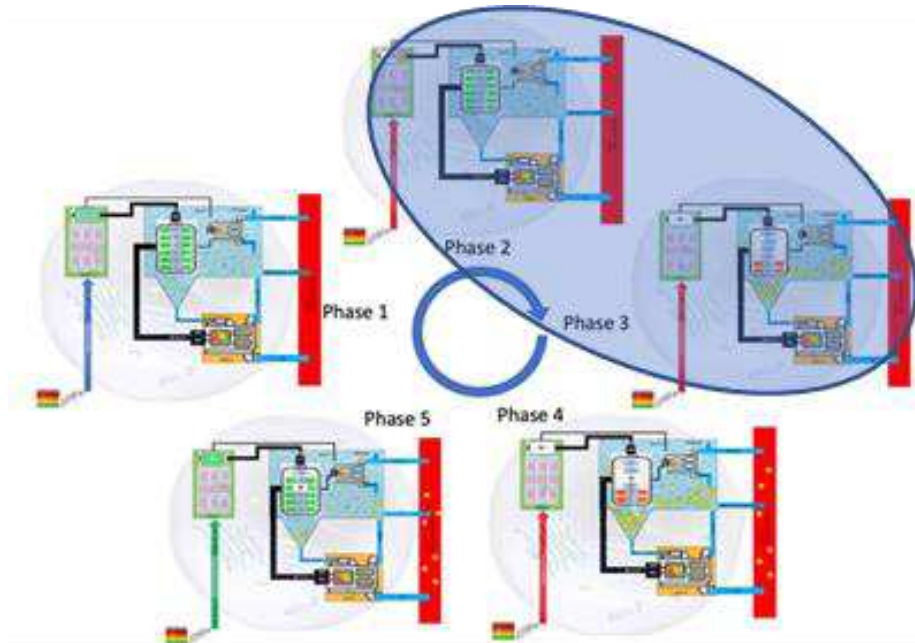


Fig. 88 : Application au handball de la représentation schématique des 5 phases de la dynamique du métabolisme cellulaire. Dans cette discipline INT, les phases 2 et 3 sont considérées comme étant prioritaires pour la performance.

La voile se situe à l'opposé de notre classification, avec des intensités de travail variant d'un niveau sous-maximal à maximal, ce qui fait que la phase 2 ne semble pas être un facteur limitant majeur (**Fig. 89**). Il en est de même pour la phase 3, car bien que les efforts soient longs, ils ne sont pas d'intensité maximale. La phase fortement sollicitée en voile correspond à la phase 4 d'équilibre qui est accentuée par les problématiques de cinétique de $\dot{V}O_2$ que tendent à accentuer des phases de travail isométrique liées à la position de rappel affectant le fonctionnement mitochondrial. La phase 5 de récupération semble importante, mais dans une moindre mesure dans le sens où les temps de récupération active sont longs même si l'intensité y reste élevée. Les phases 4 et 5 sont donc majeures pour la performance en voile, ce qui semble logique au vu des caractéristiques physiologiques précédemment relevées (**Tableau 12**). La problématique reste donc centrée sur le ratio des phases 4 et 5, entre 'équilibre positif' (tendance au désengorgement des métabolites) et équilibre négatif (accumulation des métabolites). Des qualités aérobies plutôt élevées semblent donc requises afin de trouver ce point d'équilibre. La masse particulière des régatiers en Finn est donc attribuée davantage à l'activité de rappel pour assurer l'équilibre du bateau plutôt qu'au besoin d'une masse musculaire physiologiquement

importante. Ce paramètre pourrait toutefois contribuer à l'atténuation de l'intensité relative des phases de travail isométrique en position de rappel.

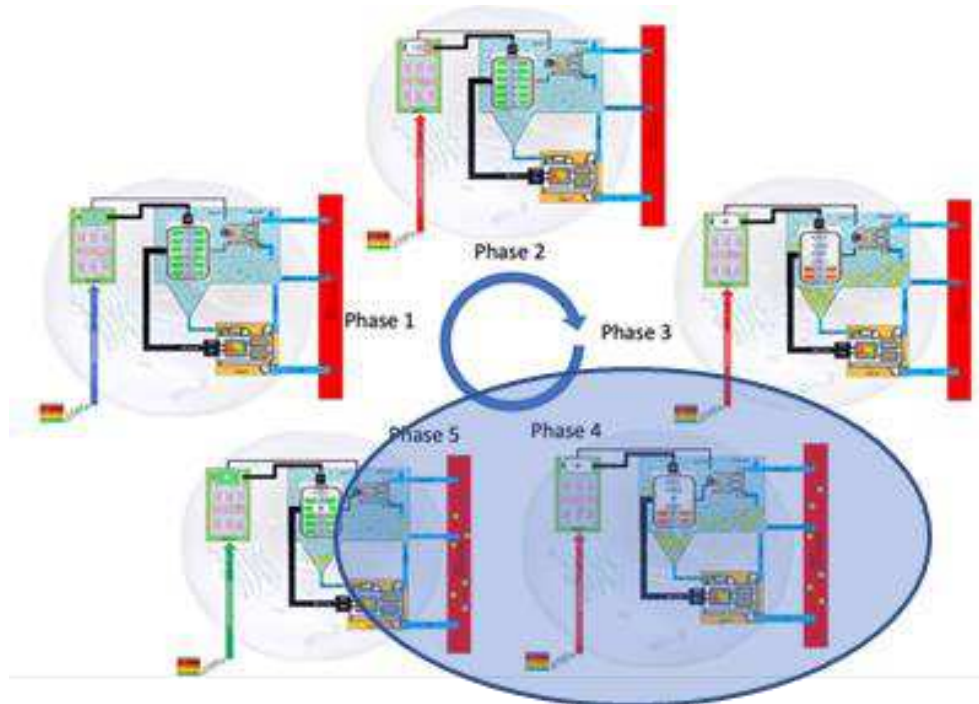


Fig. 89 : Application à la voile (Finn) de la représentation schématique des 5 phases de la dynamique du métabolisme cellulaire. Dans cette discipline INT, le rapport des phases 4 et 5 est considéré comme prioritaire pour la performance.

Le squash (Fig. 90) présente quelques similitudes avec la voile, avec une phase 2 non essentielle à la performance. Cependant, les 20 sec en moyenne des échanges à haute intensité font que la phase 3 est fortement sollicitée alors que la phase 4 l'est beaucoup moins. En revanche, la phase 5 semble essentielle étant donné les courtes durées de récupération (quelques secondes) et l'importance de la phase 3. L'importance des phases 3 et 5 spécifiques au squash semble également correspondre aux caractéristiques des athlètes qui se caractérisent par des masses musculaires moins importantes, une $\dot{V}O_2\text{max}$ élevée et surtout des seuils SV1 et SV2 particulièrement élevés (*Tableau 12*).

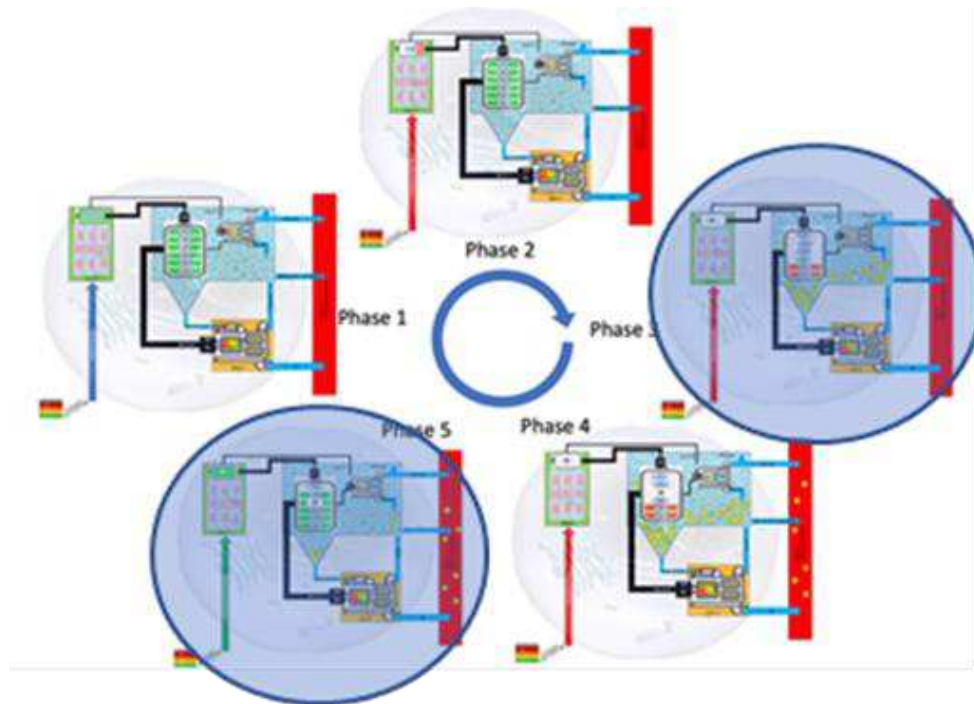


Fig. 90 : Application au squash de la représentation schématique des 5 phases de la dynamique du métabolisme cellulaire. Dans cette discipline INT, les phases 3 et 5 sont considérées comme prioritaires pour la performance.

Le VTT XCO moderne (Fig. 91), au regard des données recueillies, repose essentiellement sur les phases 2, 3 et 5. Le temps de travail étant relativement court (moins de 20 sec dans 83,5 % des cas) atténue l'importance de la phase 4. Les phases correspondent à nouveau aux caractéristiques des athlètes de VTT XCO qui, comme nous l'avons souligné dans notre étude 2, ont augmenté en puissance maximale et masse musculaire tout en conservant des $\dot{V}O_2$ importantes et des SV1 et SV2 relativement élevés en accord avec les phases 3 et 5. Avant cette évolution, le VTT mettait davantage l'accent sur les phases 3-4, 5 ce qui l'aurait placé dans la classification des exercices par séquences longues et maximales à récupération active. Il est intéressant de noter que certains cyclistes de ce type de VTT encore présents sur les circuits ont adapté leur stratégie de course à leurs qualités physiques. Ainsi, les modèles présentés peuvent également être modulés par les cyclistes afin d'adapter la performance physique à leurs caractéristiques.

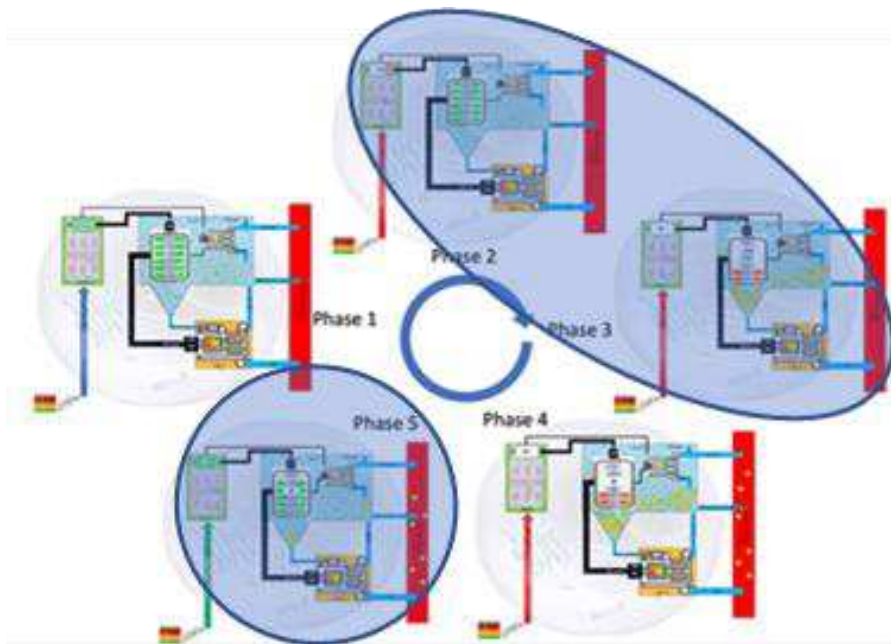


Fig. 91 : Application au VTT XCO de la représentation schématique des 5 phases de la dynamique du métabolisme cellulaire. Dans cette discipline INT, les phases 2,3 et 5 sont considérées comme prioritaires pour la performance.

Nous avons pu voir que notre modèle métabolique pouvait justifier notre classification ; cette dernière étant en accord avec les données physiologiques recueillies. Cette classification permettrait donc de distinguer les mécanismes physiologiques mis en jeu afin de mieux adapter nos entraînements. Bien que trop théorique et spéculatif à ce jour, il paraît vraisemblable que la capacité de la phase 5 soit caractérisée par la $\dot{V}O_2$ à SV1 et la phase 3 par la $\dot{V}O_2$ à SV2 ; la phase 2 dépendant davantage des qualités de production de puissance musculaire. L'identification des mécanismes de la zone 4 est plus difficile à corréler à des paramètres physiologiques, mais il est raisonnable de penser que cette zone soit un compromis entre le SV1 et le SV2.

En conclusion, si l'on croise l'ensemble des modèles et classifications appliqués aux 4 disciplines sportives intermittentes étudiées, nous aboutissons à un modèle final présenté en **Figure 92**. C'est ce modèle qu'il conviendra de tester sur un nombre plus conséquent de disciplines sportives et de populations. Nous avons enlevé de notre classification les exercices aux durées de phases de travail de plus de 3 minutes, car ils concernent une minorité de sports, mais qui devront cependant être étudiés. Cette approche devrait permettre de mieux cibler et optimiser les contenus d'entraînement en fonction de l'importance relative des phases de travail et de récupération. Il serait également intéressant de pouvoir classer les exercices intermittents par un seul référentiel alors que l'on a encore tendance à utiliser la PMA ou la Pmax. Sandford *et al.* (Sandford et al., 2021) ont par ailleurs proposé de partir du concept de

réserve de vitesse ou de puissance, qu'ils définissent par le rapport entre la VMA et V_{max} ou entre la PMA et P_{max} . Cet indice, qui présente de nombreux avantages pour caractériser les athlètes, pourrait être utilisé pour quantifier les séances d'exercices intermittents. Des études complémentaires seront envisagées afin de paramétrer la présente classification à partir de cet indice plutôt que d'utiliser la PMA.

3. Limites et perspectives

Dans ce travail de thèse, nous nous sommes intéressés à caractériser le travail intitulé « exercice intermittent irrégulier », notamment dans le cadre d'activités sportives codifiées. Dans ce but, nous nous sommes initialement appuyés sur les connaissances physiologiques rapportées pour « l'exercice intermittent classique » (au temps de travail et de repos stables) pour évoluer vers une classification plus adaptée aux exercices intermittents irréguliers. Cependant, le manque de littérature spécifique à ce type d'exercices et l'application de notre modèle à seulement 4 disciplines sportives ne nous permet pas à ce stade de généraliser cette classification. Celle-ci constitue néanmoins une base au développement d'une approche physiologique de la classification des exercices intermittents. Son amélioration nécessitera de la tester et de l'adapter à un panel accru de disciplines sportives dans chacune des catégories.

D'autre part, le couplage avec notre deuxième modèle sur le métabolisme cellulaire a cherché à le rendre utile aux entraîneurs pour le paramétrage de séances d'entraînement spécifiques à leur discipline. Le modèle obtenu, basé sur les cinétiques du métabolisme cellulaire, vise à mieux cibler les qualités anaérobie ou aérobie à développer au regard d'une discipline sportive intermittente donnée. Cela nous semble constituer un outil pertinent pour améliorer notre compréhension des mécanismes physiologiques fins des sportifs, notamment de haut niveau. D'autres recherches devront toutefois être menées pour réellement construire un outil de classification et d'entraînement basé sur les mécanismes physiologiques sollicités dans des exercices intermittents irréguliers. En ce qui concerne l'approfondissement du modèle cellulaire, l'utilisation de l'IRM à 7 teslas couplée à la réalisation d'un exercice physique sur ergomètre magnétique avec une antenne à phosphagènes nous permettrait de confirmer les déplacements et la cinétique de l'ATP, de l'ADP et du Pi. Néanmoins, des études au microscope électronique (sans doute sur des cellules animales avant de le faire sur des cellules humaines) seront indispensables pour valider un modèle cellulaire tenant compte de la problématique des cinétiques au niveau de la paroi interne mitochondriale.

Concernant la classification, nous devons dans le futur approfondir les axes suivants :

- Caractériser l'intensité de l'intermittent par un référentiel unique
- Tester le modèle sur de nombreuses disciplines et leurs caractéristiques physiologiques
- Tester le modèle sur des sportifs amateurs
- Étendre la classification aux activités physiques intermittentes

Enfin, il serait intéressant d'étendre la classification aux efforts intermittents de très longue durée comme le cyclisme dans les épreuves de montagne ou le trail et d'établir les liens entre le pacing et la régulation des cinétiques du métabolisme cellulaire.

Fig. 1 : Schématisation de la distinction entre les exercices intermittents de type classique ou régulier de ceux de type irrégulier.	10
Fig. 2 : Paavo Nurmi (A) et Emil Zátopek (B), victorieux aux Jeux olympiques de 1920 et 1952.	11
Fig. 3 : Nombre de publications internationales et évolution de l'HIIT dans les champs liés à la promotion de la santé (adapté de <i>You et al., 2021</i>).	13
Fig. 4 : Effet du type d'entraînement (continu intense : CI, intermittent court : IC ou intermittent long : IL) sur : (A) la consommation d'oxygène ($\dot{V}O_2$) et (B) la fréquence cardiaque en cours d'exercice, (C) la consommation totale d'oxygène ($\dot{V}O_2$ totale) et (D) la lactatémie (adapté de <i>Zafeiridis et al. 2010</i>).	16
Fig. 5 : Influence de la modalité d'entraînement sur : (A) la puissance développée, (B) la consommation d'oxygène ($\dot{V}O_2$), (C) la lactatémie, (D) la fréquence cardiaque (f_c), (E) la sensation subjective d'exercice (RPE) et (F) la fréquence respiratoire (f_R). (adapté de <i>Nicolò et al. 2014</i>).	17
Fig. 6 : Relation entre la sensation d'exercice (RPE) et la fréquence respiratoire (f_R) relative dans l'ensemble des 4 protocoles (adapté de <i>Eston 2012</i>).	18
Fig. 7 : Représentation graphique du travail externe effectué par différentes combinaisons d'exercices continus et intermittents (adapté de <i>Saltin et al. 1976</i>).	20
Fig. 8 : L'ampleur des adaptations induites par l'exercice au niveau de la consommation maximale d'oxygène ($\dot{V}O_{2max}$) et de la structure et fonctionnalité des cardiomyocytes dépend de l'intensité de l'INT (adapté de <i>Wisløff et al. 2009</i>).	22
Fig. 9 : Classification des entraînements intermittents basée sur l'intensité de l'exercice (adapté de <i>Weston et al. 2014</i>).	23
Fig. 10 : Représentation graphique des principaux types d'exercices aérobie. (adapté de <i>MacInnis et Gibala 2017</i>).	24
Fig. 11 : Influence de la durée des phases de repos sur une performance de sprint maximal sur 4 s. (adapté de <i>Girard et al. 2011</i>).	25
Fig. 12 : Classification des protocoles HIIT. CI, MI et LI : intervalle court, modéré ou long. LV et MV : volume faible et modéré. CT, MT et LT : à court, moyen et long terme (adapté de <i>Wen et al. 2019</i>).	25
Fig. 13 : Proposition de classification des protocoles intermittents (INT) d'intensité élevée. (adapté de <i>Tschakert et Hofmann 2013</i>)	27
Fig. 14 : Cellules musculaires lisses des parois des vaisseaux sanguins (A); Influence de l'ouverture (B) vs. de la fermeture (C) des sphincters précapillaires sur le passage du sang dans les capillaires en fonction des besoins (adapté de <i>Mader 2006</i>).	29
Fig. 15 : Évolution de la répartition du débit cardiaque aux différents organes et tissus avec l'augmentation de l'intensité de l'exercice aérobie (adapté de <i>Laughlin 1987</i>).	30
Fig. 16 : Évolution de la pression sanguine systolique et diastolique (moyenne \pm erreur standard) et de la pression moyenne avec l'augmentation de l'intensité d'un exercice sur ergocycle (adapté de <i>Laughlin 1987</i>)	31
Fig. 17 : Ajustement dynamique du flux sanguin musculaire dans les transitions repos-exercice lors d'un exercice (A) de flexions-extensions rythmiques du genou à 40 W et (B) de cycles répétés de fermeture / relaxation de la main (1-s / 2-s) avec repos à 20 % de la contraction maximale volontaire (adapté de <i>Tschakovsky et Sheriff 2004</i>).	32
Fig. 18 : Exercice rythmique de périodes de fermeture / relaxation de la main. (adapté de <i>Tschakovsky et Sheriff 2004</i>).	33
Fig. 19 : Estimation du temps moyen de transit (MTT) en fonction du flux sanguin et selon la densité capillaire (adapté de <i>Saltin et al. 1985</i>)	33
Fig. 20 : Modèle schématique de la courbe de fonctionnement du baroréflexe carotidien (BRC)	

et de ses paramètres opérationnels au repos (A) et à l'exercice (B). (adapté de <i>Raven et al. 2006</i>).	34
Fig. 21 : Réponses cardiovasculaires à 15 min d'exercice intermittent (60 :60 sec) vs. continu (adapté de <i>Foster et al. 1999</i>).	35
Fig. 22 : Indexes de réactivation parasympathique et puissance haute fréquence (HF) pour chacun des 3 types d'exercice : sprints répétés (RS), course continue modérée (MC) et course à haute intensité (HI). (adapté de <i>Buchheit et al. 2007</i>).	36
Fig. 23 : Effets cardio-métaboliques du HIIT chez des patients atteints de maladies métaboliques. (adapté de <i>Cassidy et al. 2017</i>).	38
Fig. 24 : Couplage excitation-contraction cardiaque. (adapté de <i>Kemi et al. 2007</i>).	39
Fig. 25 : Influences de la calcium / calmoduline-dépendante kinase II (CaMKII) sur divers mécanismes sollicités dans le couplage excitation-contraction et les flux de Ca^{2+} (adapté de <i>Bers et Grandi 2009</i>).	39
Fig. 26 : Exemples de tracés d'enregistrement des cycles de raccourcissement des cardiomyocytes chez les murins sédentaires vs. entraînés en réponse à une stimulation électrique à 5 Hz (A) et les variations associées de la concentration intracellulaire des Ca^{2+} [Ca] _i (adapté de <i>Kemi et al. 2007</i>).	40
Fig. 27 : Changements morphologiques engendrés par 16 semaines d'entraînement HIIT comparé à ceux du groupe témoin. MM, masse myocardique des 2 ventricules ; VTD, volume télédiastolique, VTS, volume télésystolique ; VES, volume d'éjection systolique (adapté de <i>Scharf et al. 2015</i>)	41
Fig. 28 : Effets de l'entraînement sportif spécifique sur la taille du ventricule gauche (VG) et l'épaisseur de ses parois (adapté de <i>Maron et Pellicia 2006</i>).	42
Fig. 29 : Effets de l'entraînement sportif spécifique sur la taille du ventricule gauche et l'épaisseur de ses parois (adapté de <i>Maron et Pellicia 2006</i>).	42
Fig. 30 : (A) Enveloppe débit-volume (V-V) d'un participant non entraîné disposant d'une grande réserve ventilatoire compte tenu de la taille du volume courant maximal par rapport à cette boucle débit-volume maximale (MFVL). (B) Boucle V-V d'un athlète entraîné en endurance (adapté de <i>McKenzie et al. 2012</i>).	45
Fig. 31 : Schéma des effets potentiels des métaborécepteurs des muscles respiratoires (adapté de <i>Dempsey et al. 2006</i>).	46
Fig. 32 : Interaction entre les systèmes respiratoire, cardiovasculaire et musculaire. (adapté de <i>Racinais et Perrey 2016</i>).	48
Fig. 33 : Les voies de transport et barrières à la diffusion de l'O ₂ : (A) depuis les poumons jusqu'à la mitochondrie musculaire et (B) entre le milieu extracellulaire (plasma) et la mitochondrie. (adapté de <i>Clanton et al. 2013</i> et de <i>Poole et Jones 2012</i>).	49
Fig. 34 : Détermination individuelle (A) des seuils ventilatoires 1 (VT1) et 2 (VT2) sur la base des équivalents respiratoires en oxygène ($\dot{V}E / \dot{V}O_2$) et en dioxyde de carbone ($\dot{V}E / \dot{V}CO_2$) ; (B) du seuil lactique (LT), du seuil anaérobie (IAT) et du seuil d'accumulation du lactate (adapté de <i>McLellan 1985</i>).	50
Fig. 35 : (A) Réponse de la $\dot{V}O_2$ alvéolaire cycle à cycle au début d'un exercice sur ergocycle à intensité modérée avec indication des 3 phases obtenues par la modélisation de son évolution. (B) Schéma démontrant les propriétés fondamentales de la composante unique exponentielle de la réponse de $\dot{V}O_2$ (adapté de <i>Poole et Jones 2012</i>).	51
Fig. 36 : Schéma de la cinétique de la $\dot{V}O_2$ (A), de la puissance développée (B) et de la lactatémie artérielle (C) en lien avec la durée tolérée de l'exercice à un rythme de travail constant. Les caractéristiques des réponses (A) et (C) sont utilisées pour définir quatre zones d'intensité différentes décrites dans le texte ci-dessus (adapté de <i>Rossiter 2010</i>).	52
Fig. 37 : Schéma de l'hypothèse associant la composante lente de $\dot{V}O_2$ au recrutement d'unités motrices de type II (adapté de <i>Barstow et al. 1996</i>).	53
Fig. 38 : Influence de la myotypologie sur la cinétique de $\dot{V}O_2$ (normalisée en coût d'O ₂) pendant un exercice intense de pédalage (60 tours par min) pour 2 participants (adapté de <i>Barstow et al. 1996</i>).	53

- Fig. 39** : Analyse des fluctuations de $\dot{V}O_2$. (A) La somme de l'amplitude du pic au nadir et (B) le taux d'augmentation supérieure à 20 ml.s⁻¹ (adapté de *Combes et al. 2016*). 54
- Fig. 40** : Quantification des fluctuations de $\dot{V}O_2$. Effets de la durée du cycle (30 sec : 30 sec ; 60 sec : 60 sec; 120 sec : 120 sec) sur l'amplitude totale des fluctuations de $\dot{V}O_2$ (A), le temps passé à un taux > 20 mL.s⁻¹ (B) et l'index de variations de la $\dot{V}O_2$ (C) (adapté de *Combes et al. 2016*). 54
- Fig. 41** : Temps passé à $\dot{V}O_{2max}$ (moyenne \pm écart-type) lors d'exercices, de type continu (C) ou intermittent (I), réalisés à la course à différentes intensités exprimées en pourcentage de la vitesse maximale aérobie (VMA). 100 %C : courses continues à 100 % VMA. 110 %I : courses intermittentes à 110 % VMA. De même pour 120, 130 et 140 %I. * : significativement différent de 120 %I (p<0.05) (adapté de *Dupont et al. 2002*). 55
- Fig. 42** : Un exemple de l'évolution de la $\dot{V}O_2$ lors d'une course en continu et de 3 courses intermittentes pour un même participant. La ligne horizontale indique la valeur de $\dot{V}O_{2max}$ préalablement déterminée par un test incrémental (adapté de *Dupont et al. 2002*). 55
- Fig. 43** : (A) Evolution de la lactatémie au cours de trois exercices intermittents réalisés à la puissance de 412 W pendant 30 minutes : 10 sec / 20 sec; 30 sec / 60 sec; 60 sec / 120 s. La zone grisée correspond à la lactatémie de repos. (B) Calcul des fractions d'oxygène utilisées (par le métabolisme basal, liée à la myoglobine et transportées par le sang) et du déficit en oxygène au cours du 10 sec / 20 sec et du 60 sec / 120 sec (adapté de *Åstrand et al. 1978*). 56
- Fig. 44** : Changements de l'index d'oxygénation tissulaire (TOI) pendant et après le premier (A) et le dernier (B) sprint de 30 sec chez un participant représentatif (adapté de *Buchheit et al. 2012*). 57
- Fig. 45** : Schéma du protocole intermittent sur ergocycle. 60
- Fig. 46** : Réponses représentatives (un participant) de l'évolution de la lactatémie (sang capillaire) au cours des 4 protocoles de test intermittent (adapté de *Turner et al. 2006*). 60
- Fig. 47** : Réponses représentatives (un participant) de l'évolution de la consommation d'oxygène à l'étage pulmonaire ($\dot{V}O_2$), la désoxygénation au niveau du vaste latéral ($\Delta[Hb]$) et la fréquence cardiaque (Fc) au cours (A) de l'ensemble de l'INT 10 sec / 20 sec et (B) de la phase stabilisée (adapté de *Turner et al. 2006*). 61
- Fig. 48** : Réponses représentatives (un participant) de l'évolution de la consommation d'oxygène à l'étage pulmonaire ($\dot{V}O_2$), la désoxygénation au niveau du vaste latéral ($\Delta[Hb]$) et la fréquence cardiaque (Fc) au cours (A) de l'ensemble de l'INT 30 sec / 60 sec et (B) de la phase stabilisée (adapté de *Turner et al. 2006*). 62
- Fig. 49** : Réponses représentatives (un participant) de l'évolution de la consommation d'oxygène à l'étage pulmonaire ($\dot{V}O_2$), la désoxygénation au niveau du vaste latéral ($\Delta[Hb]$) et la fréquence cardiaque (Fc) au cours (A) de l'ensemble de l'INT 60 sec / 120 sec et (B) de la phase stabilisée (adapté de *Turner et al. 2006*). 62
- Fig. 50** : Évolution au cours de 10 sec d'INT court (IC), INT long (IL) et continu (CT) sur : (A) le volume d'éjection systolique (VES) et le débit cardiaque (\dot{Q}_c), (B) la fréquence cardiaque (Fc) et la consommation d'O₂ à l'étage pulmonaire ($\dot{V}O_2$), (C) l'index de désoxygénation au niveau du vaste latéral ($\Delta[Hb]$) et (D) de saturation musculaire en O₂ (adapté de *Turner et al. 2006*). 63
- Fig. 51** : Oxygénation relative (oxyhémoglobine) moyenne (\pm SE) du muscle quadriceps lors de deux exercices intermittents : court (IC) vs. long (IL). *P < 0,001 : différence significative entre les 2 protocoles INT (adapté de *Christmass et al. 1999*). 64
- Fig. 52** : Influence du type d'INT, court (trait plein) vs. long (pointillés) sur : (A) le taux d'oxydation des glucides et des lipides, (B) le pH plasmatique capillaire et les bicarbonates, (C) les gaz ventilatoires (adapté de *Christmass et al. 1999*). 64
- Fig. 53** : Intervalle de confiance à 95 % pour les changements relatifs de $\dot{V}O_{2pic}$ (A), puissance à $\dot{V}O_{2pic}$ (B), puissance à 4 mmol.l⁻¹ de lactatémie (C) et temps jusqu'à épuisement (TTE) à 80 % de $\dot{V}O_{2pic}$ (D). TEM : témoin (adapté de *Seiler et al. 2011*). 66
- Fig. 54** : Proposition d'une nouvelle classification des exercices INT. 70

Fig. 55 : Évolution au cours du temps et par tour de la désoxygénation (TSI %) au niveau du vaste latéral.	104
Fig. 56 : Caractérisation des exercices de VTT XCO . (Lactate = ou Stable : lactatémie stable; P4 intensité moyenne des phases d'exercice > PMA; RA : récupération active).	105
Fig. 57 : Illustration des conditions d'enregistrement des paramètres physiologiques.	108
Fig. 58 : Caractérisation des exercices en handball . (Lactate = ou Stable : lactatémie stable ; P4 intensité moyenne des phases d'exercice > PMA ; RP : récupération passive).	112
Fig. 59 : Caractérisation des exercices en voile . (Lactate = ou Stable : lactatémie stable ; P3 intensité moyenne des phases d'exercice < PMA ; RA : récupération active).	112
Fig. 60 : Caractérisation des exercices en squash . (Lactate = ou Stable : lactatémie stable ; P3 intensité moyenne des phases d'exercice < PMA ; RA : récupération active).	113
Fig. 61 : Écarts moyens relatifs en masse corporelle, taille et $\dot{V}O_2\max$ (A) et en % de $\dot{V}O_2\max$ à SV1 et SV2 (B) des spécialistes de handball, squash et voile par rapport aux vététistes.	114
Fig. 62 : Proposition d'une classification des sports intermittents irréguliers	116
Fig. 63 : Schéma du couplage excitation-transcription dans le muscle squelettique. Ces perturbations de l'homéostasie du muscle squelettique entraînent l'activation de réseaux de molécules de signalisation (adapté de <i>Egan and Zierath, 2013</i>).	118
Fig. 64 : (A) Structures et différentes fonctions de l'ATP ; (B) Réactions d'hydrolyse de l'ATP en $ADP + P_i + \sim H^+$ ou $AMP + HPP_i + \sim H^+$.	119
Fig. 65 : Réaction d'hydrolyse du phosphoénolpyruvate (adapté de <i>Voet et Voet 2017</i>).	120
Fig. 66 : (A) Organisation des mitochondries et (B) Rôles métaboliques de la mitochondrie (www.webdepot.umontreal.ca , Université de Montréal)	120
Fig. 67 : Représentation schématique de la compartimentation d'une cellule musculaire en 3 zones.	122
Fig. 68 : Représentation schématique des navettes PCr / Cr (adaptée de <i>Tonkonogi et Sahlin 2002</i>)	122
Fig. 69 : La navette de l'adénylate kinase facilite le transfert de l'ATP β - et γ -phosphoryles des sites de production aux sites d'utilisation. Dans un cardiomyocyte (schéma du bas), le transfert d'ATP et AMP entre les sites de production et de consommation d'ATP peut solliciter des sites multiples et séquentiels, qui entraînent la propagation d'une onde de flux le long d'amas de molécules d'adénylate kinase. AK1 et AK2 (adapté de <i>Dzeja et Terzic 2009</i>).	123
Fig. 70 : Représentation schématique de la compartimentation d'une cellule musculaire en trois zones avec les navettes ADP / AMP et PCr / Cr.	123
Fig. 71 : Représentation schématique la glycolyse en condition aérobie (O_2) et anaérobie (N) (adaptée de <i>Schurr 2007</i>) .	125
Fig. 72 : (A) Navettes du lactate (La^-) dans cytosol et mitochondrie ; (B) Le lactate comme source d'énergie (adapté de <i>Brooks 2018</i>).	126
Fig. 73 : Balance intramusculaire entre la production et la consommation de lactate (adapté de <i>Robergs 2004</i>).	126
Fig. 74 : Schéma représentant le métabolisme énergétique dans les muscles squelettiques lors d'un exercice en état stable à 60 % de $\dot{V}O_2\max$. La taille des flèches indique l'implication relative de cette réaction et le devenir prédominant des produits (adapté de <i>Robergs 2004</i>).	127
Fig. 75 : Schéma représentant le métabolisme énergétique dans les muscles squelettiques lors d'un exercice de 2 à 3 à min à 110 % de $\dot{V}O_2\max$ (adapté de <i>Robergs 2004</i>).	128
Fig. 76 : Représentation schématique d'une cellule musculaire en trois zones avec les navettes ADP / AMP, PCr / Cr et celles liées à la glycolyse.	129
Fig. 77 : Échange ADP / ATP dans la mitochondrie. L'ADP et l'ATP ont tendance à s'accumuler dans l'espace mitochondrial intermembranaire. L'ATP qui passe par le complexe ANT est rapidement hydrolysé en ADP, qui est renvoyé à la matrice par l'ANT. La créatine kinase mitochondriale catalyse la synthèse de PCr avec l'ATP fournie par ANT, en utilisant le P_i et la Cr disponibles dans l'espace intermembranaire. Le PCr résultant est exporté vers le sarcoplasme (modifié de <i>Calbet et al. 2020</i>).	130

Fig. 78 : Représentation schématique d'une cellule musculaire en trois zones avec les navettes ADP / AMP, PCr / Cr et celles liées à la glycolyse ainsi que les sites majeurs de limitation des cinétiques de réutilisation des métabolites cytotyiques.	131
Fig. 79 : Représentation schématique de l'accumulation des métabolites à la jonction cytosol mitochondrie en phase de travail.	132
Fig. 80 : Représentation schématique de la régénération et utilisation des métabolites à la jonction cytosol mitochondrie en phase de récupération.	132
Fig. 81 : Représentation schématique du métabolisme cellulaire dont chaque élément est décrit dans le texte ci-dessous. Ce schéma correspondra à la phase 1 du schéma dynamique ultérieur (Fig. 89)	133
Fig. 82 : Représentation schématique de la phase 2 de la dynamique du métabolisme cellulaire.	135
Fig. 83 : Représentation schématique de la phase 3 de la dynamique du métabolisme cellulaire.	135
Fig. 84 : Représentation schématique de la phase 4 de la dynamique du métabolisme cellulaire.	136
Fig. 85 : Représentation schématique de la phase 5 de la dynamique du métabolisme cellulaire.	136
Fig. 86 : Représentation schématique des 5 phases de la dynamique du métabolisme cellulaire.	137
Fig. 87 : Application de notre classification des exercices INT irréguliers à la caractérisation des disciplines sportives de type handball, squash, VTT-XCO et voile.	138
Fig. 88 : Application au handball de la représentation schématique des 5 phases de la dynamique du métabolisme cellulaire. Dans cette discipline INT, les phases 2 et 3 sont considérées comme étant prioritaires pour la performance.	139
Fig. 89 : Application à la voile (Finn) de la représentation schématique des 5 phases de la dynamique du métabolisme cellulaire. Dans cette discipline INT, le rapport des phases 4 et 5 est considéré comme prioritaire pour la performance.	140
Fig. 90 : Application au squash de la représentation schématique des 5 phases de la dynamique du métabolisme cellulaire. Dans cette discipline INT, les phases 3 et 5 sont considérées comme prioritaires pour la performance.	141
Fig. 91 : Application au VTT-XCO de la représentation schématique des 5 phases de la dynamique du métabolisme cellulaire. Dans cette discipline INT, les phases 2,3 et 5 sont considérées comme prioritaires pour la performance.	142
Fig. 92 : Classification des sports intermittents au regard des caractéristiques physiologiques.	144

• LISTE DES TABLEAUX

Page

Tableau 1 : Réponse cardio-respiratoire (moyenne ± écart-type) selon trois protocoles : continu intense, intermittent long et intermittent court (adapté de <i>Zafeiridis et al. 2010</i>).	15
Tableau 2 : Influence de 12 semaines d'entraînement HIIT sur la fonction cardiovasculaire. Fc, fréquence cardiaque au repos; VES, volume d'éjection systolique; PEP, période de pré-éjection; LVET, temps d'éjection systolique du ventricule gauche; IAx : indice de raideur artérielle. * : P < 0,05, changement supérieur à celui du groupe témoin (adapté de <i>Heydari et al. 2013</i>).	37
Tableau 3 : Description des sessions d'entraînement INT.	58
Tableau 4 : Valeurs de puissance produite (PPO), $\dot{V}O_2$ max et débit cardiaque pour chaque type de session.	59
Tableau 5 : Réponse de l'oxydation musculaire pour chaque type de session.	59
Tableau 6 : Caractéristiques et influences physiologiques et psychologiques de 4 types d'entraînement.	66
Tableau 7 : Données issues des enregistrements effectués par la NIRS sur les muscles vastes latéral et gastrocnémien latéral chez des cyclistes de la pré-étude.	103
Tableau 8 : Données génériques des athlètes pour chacune des disciplines INT irrégulier testées.	107
Tableau 9 : Données physiologiques recueillies lors des entraînements en Finn. Nds : nœuds.	109
Tableau 10 : Données physiologiques moyennes recueillies lors des entraînements sur les 16 joueurs de handball.	110
Tableau 11 : Données physiologiques moyennes recueillies lors des entraînements de squash.	111
Tableau 12 : Moyennes des qualités aérobies et puissance maximale des membres inférieures du handball, squash voile et VTT de haut niveau	138

• RÉFÉRENCES

Alansare, A., Alford, K., Lee, S., Church, T., and Jung, H. (2018). The Effects of High-Intensity Interval Training vs. Moderate-Intensity Continuous Training on Heart Rate Variability in Physically Inactive Adults. *Int. J. Environ. Res. Public. Health* 15, 1508. doi:10.3390/ijerph15071508.

Allen, D. G. (2020). Human muscle performance. *J. Physiol.* 598, 613–614. doi:10.1113/JP279364.

Allen, H. (2019). *Training + racing with a power meter*. Third Edition. Boulder, Colorado: VeloPress.

Allen, H., Coggan, A. R., and McGregor, S. (2019). *Training + racing with a power meter*. Third Edition. Boulder, Colorado: VeloPress.

Arimoto, M., Kijima, A., and Muramatsu, S. (2005). Cardiorespiratory response to dynamic and static leg press exercise in humans. *J. Physiol. Anthropol. Appl. Human Sci.* 24, 277–283.

Arsac, L. M., Belli, A., and Lacour, J.-R. (1996). Muscle function during brief maximal exercise: accurate measurements on a friction-loaded cycle ergometer. *Eur. J. Appl. Physiol.* 74, 100–106.

Åstrand, I., Åstrand, P.-O., Christensen, E. H., and Hedman, R. (1960a). Intermittent Muscular Work. *Acta Physiol. Scand.* 48, 448–453. doi:10.1111/j.1748-1716.1960.tb01879.x.

Åstrand, I., Åstrand, P.-O., Christensen, E. H., and Hedman, R. (1960b). Myohemoglobin as an Oxygen-Store in Man. *Acta Physiol. Scand.* 48, 454–460. doi:10.1111/j.1748-1716.1960.tb01880.x.

Åstrand, P. O. (1992). J.B. Wolffe Memorial Lecture. “Why exercise?” *Med. Sci. Sports Exerc.* 24, 153–162.

Åstrand, P.-O., Cuddy, T. E., Saltin, B., and Stenberg, J. (1964). Cardiac output during submaximal and maximal work. *J. Appl. Physiol.* 19, 268–274. doi:10.1152/jappl.1964.19.2.268.

Baker, J. S., McCormick, M. C., and Robergs, R. A. Interaction among Skeletal Muscle Metabolic Energy Systems during Intense Exercise. *J. Nutr. Metab.*, 14.

Ballor, D. L., and Volovsek, A. J. (1992). Effect of exercise to rest ratio on plasma lactate concentration at work rates above and below maximum oxygen uptake. *Eur. J. Appl. Physiol.* 65, 365–369.

Bangsbo, J., Iaia, F. M., and Krstrup, P. (2007). Metabolic response and fatigue in soccer. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 2, 111–127.

Baron, R. (2001). Aerobic and anaerobic power characteristics of off-road cyclists. *Med. Sci. Sports Exerc.* 33, 1387–1393. doi:10.1097/00005768-200108000-00022.

Barstow, T. J., Jones, A. M., Nguyen, P. H., and Casaburi, R. (1996). Influence of muscle fiber type and pedal frequency on oxygen uptake kinetics of heavy exercise. *J. Appl. Physiol.* 81, 1642–1650. doi:10.1152/jappl.1996.81.4.1642.

Batterham, A. M., and Hopkins, W. G. (2006). Making Meaningful Inferences About Magnitudes. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 1, 50–57. doi:10.1123/ijssp.1.1.50.

Bejder, J., Bonne, T. C., Nyberg, M., Sjøberg, K. A., and Nordsborg, N. B. (2019). Physiological determinants of elite mountain bike cross-country Olympic performance. *J. Sports Sci.* 37, 1154–1161. doi:10.1080/02640414.2018.1546546.

- Benard, G., Bellance, N., Jose, C., Melser, S., Nouette-Gaulain, K., and Rossignol, R. (2010). Multi-site control and regulation of mitochondrial energy production. *Biochim. Biophys. Acta BBA - Bioenerg.* 1797, 698–709. doi:10.1016/j.bbabi.2010.02.030.
- Bernard, T., Hausswirth, C., Meur, Y. L., Bignet, F., Dorel, S., and Brisswalter, J. (2009). Distribution of Power Output during the Cycling Stage of a Triathlon World Cup: *Med. Sci. Sports Exerc.* 41, 1296–1302. doi:10.1249/MSS.0b013e318195a233.
- Billat, L. V. (2001). Interval Training for Performance: A Scientific and Empirical Practice: Special Recommendations for Middle- and Long-Distance Running. Part I: Aerobic Interval Training. *Sports Med.* 31, 13–31. doi:10.2165/00007256-200131010-00002.
- Billat, L. V., and Koralsztein, J. P. (1996). Significance of the Velocity at $\dot{V}O_2$ max and Time to Exhaustion at this Velocity. *Sports Med.* 22, 90–108. doi:10.2165/00007256-199622020-00004.
- Billat, V. L., Slawinski, J., Bocquet, V., Demarle, A., Lafitte, L., Chassaing, P., et al. (2000). Intermittent runs at the velocity associated with maximal oxygen uptake enables subjects to remain at maximal oxygen uptake for a longer time than intense but submaximal runs. *Eur. J. Appl. Physiol.* 81, 188–196. doi:10.1007/s004210050029.
- Bishop, D., Girard, O., and Mendez-Villanueva, A. (2011). Repeated-Sprint Ability – Part II: Recommendations for Training. *Sports Med.* 41, 741–756. doi:10.2165/11590560-000000000-00000.
- Bliss, M. R. (1998). Hyperaemia. *J. Tissue Viability* 8, 4–13. doi:10.1016/S0965-206X(98)80028-4.
- Blitz, P. S., Hoogstraten, J., and Mulder, G. (1970). Mental load, heart rate and heart rate variability. *Psychol. Forsch.* 33, 277–288. doi:10.1007/BF00424555.
- Bossi, A. H., Matta, G. G., Millet, G. Y., Lima, P., Pertence, L. C., de Lima, J. P., et al. (2017). Pacing Strategy During 24-Hour Ultramarathon-Distance Running. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 12, 590–596. doi:10.1123/ijsp.2016-0237.
- Brooks, G. A. (1985). “Lactate:Glycolytic End Product and Oxidative Substrate During Sustained Exercise in Mammals — The ‘Lactate Shuttle,’” in *Circulation, Respiration, and Metabolism Proceedings in Life Sciences.*, ed. R. Gilles (Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg), 208–218. doi:10.1007/978-3-642-70610-3_15.
- Brooks, G. A. (2018). The Science and Translation of Lactate Shuttle Theory. *Cell Metab.* 27, 757–785. doi:10.1016/j.cmet.2018.03.008.
- Brooks, G. A. (2020). Lactate as a fulcrum of metabolism. *Redox Biol.* 35, 101454. doi:10.1016/j.redox.2020.101454.
- Buchheit, M., Abbiss, C. R., Peiffer, J. J., and Laursen, P. B. (2012). Performance and physiological responses during a sprint interval training session: relationships with muscle oxygenation and pulmonary oxygen uptake kinetics. *Eur. J. Appl. Physiol.* 112, 767–779. doi:10.1007/s00421-011-2021-1.
- Buchheit, M., and Laursen, P. B. (2013). High-Intensity Interval Training, Solutions to the Programming Puzzle: Part I: Cardiopulmonary Emphasis. *Sports Med.* 43, 313–338. doi:10.1007/s40279-013-0029-x.
- Burgomaster, K. A., Howarth, K. R., Phillips, S. M., Rakobowchuk, M., MacDonald, M. J., McGee, S. L., et al. (2008). Similar metabolic adaptations during exercise after low volume sprint interval and traditional endurance training in humans: Metabolic adaptations to sprint or endurance training in humans. *J. Physiol.* 586, 151–160. doi:10.1113/jphysiol.2007.142109.

- Burgomaster, K. A., Hughes, S. C., Heigenhauser, G. J. F., Bradwell, S. N., and Gibala, M. J. (2005). Six sessions of sprint interval training increases muscle oxidative potential and cycle endurance capacity in humans. *J. Appl. Physiol.* 98, 1985–1990. doi:10.1152/jappphysiol.01095.2004.
- Calbet, J. A. L., Martín-Rodríguez, S., Martín-Rincon, M., and Morales-Alamo, D. (2020). An integrative approach to the regulation of mitochondrial respiration during exercise: Focus on high-intensity exercise. *Redox Biol.* 35, 101478. doi:10.1016/j.redox.2020.101478.
- Carré, F., Dassonville, J., Beillot, J., Prigent, J.-Y., and Rochcongar, P. (1994). Use of oxygen uptake recovery curve to predict peak oxygen uptake in upper body exercise. *Eur. J. Appl. Physiol.* 69, 258–261. doi:10.1007/BF01094798.
- Carson, C. (2012). The effective use of effect size indices in institutional research. *Citováno Dne* 11, 2016.
- Casas, A. (2008). Physiology and methodology of intermittent resistance training for acyclic sports. *J. Hum. Sport Exerc.* 3, 23–52. doi:10.4100/jhse.2008.31.03.
- Cassidy, S., Thoma, C., Houghton, D., and Trenell, M. I. (2017). High-intensity interval training: a review of its impact on glucose control and cardiometabolic health. *Diabetologia* 60, 7–23. doi:10.1007/s00125-016-4106-1.
- Christensen, E. H., Hedman, R., and Saltin, B. (1960). Intermittent and Continuous Running (A further contribution to the physiology of intermittent work.). *Acta Physiol. Scand.* 50, 269–286. doi:10.1111/j.1748-1716.1960.tb00181.x.
- Christmass, M. A., Dawson, B., Passeretto, P., and Arthur, P. G. (1999). A comparison of skeletal muscle oxygenation and fuel use in sustained continuous and intermittent exercise. *Eur. J. Appl. Physiol.* 80, 423–435. doi:10.1007/s004210050614.
- Clanton, T. L., Hogan, M. C., and Gladden, L. B. (2013). “Regulation of Cellular Gas Exchange, Oxygen Sensing, and Metabolic Control,” in *Comprehensive Physiology*, ed. R. Terjung (Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc.), c120030. doi:10.1002/cphy.c120030.
- Combes, A., Dekerle, J., Bougault, V., and Daussin, F. N. (2017). Effect of work:rest cycle duration on fluctuations during intermittent exercise. *J. Sports Sci.* 35, 7–13. doi:10.1080/02640414.2016.1154591.
- Cormery, B., Marcil, M., and Bouvard, M. (2007). Rule change incidence on physiological characteristics of elite basketball players: a 10-year-period investigation. *Br. J. Sports Med.* 42, 25–30. doi:10.1136/bjism.2006.033316.
- Coyle, E. (1998). Cardiovascular Drift During Prolonged Exercise and the Effects of Dehydration. *Int. J. Sports Med.* 19, S121–S124. doi:10.1055/s-2007-971975.
- Coyle, E. F., Feltner, M. E., Kautz, S. A., Hamilton, M. T., Montain, S. J., Baylor, A. M., et al. (1991). Physiological and biomechanical factors associated with elite endurance cycling performance: *Med. Sci. Sports Exerc.* 23, 93–107. doi:10.1249/00005768-199101000-00015.
- Creelius, A. R., Kirby, B. S., Luckasen, G. J., Larson, D. G., and Dinunno, F. A. (2013). Mechanisms of rapid vasodilation after a brief contraction in human skeletal muscle. *Am. J. Physiol.-Heart Circ. Physiol.* 305, H29–H40. doi:10.1152/ajpheart.00298.2013.
- Crisafulli, A., Scott, A. C., Wensel, R., Davos, C. H., Francis, D. P., Pagliaro, P., et al. (2003). Muscle Metaboreflex-Induced Increases in Stroke Volume: *Med. Sci. Sports Exerc.* 35, 221–228. doi:10.1249/01.MSS.0000048639.02548.24.
- Currell, K., and Jeukendrup, A. E. (2008). Validity, Reliability and Sensitivity of Measures of Sporting Performance: *Sports Med.* 38, 297–316. doi:10.2165/00007256-200838040-00003.

da Silva, J. F., Guglielmo, L. G. A., and Bishop, D. (2010). Relationship Between Different Measures of Aerobic Fitness and Repeated-Sprint Ability in Elite Soccer Players: *J. Strength Cond. Res.* 24, 2115–2121. doi:10.1519/JSC.0b013e3181e34794.

Daussin, F. N., Zoll, J., Dufour, S. P., Ponsot, E., Lonsdorfer-Wolf, E., Doutreleau, S., et al. (2008). Effect of interval versus continuous training on cardiorespiratory and mitochondrial functions: relationship to aerobic performance improvements in sedentary subjects. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* 295, R264–R272. doi:10.1152/ajpregu.00875.2007.

Dean, E. (1988). Physiology and Therapeutic Implications of Negative Work. *Phys. Ther.* 68, 233–237. doi:10.1093/ptj/68.2.233.

Dempsey, J. A., Romer, L., Rodman, J., Miller, J., and Smith, C. (2006). Consequences of exercise-induced respiratory muscle work. *Respir. Physiol. Neurobiol.* 151, 242–250. doi:10.1016/j.resp.2005.12.015.

Dorel, S., Hautier, C. A., Rambaud, O., Rouffet, D., Van Praagh, E., Lacour, J.-R., et al. (2005). Torque and Power-Velocity Relationships in Cycling: Relevance to Track Sprint Performance in World-Class Cyclists. *Int. J. Sports Med.* 26, 739–746. doi:10.1055/s-2004-830493.

Duncker, D. J., and Bache, R. J. (2008). Regulation of Coronary Blood Flow During Exercise. *Physiol. Rev.* 88, 1009–1086. doi:10.1152/physrev.00045.2006.

Dupont, G., Blondel, N., Linsel, G., and Berthoin, S. (2002). Critical Velocity and Time Spent at a High Level of for Short Intermittent Runs at Supramaximal Velocities. *Can. J. Appl. Physiol.* 27, 103–115. doi:10.1139/h02-008.

Dzeja, P., and Terzic, A. (2009). Adenylate Kinase and AMP Signaling Networks: Metabolic Monitoring, Signal Communication and Body Energy Sensing. *Int. J. Mol. Sci.* 10, 1729–1772. doi:10.3390/ijms10041729.

Edge, J., Hill-Haas, S., Goodman, C., and Bishop, D. (2006). Effects of Resistance Training on H⁺ Regulation, Buffer Capacity, and Repeated Sprints. *Med. Sci. Sports Exerc.* 38, 2004–2011. doi:10.1249/01.mss.0000233793.31659.a3.

Edwards, R. H. T., Ekelund, L.-G., Harris, R. C., Hesser, C. M., Hultman, E., Melcher, A., et al. (1973). Cardiorespiratory and metabolic costs of continuous and intermittent exercise in man. *J. Physiol.* 234, 481–497. doi:10.1113/jphysiol.1973.sp010356.

Edwards, R. H. T., Melcher, A., Hesser, C. M., Wigertz, O., and Ekelund, L.-G. (1972). Physiological Correlates of Perceived Exertion in Continuous and Intermittent Exercise with the Same Average Power Output. *Eur. J. Clin. Invest.* 2, 108–114. doi:10.1111/j.1365-2362.1972.tb00578.x.

Egan, B., and Zierath, J. R. (2013). Exercise Metabolism and the Molecular Regulation of Skeletal Muscle Adaptation. *Cell Metab.* 17, 162–184. doi:10.1016/j.cmet.2012.12.012.

Ellis, R. J. (2001). Macromolecular crowding: an important but neglected aspect of the intracellular environment. *Curr. Opin. Struct. Biol.* 11, 114–119. doi:10.1016/S0959-440X(00)00172-X.

Eston, R. (2012). Use of Ratings of Perceived Exertion in Sports. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 7, 175–182. doi:10.1123/ijsp.7.2.175.

Ferguson, B. S., Rogatzki, M. J., Goodwin, M. L., Kane, D. A., Rightmire, Z., and Gladden, L. B. (2018). Lactate metabolism: historical context, prior misinterpretations, and current understanding. *Eur. J. Appl. Physiol.* 118, 691–728. doi:10.1007/s00421-017-3795-6.

Fletcher, W. M., and Hopkins, F. G. (1907). Lactic acid in amphibian muscle. *J. Physiol.*

35, 247–309. doi:10.1113/jphysiol.1907.sp001194.

Foster, C., Meyer, K., Georgakopoulos, N., Ellestad, A. J., Fitzgerald, D. J., Tilman, K., et al. (1999). Left ventricular function during interval and steady state exercise: *Med. Sci. Sports Exerc.* 31, 1157–1162. doi:10.1097/00005768-199908000-00012.

Fox, E. L., Bartels, R. L., Billings, C. E., Mathews, D. K., Bason, R., and Webb, W. M. (1973). Intensity and distance of interval training programs and changes in aerobic power. *Med. Sci. Sports* 5, 18–22.

Gaasch, W. H., and Zile, M. R. (2011). Left Ventricular Structural Remodeling in Health and Disease. *J. Am. Coll. Cardiol.* 58, 1733–1740. doi:10.1016/j.jacc.2011.07.022.

Ghosh, A. K. (2004). Anaerobic threshold: its concept and role in endurance sport. *Malays. J. Med. Sci. MJMS* 11, 24–36.

Gibala, M. J., Little, J. P., MacDonald, M. J., and Hawley, J. A. (2012). Physiological adaptations to low-volume, high-intensity interval training in health and disease: Adaptations to low-volume, high-intensity interval training. *J. Physiol.* 590, 1077–1084. doi:10.1113/jphysiol.2011.224725.

Gibala, M. J., and McGee, S. L. (2008). Metabolic Adaptations to Short-term High-Intensity Interval Training: A Little Pain for a Lot of Gain? *Exerc. Sport Sci. Rev.* 36, 58–63. doi:10.1097/JES.0b013e318168ec1f.

Girard, O., Chevalier, R., Habrard, M., Sciberras, P., Hot, P., and Millet, G. P. (2007). Game Analysis and Energy Requirements of Elite Squash. *J. Strength Cond. Res.* 21, 909. doi:10.1519/R-20306.1.

Girard, O., Mendez-Villanueva, A., and Bishop, D. (2011). Repeated-sprint ability—Part I. *Sports Med.* 41, 673–694.

Glaister, M. (2005). Multiple Sprint Work: Physiological Responses, Mechanisms of Fatigue and the Influence of Aerobic Fitness. *Sports Med.* 35, 757–777. doi:10.2165/00007256-200535090-00003.

Granier, C., Abbiss, C. R., Aubry, A., Vauchez, Y., Dorel, S., Hausswirth, C., et al. (2018). Power Output and Pacing During International Cross-Country Mountain Bike Cycling. *Int. J. Sports Physiol. Perform.*, 1–22. doi:10.1123/ijsp.2017-0516.

Gregory, J., Johns, D. P., and Walls, J. T. (2007). Relative vs. absolute physiological measures as predictors of mountain bike cross-country race performance. *J. Strength Cond. Res.* 21, 17–22.

Gregory, J. R. (2002). The physiological and physical determinants of mountain bike cross country cycling. Available at: http://eprints.utas.edu.au/19926/1/whole_GregoryJohnRaymond2002_thesis.pdf [Accessed May 29, 2017].

Guimarães-Ferreira, L. (2014). Role of the phosphocreatine system on energetic homeostasis in skeletal and cardiac muscles. *Einstein São Paulo* 12, 126–131. doi:10.1590/S1679-45082014RB2741.

Gullstrand, L. (1994). Blood sampling during continuous running and 30-second intervals on treadmill. *Scand J Med Sci Sports* 4, 239–242.

Hampson, D. B., Gibson, A. S., Lambert, M. I., and Noakes, T. D. (2001). The Influence of Sensory Cues on the Perception of Exertion During Exercise and Central Regulation of Exercise Performance: *Sports Med.* 31, 935–952. doi:10.2165/00007256-200131130-00004.

Hani, A. H., Laursen, P. B., Said, A., and Martin, B. (2009). Nocturnal Heart Rate Variability

Following Supramaximal Intermittent Exercise. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 4, 435–447. doi:10.1123/ijsspp.4.4.435.

Hansen, E. A., Jensen, K., and Klausen, K. (1999). The workload demands in cyclo-cross. *Cycle Coach.* 2, 23–24.

Hardie, D. G. (2007). AMP-activated/SNF1 protein kinases: conserved guardians of cellular energy. 12.

Hasenfuss, G. (1998). Animal models of human cardiovascular disease, heart failure and hypertrophy. *Cardiovasc. Res.* 39, 60–76. doi:10.1016/S0008-6363(98)00110-2.

Hautier, C. A., Linossier, M. T., Belli, A., Lacour, J. R., and Arsac, L. M. (1996). Optimal velocity for maximal power production in non-isokinetic cycling is related to muscle fibre type composition. *Eur. J. Appl. Physiol.* 74, 114–118. doi:10.1007/BF00376503.

Hays, A., Devys, S., Bertin, D., Marquet, L., and Brisswalter, J. (2018). Understanding the Physiological Requirements of the Mountain Bike Cross-Country Olympic Race Format. *Front. Physiol.* 9. doi:10.3389/fphys.2018.01062.

Hays, A., Nicol, C., Bertin, D., Hardouin, R., and Brisswalter, J. (2020). Physiological and Mechanical Indices Serving the New Cross-Country Olympic Mountain Bike Performance. *Int. J. Sports Physiol. Perform.*, 1–6. doi:10.1123/ijsspp.2020-0319.

Hazell, T. J., MacPherson, R. E. K., Gravelle, B. M. R., and Lemon, P. W. R. (2010). 10 or 30-s sprint interval training bouts enhance both aerobic and anaerobic performance. *Eur. J. Appl. Physiol.* 110, 153–160. doi:10.1007/s00421-010-1474-y.

Heigenhauser, G. J. F., and Parolin, M. L. (1999). “Role of Pyruvate Dehydrogenase in Lactate Production in Exercising Human Skeletal Muscle,” in *Hypoxia Advances in Experimental Medicine and Biology.*, eds. R. C. Roach, P. D. Wagner, and P. H. Hackett (Boston, MA: Springer US), 205–218. doi:10.1007/978-1-4615-4711-2_17.

Helgerud, J., Høydal, K., Wang, E., Karlsen, T., Berg, P., Bjerkaas, M., et al. (2007). Aerobic High-Intensity Intervals Improve $\dot{V}O_{2\max}$ More Than Moderate Training. *Med. Sci. Sports Exerc.* 39, 665–671. doi:10.1249/mss.0b013e3180304570.

Heydari, M., Boutcher, Y. N., and Boutcher, S. H. (2013). High-intensity intermittent exercise and cardiovascular and autonomic function. *Clin. Auton. Res.* 23, 57–65. doi:10.1007/s10286-012-0179-1.

Hill-Haas, S., Bishop, D., Dawson, B., Goodman, C., and Edge, J. (2007). Effects of rest interval during high-repetition resistance training on strength, aerobic fitness, and repeated-sprint ability. *J. Sports Sci.* 25, 619–628. doi:10.1080/02640410600874849.

Hofmann, P., and Tschakert, G. (2011). Special Needs to Prescribe Exercise Intensity for Scientific Studies. *Cardiol. Res. Pract.* 2011, 1–10. doi:10.4061/2011/209302.

Hoppeler, H., Vogt, M., Weibel, E. R., and Flück, M. (2003). Response of Skeletal Muscle Mitochondria to Hypoxia. *Exp. Physiol.* 88, 109–119. doi:10.1113/eph8802513.

Huang, Y.-C., Tsai, H.-H., Fu, T.-C., Hsu, C.-C., and Wang, J.-S. (2019). High-Intensity Interval Training Improves Left Ventricular Contractile Function: *Med. Sci. Sports Exerc.* 51, 1420–1428. doi:10.1249/MSS.0000000000001931.

Hurst, H. T., and Atkins, S. (2006). Power output of field-based downhill mountain biking. *J. Sports Sci.* 24, 1047–1053. doi:10.1080/02640410500431997.

Illi, S. K., Held, U., Frank, I., and Spengler, C. M. (2012). Effect of Respiratory Muscle Training on Exercise Performance in Healthy Individuals. *Sports Med*, 18.

Impellizzeri, F. M. (2005). Correlations between physiological variables and performance

in high level cross country off road cyclists. *Br. J. Sports Med.* 39, 747–751. doi:10.1136/bjism.2004.017236.

Impellizzeri, F. M., and Marcora, S. M. (2007). The Physiology of Mountain Biking: *Sports Med.* 37, 59–71. doi:10.2165/00007256-200737010-00005.

Impellizzeri, F. M., Marcora, S. M., and Coutts, A. J. (2019). Internal and External Training Load: 15 Years On. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 14, 270–273. doi:10.1123/ijsp.2018-0935.

Impellizzeri, F., Sassi, A., Rodriguez-Alonso, M., Mognoni, P., and Marcora, S. (2002). Exercise intensity during off-road cycling competitions. *Med. Sci. Sports Exerc.* 34, 1808–1813.

Inoue, A., S? Filho, A. S., Mello, F. C. M., and Santos, T. M. (2012). Relationship Between Anaerobic Cycling Tests and Mountain Bike Cross-Country Performance: *J. Strength Cond. Res.* 26, 1589–1593. doi:10.1519/JSC.0b013e318234eb89.

Keene, O. N. (1995). The log transformation is special. *Stat. Med.* 14, 811–819. doi:10.1002/sim.4780140810.

Kemi, O. J., Ellingsen, Ø., Ceci, M., Grimaldi, S., Smith, G. L., Condorelli, G., et al. (2007). Aerobic interval training enhances cardiomyocyte contractility and Ca²⁺ cycling by phosphorylation of CaMKII and Thr-17 of phospholamban. *J. Mol. Cell. Cardiol.* 43, 354–361. doi:10.1016/j.yjmcc.2007.06.013.

Kowalchuk, J. M., Heigenhauser, G. J., Lindinger, M. I., Sutton, J. R., and Jones, N. L. (1988). Factors influencing hydrogen ion concentration in muscle after intense exercise. *J. Appl. Physiol.* 65, 2080–2089. doi:10.1152/jappl.1988.65.5.2080.

Kowalchuk, M., Heigenhauser, J. F., and Lindinger, I. Factors influencing hydrogen ion concentration in muscle after intense exercise. 10.

Kumagai, S., Tanaka, K., Matsuura, Y., Matsuzaka, A., Hirakoba, K., and Asano, K. (1982). Relationships of the anaerobic threshold with the 5 km, 10 km, and 10 mile races. *Eur. J. Appl. Physiol.* 49, 13–23. doi:10.1007/BF00428959.

Lador, F., Tam, E., Azabji Kenfack, M., Cautero, M., Moia, C., Morel, D. R., et al. (2008). Phase I dynamics of cardiac output, systemic O₂ delivery, and lung O₂ uptake at exercise onset in men in acute normobaric hypoxia. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* 295, R624–R632. doi:10.1152/ajpregu.00797.2007.

Laughlin, M. H. (1987). Skeletal muscle blood flow capacity: role of muscle pump in exercise hyperemia. *Am. J. Physiol.-Heart Circ. Physiol.* 253, H993–H1004. doi:10.1152/ajpheart.1987.253.5.H993.

Laughlin, M. H. (1999). Cardiovascular response to exercise. *Adv. Physiol. Educ.* 22, 16.

Laursen, P. B., and Jenkins, D. G. (2002). The Scientific Basis for High-Intensity Interval Training: Optimising Training Programmes and Maximising Performance in Highly Trained Endurance Athletes. *Sports Med.* 32, 53–73. doi:10.2165/00007256-200232010-00003.

Lee, H., Martin, D. T., Anson, J. M., Grundy, D., and Hahn, A. G. (2002). Physiological characteristics of successful mountain bikers and professional road cyclists. *J. Sports Sci.* 20, 1001–1008. doi:10.1080/026404102321011760.

Luby-Phelps, K. (1994). Physical properties of cytoplasm. *Curr. Opin. Cell Biol.* 6, 3–9. doi:10.1016/0955-0674(94)90109-0.

Lucía, A., Hoyos, J., Carvajal, A., and Chicharro, J. L. (1999). Heart Rate Response to Professional Road Cycling: The Tour de France. *Int. J. Sports Med.* 20, 167–172. doi:10.1055/s-2007-971112.

- Macdermid, P. W., and Stannard, S. (2012). Mechanical work and physiological responses to simulated cross country mountain bike racing. *J. Sports Sci.* 30, 1491–1501. doi:10.1080/02640414.2012.711487.
- MacInnis, M. J., and Gibala, M. J. (2017). Physiological adaptations to interval training and the role of exercise intensity: Training adaptations and the nature of the stimulus. *J. Physiol.* 595, 2915–2930. doi:10.1113/JP273196.
- Margaria, R., Oliva, R. D., Di Prampero, P. E., and Cerretelli, P. (1969). Energy utilization in intermittent exercise of supramaximal intensity. *J. Appl. Physiol.* 26, 752–756.
- Maron, B. J., and Pelliccia, A. (2006). The Heart of Trained Athletes: Cardiac Remodeling and the Risks of Sports, Including Sudden Death. *Circulation* 114, 1633–1644. doi:10.1161/CIRCULATIONAHA.106.613562.
- McKenzie, D. C. (2012). Respiratory physiology: adaptations to high-level exercise. *Br. J. Sports Med.* 46, 381–384. doi:10.1136/bjsports-2011-090824.
- McLellan, T. M. (1985). Ventilatory and plasma lactate response with different exercise protocols: a comparison of methods. *Int. J. Sports Med.* 6, 30–35.
- Mehta, R. K., and Agnew, M. J. (2012). Influence of mental workload on muscle endurance, fatigue, and recovery during intermittent static work. *Eur. J. Appl. Physiol.* 112, 2891–2902. doi:10.1007/s00421-011-2264-x.
- Midgley, A., McNaughton, L., and Carroll, S. (2007). Physiological Determinants of Time to Exhaustion during Intermittent Treadmill Running at $vV \cdot O_{2max}$. *Int. J. Sports Med.* 28, 273–280. doi:10.1055/s-2006-924336.
- Milanović, Z., Sporiš, G., and Weston, M. (2015). Effectiveness of High-Intensity Interval Training (HIT) and Continuous Endurance Training for VO₂max Improvements: A Systematic Review and Meta-Analysis of Controlled Trials. *Sports Med.* 45, 1469–1481. doi:10.1007/s40279-015-0365-0.
- Miller, M. C., Macdermid, P. W., Fink, P. W., and Stannard, S. R. (2015). Agreement between Powertap, Quarq and Stages power meters for cross-country mountain biking. *Sports Technol.* 8, 44–50. doi:10.1080/19346182.2015.1108979.
- Miller, M. C., Macdermid, P. W., Fink, P. W., and Stannard, S. R. (2017). Performance and physiological effects of different descending strategies for cross-country mountain biking. *Eur. J. Sport Sci.* 17, 279–285. doi:10.1080/17461391.2016.1237550.
- Morton, R. H., and Billat, L. V. (2004). The critical power model for intermittent exercise. *Eur. J. Appl. Physiol.* 91, 303–307. doi:10.1007/s00421-003-0987-z.
- Næss, S., Sollie, O., Gløersen, Ø. N., and Losnegard, T. (2021). Exercise Intensity and Pacing Pattern During a Cross-Country Olympic Mountain Bike Race. *Front. Physiol.* 12, 702415. doi:10.3389/fphys.2021.702415.
- Neary, J. P. (2004). Application of Near Infrared Spectroscopy to Exercise Sports Science. *Can. J. Appl. Physiol.* 29, 488–503. doi:10.1139/h04-032.
- Nicolò, A., Bazzucchi, I., Haxhi, J., Felici, F., and Sacchetti, M. (2014a). Comparing Continuous and Intermittent Exercise: An “Isoeffort” and “Isotime” Approach. *PLoS ONE* 9, e94990. doi:10.1371/journal.pone.0094990.
- Nicolò, A., Bazzucchi, I., Lenti, M., Haxhi, J., di Palumbo, A. S., and Sacchetti, M. (2014b). Neuromuscular and Metabolic Responses to High-Intensity Intermittent Cycling Protocols With Different Work-to-Rest Ratios. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 9, 151–160. doi:10.1123/ijsp.2012-0289.

- Nicolò, A., Massaroni, C., and Passfield, L. (2017). Respiratory Frequency during Exercise: The Neglected Physiological Measure. *Front. Physiol.* 8, 922. doi:10.3389/fphys.2017.00922.
- Padilla, S., Mujika, Iñ., Orbananos, J., and Angulo, F. (2000). Exercise intensity during competition time trials in professional road cycling. *Med. Sci. Sports Exerc.* 32, 850–856.
- Palmer, G. S., Borghouts, L. B., Noakes, T. D., and Hawley, J. A. (1999). Metabolic and performance responses to constant-load vs. variable-intensity exercise in trained cyclists. *J. Appl. Physiol.* 87, 1186–1196.
- Paquette, M., Bieuzen, F., and Billaut, F. (2019). Sustained Muscle Deoxygenation vs. Sustained High VO₂ During High-Intensity Interval Training in Sprint Canoe-Kayak. *Front. Sports Act. Living* 1, 6. doi:10.3389/fspor.2019.00006.
- Paquette, M., Le Blanc, O., Lucas, S. J. E., Thibault, G., Bailey, D. M., and Brassard, P. (2017). Effects of submaximal and supramaximal interval training on determinants of endurance performance in endurance athletes. *Scand. J. Med. Sci. Sports* 27, 318–326. doi:10.1111/sms.12660.
- Perrey, S., and Ferrari, M. (2018). Muscle Oximetry in Sports Science: A Systematic Review. *Sports Med.* 48, 597–616. doi:10.1007/s40279-017-0820-1.
- Plato, P., McNulty, M., Crunk, S., and Tug Ergun, A. (2008). Predicting Lactate Threshold Using Ventilatory Threshold. *Int. J. Sports Med.* 29, 732–737. doi:10.1055/s-2007-989453.
- Pluim, B. M., Zwinderman, A. H., van der Laarse, A., and van der Wall, E. E. (2000). The Athlete's Heart: A Meta-Analysis of Cardiac Structure and Function. *Circulation* 101, 336–344. doi:10.1161/01.CIR.101.3.336.
- Pomportes, L., Brisswalter, J., Hays, A., and Davranche, K. (2016). Effect of Carbohydrate Intake on Maximal Power Output and Cognitive Performances. *Sports* 4, 49. doi:10.3390/sports4040049.
- Poole, D. C., and Jones, A. M. (2012). “Oxygen Uptake Kinetics,” in *Comprehensive Physiology*, ed. R. Terjung (Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc.), c100072. doi:10.1002/cphy.c100072.
- Poole, D. C., Rossiter, H. B., Brooks, G. A., and Gladden, L. B. (2021). The anaerobic threshold: 50+ years of controversy. *J. Physiol.* 599, 737–767. doi:10.1113/JP279963.
- Powers, S. K., Coombes, J., and Demirel, H. (1997). Exercise Training-Induced Changes in Respiratory Muscles: *Sports Med.* 24, 120–131. doi:10.2165/00007256-199724020-00004.
- Prins, L., Terblanche, E., and Myburgh, K. H. (2007). Field and laboratory correlates of performance in competitive cross-country mountain bikers. *J. Sports Sci.* 25, 927–935.
- Prinz, B., Simon, D., Tschan, H., and Nimmerichter, A. (2021). Aerobic and Anaerobic Power Distribution During Cross-Country Mountain Bike Racing. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 16, 1610–1615. doi:10.1123/ijsp.2020-0758.
- Racinais, S., and Perrey, S. (2016). “Energy Production Pathways During Exercise,” in *IOC Manual of Sports Cardiology*, eds. M. G. Wilson, J. A. Drezner, and S. Sharma (Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd), 21–31. doi:10.1002/9781119046899.ch3.
- Raleigh, J. P., Giles, M. D., Scribbans, T. D., Edgett, B. A., Sawula, L. J., Bonafiglia, J. T., et al. (2016). The impact of work-matched interval training on $\dot{V}O_{2peak}$ and $\dot{V}O_2$ kinetics: diminishing returns with increasing intensity. *Appl. Physiol. Nutr. Metab.* 41, 706–713. doi:10.1139/apnm-2015-0614.
- Ramos, J. S., Dalleck, L. C., Tjonna, A. E., Beetham, K. S., and Coombes, J. S. (2015). The Impact of High-Intensity Interval Training Versus Moderate-Intensity Continuous Training on

Vascular Function: a Systematic Review and Meta-Analysis. *Sports Med.* 45, 679–692. doi:10.1007/s40279-015-0321-z.

Rampichini, S., Limonta, E., Pugliese, L., Cè, E., Bisconti, A. V., Gianfelici, A., et al. (2018). Heart rate and pulmonary oxygen uptake response in professional badminton players: comparison between on-court game simulation and laboratory exercise testing. *Eur. J. Appl. Physiol.* 118, 2339–2347. doi:10.1007/s00421-018-3960-6.

Reilly, T., Bangsbo, J., and Franks, A. (2000). Anthropometric and physiological predispositions for elite soccer. *J. Sports Sci.* 18, 669–683. doi:10.1080/02640410050120050.

Reilly, T., Morris, T., and Whyte, G. (2009). The specificity of training prescription and physiological assessment: A review. *J. Sports Sci.* 27, 575–589. doi:10.1080/02640410902729741.

Riboli, A., Cè, E., Rampichini, S., Venturelli, M., Alberti, G., Limonta, E., et al. (2017). Comparison between continuous and discontinuous incremental treadmill test to assess velocity at $\dot{V}O_2\text{max}$. *J. Sports Med. Phys. Fitness* 57. doi:10.23736/S0022-4707.16.06393-3.

Richardson, R. S. (2000). What governs skeletal muscle $\dot{V}O_2\text{max}$? New evidence. *Med. Sci. Sports Exerc.* 32, 100–107. doi:10.1097/00005768-200001000-00016.

Richardson, R. S., Noyszewski, E. A., Kendrick, K. F., Leigh, J. S., and Wagner, P. D. (1995). Myoglobin O₂ desaturation during exercise. Evidence of limited O₂ transport. *J. Clin. Invest.* 96, 1916–1926. doi:10.1172/JCI118237.

Robergs, R. A. (2019). Invited review: Quantifying proton exchange from chemical reactions - Implications for the biochemistry of metabolic acidosis. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 235, 29–45. doi:10.1016/j.cbpa.2019.04.024.

Robergs, R. A. (2021). Quantifying H⁺ exchange from muscle cytosolic energy catabolism using metabolite flux and H⁺ coefficients from multiple competitive cation binding: New evidence for consideration in established theories. *Physiol. Rep.* 9. doi:10.14814/phy2.14728.

Robergs, R. A., Ghiasvand, F., and Parker, D. (2004). Biochemistry of exercise-induced metabolic acidosis. *Am. J. Physiol. - Regul. Integr. Comp. Physiol.* 287, R502–R516. doi:10.1152/ajpregu.00114.2004.

Romer, L. M., McConnell, A. K., and Jones, D. A. (2002). Effects of Inspiratory Muscle Training Upon Recovery Time During High Intensity, Repetitive Sprint Activity. *Int. J. Sports Med.* 23, 353–360. doi:10.1055/s-2002-33143.

Rossiter, H. B. (2010). “Exercise: Kinetic Considerations for Gas Exchange,” in *Comprehensive Physiology*, ed. R. Terjung (Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc.), c090010. doi:10.1002/cphy.c090010.

Saks, V. (2008). Metabolic Compartmentation – A System Level Property of Muscle Cells. *Int J Mol Sci*, 17.

Saks, V. A., Kongas, O., Vendelin, M., and Kay, L. (2000). Role of the creatine/phosphocreatine system in the regulation of mitochondrial respiration: Creatine/phosphocreatine system in mitochondrial respiration. *Acta Physiol. Scand.* 168, 635–641. doi:10.1046/j.1365-201x.2000.00715.x.

Saltin, B. (1985). Hemodynamic adaptations to exercise. *Am. J. Cardiol.* 55, D42–D47. doi:10.1016/0002-9149(85)91054-9.

Saltin, B., and Astrand, P. O. (1967). Maximal oxygen uptake in athletes. *J. Appl. Physiol.* 23, 353–358. doi:10.1152/jappl.1967.23.3.353.

Saltin, B., and Pedersen, P. K. (1976). “Intermittent Exercise: its Physiology and some

Practical Applications,” in *Medicine and Sport Science*, eds. E. Jokl, R. L. Anand, and H. Stoboy (S. Karger AG), 23–51. doi:10.1159/000398950.

Sánchez-Muñoz, C., Muros, J. J., and Zabala, M. (2018). World and Olympic mountain bike champions’ anthropometry, body composition and somatotype. *J. Sports Med. Phys. Fitness*. doi:10.23736/S0022-4707.17.07179-1.

Sandbakk, Ø., Sandbakk, S. B., Ettema, G., and Welde, B. (2013). Effects of Intensity and Duration in Aerobic High-Intensity Interval Training in Highly Trained Junior Cross-Country Skiers: *J. Strength Cond. Res.* 27, 1974–1980. doi:10.1519/JSC.0b013e3182752f08.

Sanders, D., Myers, T., and Akubat, I. (2017). Training-Intensity Distribution in Road Cyclists: Objective Versus Subjective Measures. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 12, 1232–1237. doi:10.1123/ijsp.2016-0523.

Scharf, M., Schmid, A., Kemmler, W., von Stengel, S., May, M. S., Wuest, W., et al. (2015). Myocardial Adaptation to High-Intensity (Interval) Training in Previously Untrained Men With a Longitudinal Cardiovascular Magnetic Resonance Imaging Study (Running Study and Heart Trial). *Circ. Cardiovasc. Imaging* 8. doi:10.1161/CIRCIMAGING.114.002566.

Scharhag-Rosenberger, F., Meyer, T., Gäßler, N., Faude, O., and Kindermann, W. (2010). Exercise at given percentages of VO₂max: Heterogeneous metabolic responses between individuals. *J. Sci. Med. Sport* 13, 74–79. doi:10.1016/j.jsams.2008.12.626.

Schurr, A. (2017). “Lactate, Not Pyruvate, Is the End Product of Glucose Metabolism via Glycolysis,” in *Carbohydrate*, eds. M. Caliskan, I. H. Kavakli, and G. C. Oz (InTech). doi:10.5772/66699.

Seiler, S. (2010). What is Best Practice for Training Intensity and Duration Distribution in Endurance Athletes? *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 5, 276–291. doi:10.1123/ijsp.5.3.276.

Seiler, S., and Hetlelid, K. J. (2005). The Impact of Rest Duration on Work Intensity and RPE during Interval Training: *Med. Sci. Sports Exerc.* 37, 1601–1607. doi:10.1249/01.mss.0000177560.18014.d8.

Seiler, S., Jøranson, K., Olesen, B. V., and Hetlelid, K. J. (2013). Adaptations to aerobic interval training: interactive effects of exercise intensity and total work duration: Effort-matched interval training. *Scand. J. Med. Sci. Sports* 23, 74–83. doi:10.1111/j.1600-0838.2011.01351.x.

Seiler, S., and Sjursen, J. E. (2004). Effect of work duration on physiological and rating scale of perceived exertion responses during self-paced interval training. *Scand. J. Med. Sci. Sports* 14, 318–325. doi:10.1046/j.1600-0838.2003.00353.x.

Skiba, P. F., Clarke, D., Vanhatalo, A., and Jones, A. M. (2014). Validation of a Novel Intermittent W' Model for Cycling Using Field Data. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 9, 900–904. doi:10.1123/ijsp.2013-0471.

Smith, M. F., Davison, R. C., Balmer, J., and Bird, S. R. (2001). Reliability of mean power recorded during indoor and outdoor self-paced 40 km cycling time-trials. *Int. J. Sports Med.* 22, 270–274. doi:10.1055/s-2001-13813.

Spencer, M., Bishop, D., Dawson, B., and Goodman, C. (2005). Physiological and metabolic responses of repeated-sprint activities: specific to field-based team sports. *Sports Med. Auckl. NZ* 35, 1025–1044.

Stapelfeldt, B., Schwirtz, A., and Schumacher, Y. O. (2004). Workload demands in mountain bike racing. *Int J Sports Med* 25, 294–300.

Sun, S., Li, H., Chen, J., and Qian, Q. (2017). Lactic Acid: No Longer an Inert and End-

Product of Glycolysis. *Physiology* 32, 453–463. doi:10.1152/physiol.00016.2017.

Swain, D. P. (2005). Moderate or Vigorous Intensity Exercise: Which Is Better for Improving Aerobic Fitness? *Prev. Cardiol.* 8, 55–58. doi:10.1111/j.1520-037X.2005.02791.x.

Taylor, H. L., Buskirk, E., and Henschel, A. (1955). Maximal Oxygen Intake as an Objective Measure of Cardio-Respiratory Performance. *J. Appl. Physiol.* 8, 73–80. doi:10.1152/jappl.1955.8.1.73.

Thevenet, D., Tardieu-Berger, M., Berthoin, S., and Prioux, J. (2006). Influence of recovery mode (passive vs. active) on time spent at maximal oxygen uptake during an intermittent session in young and endurance-trained athletes. *Eur. J. Appl. Physiol.* 99, 133–142. doi:10.1007/s00421-006-0327-1.

Tong, T. K., Fu, F. H., Chung, P. K., Eston, R., Lu, K., Quach, B., et al. (2008). The effect of inspiratory muscle training on high-intensity, intermittent running performance to exhaustion. *Appl. Physiol. Nutr. Metab.* 33, 671–681. doi:10.1139/H08-050.

Tonkonogi, M., and Sahlin, K. (2002). Physical Exercise and Mitochondrial Function in Human Skeletal Muscle: *Exerc. Sport Sci. Rev.* 30, 129–137. doi:10.1097/00003677-200207000-00007.

Trapp, E. G., Chisholm, D. J., and Boutcher, S. H. (2007). Metabolic response of trained and untrained women during high-intensity intermittent cycle exercise. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* 293, R2370–R2375. doi:10.1152/ajpregu.00780.2006.

Trump, M. E., Heigenhauser, G. J., Putman, C. T., and Spriet, L. L. (1996). Importance of muscle phosphocreatine during intermittent maximal cycling. *J. Appl. Physiol.* 80, 1574–1580. doi:10.1152/jappl.1996.80.5.1574.

Tschakert, G., and Hofmann, P. (2013). High-intensity intermittent exercise: methodological and physiological aspects. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 8, 600–610.

Tschakovsky, M. E., and Sheriff, D. D. (2004). Immediate exercise hyperemia: contributions of the muscle pump vs. rapid vasodilation. *J. Appl. Physiol.* 97, 739–747. doi:10.1152/japplphysiol.00185.2004.

Turner, A. P., Cathcart, A. J., Parker, M. E., Butterworth, C., Wilson, J., and Ward, S. A. (2006). Oxygen Uptake and Muscle Desaturation Kinetics during Intermittent Cycling: *Med. Sci. Sports Exerc.* 38, 492–503. doi:10.1249/01.mss.0000188450.82733.f0.

Vandewalle, H., Peres, G., Heller, J., Panel, J., and Monod, H. (1987). Force-velocity relationship and maximal power on a cycle ergometer: Correlation with the height of a vertical jump. *Eur. J. Appl. Physiol.* 56, 650–656. doi:10.1007/BF00424805.

Ventura-Clapier, R., Garnier, A., and Veksler, V. (2008). Transcriptional control of mitochondrial biogenesis: the central role of PGC-1. *Cardiovasc. Res.* 79, 208–217. doi:10.1093/cvr/cvn098.

Viana, B. F., Pires, F. O., Inoue, A., and Santos, T. M. (2018a). Pacing Strategy During Simulated Mountain Bike Racing. *Int. J. Sports Physiol. Perform.* 13, 208–213. doi:10.1123/ijsp.2016-0692.

Viana, R. B., de Lira, C. A. B., Naves, J. P. A., Coswig, V. S., Del Vecchio, F. B., Ramirez-Campillo, R., et al. (2018b). Can We Draw General Conclusions from Interval Training Studies? *Sports Med.* 48, 2001–2009. doi:10.1007/s40279-018-0925-1.

Washburn, R. A., and Seals, D. R. (1983). Comparison of continuous and discontinuous protocols for the determination of peak oxygen uptake in arm cranking. *Eur. J. Appl. Physiol.* 51, 3–6.

Wasserman, K., and McIlroy, M. B. (1964). Detecting the threshold of anaerobic metabolism in cardiac patients during exercise. *Am. J. Cardiol.* 14, 844–852. doi:10.1016/0002-9149(64)90012-8.

Wasserman, K., Whipp, B. J., Koyl, S. N., and Beaver, W. L. (1973). Anaerobic threshold and respiratory gas exchange during exercise. *J. Appl. Physiol.* 35, 236–243.

Wen, D., Utesch, T., Wu, J., Robertson, S., Liu, J., Hu, G., et al. (2019). Effects of different protocols of high intensity interval training for VO₂max improvements in adults: A meta-analysis of randomised controlled trials. *J. Sci. Med. Sport* 22, 941–947. doi:10.1016/j.jsams.2019.01.013.

Westerblad, H., Allen, D. G., and Lännergren, J. (2002). Muscle Fatigue: Lactic Acid or Inorganic Phosphate the Major Cause? *Physiology* 17, 17–21. doi:10.1152/physiologyonline.2002.17.1.17.

Weston, K. S., Wisløff, U., and Coombes, J. S. (2014). High-intensity interval training in patients with lifestyle-induced cardiometabolic disease: a systematic review and meta-analysis. *Br. J. Sports Med.* 48, 1227–1234. doi:10.1136/bjsports-2013-092576.

Wisløff, U. (2001). Increased contractility and calcium sensitivity in cardiac myocytes isolated from endurance trained rats. *Cardiovasc. Res.* 50, 495–508. doi:10.1016/S0008-6363(01)00210-3.

Wisløff, U., Ellingsen, Ø., and Kemi, O. J. (2009). High-Intensity Interval Training to Maximize Cardiac Benefits of Exercise Training?: *Exerc. Sport Sci. Rev.* 37, 139–146. doi:10.1097/JES.0b013e3181aa65fc.

Wu, F., Jeneson, J. A. L., and Beard, D. A. (2007). Oxidative ATP synthesis in skeletal muscle is controlled by substrate feedback. *Am. J. Physiol.-Cell Physiol.* 292, C115–C124. doi:10.1152/ajpcell.00237.2006.

You, Y., Li, W., Liu, J., Li, X., Fu, Y., and Ma, X. (2021). Bibliometric Review to Explore Emerging High-Intensity Interval Training in Health Promotion: A New Century Picture. *Front. Public Health* 9, 697633. doi:10.3389/fpubh.2021.697633.

Zafeiridis, A., Kounoupis, A., Dipla, K., Kyparos, A., Nikolaidis, M., Smilios, I., et al. (2015). Oxygen Delivery and Muscle Deoxygenation during Continuous, Long- and Short-Interval Exercise. *Int. J. Sports Med.* 36, 872–880. doi:10.1055/s-0035-1554634.

Zafeiridis, A., Sarivasiliou, H., Dipla, K., and Vrabas, I. S. (2010). The effects of heavy continuous versus long and short intermittent aerobic exercise protocols on oxygen consumption, heart rate, and lactate responses in adolescents. *Eur. J. Appl. Physiol.* 110, 17–26. doi:10.1007/s00421-010-1467-x.

Ziv, G., and Lidor, R. (2009). Physical characteristics, physiological attributes, and on-court performances of handball players: A review. *Eur. J. Sport Sci.* 9, 375–386. doi:10.1080/17461390903038470.

