

FABIEN BASSET

**ÉVALUATION COMPARATIVE
DE LA SPÉCIFICITÉ DE TESTS D'ENDURANCE AÉROBIE
CHEZ DES ATHLÈTES D'ÉLITE**

Thèse
présentée
à la Faculté des études supérieures
pour l'obtention
du grade de Philosophiae Doctor (Ph.D.)

Département de médecine sociale et préventive
FACULTÉ DE MÉDECINE
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

MAI 2001

© Fabien Basset, 2001



**National Library
of Canada**

**Acquisitions and
Bibliographic Services**

**395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada**

**Bibliothèque nationale
du Canada**

**Acquisitions et
services bibliographiques**

**395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada**

Your file Votre référence

Our file Notre référence

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-60762-3

Canada

Ce 20^{ième} jour du mois de AVRIL 20
10 01, les personnes soussignées, en
leur qualité de membres du jury de la thèse de M. FABIEN BASSET,
ont assisté à la soutenance de cette thèse.

<u>NOMS</u>	<u>UNIVERSITÉ</u>	<u>SIGNATURE</u>
<u>Luc Léger</u>	<u>Université de Montréal</u>	
<u>Normand Teasdale</u>	<u>Université Laval</u>	
<u>Marcel R. Boulay</u>	<u>Université Laval</u>	
<u>Louis Pérusse</u>	<u>Université Laval</u>	

RÉSUMÉ

Les études présentées dans cette thèse traitent de la spécificité de tests d'endurance chez des athlètes d'élite. Elle a donc pour objectifs de vérifier:

- (1) La spécificité de l'adaptation sous-maximale des variables cardiorespiratoires lors de tests d'effort progressif effectués sur tapis roulant et sur cycle ergomètre chez des triathlètes, des coureurs et des cyclistes.
- (2) Les adaptations cardiaques lors de tests d'effort progressif effectués sur tapis roulant et sur cycle ergomètre au cours des trois grandes phases d'entraînement chez des triathlètes de niveau national et provincial.
- (3) La spécificité de la réponse respiratoire sous-maximale lors de tests progressifs d'effort effectués sur tapis roulant et sur le cycle ergomètre chez des coureurs d'élite.
- (4) L'influence du profil d'entraînement sur la détermination du temps limite à $v \dot{V}O_{2max}$ chez des coureurs d'élite.

En conclusion, cette thèse raffine le principe de spécificité de l'entraînement. Premièrement, par la mise en évidence d'une adaptation généralisée des facteurs cardiaques face aux exigences des exercices multimodaux. Deuxièmement, par une intégration des modalités d'entraînement qui mène à une spécialisation fonctionnelle plus large. Troisièmement, par une modulation des facteurs de variations cardiorespiratoires pour le contrôle de la respiration. Quatrièmement, par la différenciation des profils d'entraînement en raison de l'efficacité de la filière anaérobie lactique chez les athlètes qui obtiennent une puissance critique plus élevée.

Fabien Bassat, M.Sc.

Marcel R. Boulay, Ph.D., M.B.A. (directeur)

AVANT-PROPOS

Je pourrais tout simplement énumérer toutes les personnes qui de proche ou de loin ont contribué au succès de mon entreprise, mais ce ne serait faire qu'une longue et interminable liste où la hiérarchie dominerait par convenance. C'est pourquoi, tous, sans distinction, professeurs, techniciens, collègue-étudiants, je tiens à vous remercier du fond du cœur pour votre soutien inconditionnel. Je profiterais, par contre, de ce moment privilégié pour vous faire part de quelques réflexions sur l'activité scientifique qui me sont venues au fil de ma formation, et qui, à mon sens, sont trop souvent négligées au profit d'un pragmatisme vénal.

Dans ce monde inondé d'informations toujours plus abondantes, les hommes ne cherchent désespérément qu'une seule et unique chose: l'éternité. Cette lutte incessante contre l'abîme s'exprime à travers l'activité outrancière de nos cités occidentales où chacun s'emploie à construire un univers à sa mesure. Cet environnement surabondant nous contraint. Sur la base d'un répertoire d'actions préprogrammées, élaboré par quarante mille ans d'adaptation, nous confrontons les limites de notre propre système biologique. Beaucoup d'entre nous, trop sensibles, périssent avant même d'avoir vécu. Propulsés par leur soif de savoir, à la recherche de connaissances toujours plus spécifiques, les hommes ont basculé dans le chaos social et culturel en oubliant qu'ils faisaient partie d'un grand ensemble : la noosphère. Après un long développement comportemental régi par l'horloge biologique globale, une fracture s'est opérée cassant les schèmes d'actions habituelles et les repères temporels, changeant les codes et les symboles établis, inhibant les liens ancestraux d'avec les civilisations fondatrices. Insatisfaits des propositions offertes par les autorités spirituelles, les hommes partirent à la recherche de la vérité en explorant tout ce qui pouvait leur apporter une information supplémentaire dans la construction du puzzle géant que l'on nomme la vie : naissait la libre pensée.

Ainsi l'élaboration de la connaissance s'est effectuée par strates. Elle a épousé les formes guerrières de la conquête avec des stratégies d'incursions et de retraits, avec de longues

armistices et des regains de violence extrême. Doucement, l'architecture du savoir occidental, fondée sur l'exploitation et l'esclavage, s'est détachée de ces prémisses spirituelles pour se tourner vers le cogito cartésien. Suite à la révolution galiléenne, scissure entre le monde sensible et le monde intelligible, l'esprit scientifique formait le projet d'une «epistêmê» étayée par un formalisme mathématique quantitatif.

De là, nous nous sommes coupés des éléments premiers de toute vie biologique pour nous barricader dans un environnement totalement virtuel qui justifie nos interventions dévastatrices. Au nom du progrès et de la liberté individuelle - héritage du XVI^{ème} siècle -, nous sacrifions notre patrimoine culturel et nous renions notre caractère animal. Le «cogito» cartésien règne en maître au pays des aveugles. Doit-on parler d'avancement dans une société impuissante à réduire l'inadéquation entre connaissances médicales et habitudes de vie et profondément paralysée par les impotences psychologiques et physiques d'un nombre toujours croissant d'individus? La tolérance du système est devenu le principal biais des sociétés occidentales qui, n'en déplaise aux partisans de la liberté individuelle, a permis l'émergence de comportements aberrants qui transforment les phénomènes pathologiques en normalité. La médecine, jadis promotrice d'un esprit sain dans un corps sain, se confronte aujourd'hui à un corps stigmatisé par une pratique dépassée qui contrecarre l'éducation à la santé. Le développement médico-technologique a permis aux vecteurs pathogènes de se multiplier et de transmettre aux générations futures des caractères génétiques déficients que la nature aurait systématiquement évincés. Cette prise de contrôle des aspects particuliers de la nature confère à la médecine un statut dominant dans les sociétés industrielles. Son aspect curatif s'imbrique parfaitement dans la logique production-consommation où l'individu est appréhendé comme un potentiel économique. Plus longtemps il vivra, plus longtemps il consommera. Michel Foucault était clairvoyant lorsqu'il affirmait que la société occidentale, régie par le corps médical, impose à ses citoyens une conduite normative qui inhibe toute forme de liberté et impose à l'homme une praxis dont le résultat mène à l'abdication du collectif¹.

¹ Michel Foucault. Histoire de la sexualité I: la volonté de savoir, Tel. Gallimard. 1976.

Mais plus encore, la conscience collective de l'occident s'est évanouie dans les tribulations cognitives d'un nombre restreint d'élus qui avaient pour mandat de léguer aux générations futures un contenu historique épuré. Cette épuration a déformé la réalité sociale et politique des événements rapportés. Ainsi, retenons-nous de l'histoire humaine les interprétations souvent erronées de personnages qui ont reçu de la part du pouvoir en place l'autorisation de véhiculer une information aseptisée, élaguée, surannée. Un long travail d'acquisition a permis l'agglomérat de données, mais a aussi balayé un savoir ponctuel, actif généré par des acteurs sociaux audacieux. En fait, nous avons perdu dans les formats de transmission de l'information la relation dynamique entre acteur et système. Donc, la possibilité de comprendre les motivations qui l'ont poussé à agir. Nous pouvons entrevoir ici l'immense fossé qui s'est creusé entre réalité ponctuelle et connaissance institutionnalisée.

Pourtant, l'avancée réalisée par les sciences expérimentales au cours des deux derniers siècles, couplée au retrait sensible des théories philosophiques au profit d'un pragmatisme politique dominateur et conquérant qui a, grâce au support scientifique, évincé tout relativisme économique, s'impose comme la marche à suivre. Aucune autre méthode n'a apporté autant de réponses. Ainsi la méthode scientifique écarte toute subjectivité pour ne retenir des phénomènes naturels qu'un ensemble chiffré et numérisé qui circonscrit la réalité. S'appuyant sur quatre prédicats fondamentaux - *comprendre, expliquer, prédire et contrôler* -, la science appréhende la nature comme un vaste champ d'investigation où elle cherche à établir les relations du sujet à l'objet dans la construction des concepts qui fondent la théorie. La science travaille à forger les éléments de certitude qui seront les outils d'élaboration de la vérité expérimentale. Un travail acharné et méthodique s'efforce d'évincer toute polémique et d'établir «une zone où les preuves sont des progrès et le progrès une preuve²». La connaissance scientifique se détache ici de la connaissance commune par la production d'un savoir constitué d'aperception. La science a développé les instruments nécessaires à l'élaboration d'un savoir virtuel qui, en dehors des moyens technologiques, serait impossible. Technique et science ne se côtoient plus comme par le passé, elles s'imbriquent l'une dans l'autre pour déboucher sur la circonscription mathématique de l'événement.

² Gaston Bachelard. *Le rationalisme appliqué*, Quadrige. PUF. 1949.

Depuis Descartes, en occident toute activité humaine est sous l'influence omniprésente de l'esprit rationnel. Celui-ci prend source dans la logique aristotélicienne à laquelle il emprunte les mécanismes propices à l'établissement d'une connaissance fondée sur la démonstration qui, par raisonnement, débouche plus foncièrement sur la preuve. Ainsi, comme l'affirmait Jean Piaget: «Nous concevons, en effet, la logique comme le point de départ d'une double connaissance. D'une part, elle est évidemment l'instrument privilégié du savoir scientifique, mais d'autre part elle fournit aussi un moyen d'éclairer l'activité même de penser.»² Cette idée d'instrument du savoir est essentielle dans l'évolution de la science car les fondements d'une science éclairée passent avant tout par l'établissement d'une méthodologie et d'une instrumentation spécifiques. Prémisses qui ont aussi conduit au cloisonnement disciplinaire.

Parce que confronté aux exigences toujours plus élevées d'une science devenue vénale et compétitive, le chercheur oblitère une partie importante des fondements qui constituent son domaine scientifique. Ainsi sans jugement éclairé sur son action sociale et politique, il devint l'esprit sans objet qui divague³. Il oublie que la science devrait être une quête, non une conquête. Le chercheur y succombe, il n'est plus maître de son activité. À trop vouloir s'appropriier la connaissance, il en perd l'essence même de la vérité. Pourtant, il est fondamental de garder à l'esprit que «la vraie raison du savoir n'est pas une vaine curiosité, qui d'ailleurs se contente souvent de peu, ni même un souci des progrès matériels, qui n'intéresse souvent que des passions inférieures; la vraie raison de savoir c'est la sagesse même, et l'organisation d'un avenir raisonnable pour toute notre espèce»⁴. Noyé par une information souvent inutile le chercheur oublie cette dimension importante du savoir humain et occulte l'immense richesse accumulée par des millénaires de patiences et de souffrances.

Avec le philosophe Alain, nous pouvons affirmer qu' «observer, c'est percevoir avec attention. Expérimenter, c'est changer la chose pour voir ce qui résultera de ce changement»⁵. Vigilance et surveillance sont donc capitales car les modifications apportées aux configurations originales de l'objet d'étude sont fonctions des buts préconisés par le

³ Jean Piaget. Logique et connaissance scientifique, Encyclopédie de la Pléiade. NRF. 1967.

⁴ Alain. Éléments de philosophie, Folio. Gallimard. 1941.

⁵ idem

chercheur. Ainsi les manipulations effectuées et l'interprétation des phénomènes observés dépendent principalement de l'orientation donnée à la recherche. De ces nouvelles configurations émergent les postulats de base qui formeront la théorie. La critique devient dès lors un garde-fou contre l'excès, le charlatanisme et le totalitarisme. N'oublions pas que les questions posées par chaque chercheur ainsi que les réponses qu'il apporte obéissent à des convictions scientifiques, politiques et sociales que nous avons tendance à oblitérer.

Ainsi, quels ont été les mécanismes scientifiques qui ont contribué à la construction et à la diffusion des modèles et des théories? Pourquoi ont-ils abouti au cloisonnement des sciences? Et ce phénomène a-t-il conduit au réductionnisme intellectuel? Enfin, quelle est la pertinence de l'information colligée par une activité scientifique toujours plus agressive et qui n'a pas toujours eu comme vision première l'établissement d'un savoir axé sur le mieux-être de l'humanité. Questions que devrait se poser chaque individu attaché de près ou de loin à la recherche scientifique pour en comprendre les répercussions sur l'ensemble social.

L'ensemble de mon travail de recherche m'a permis de comprendre que le processus scientifique n'est pas une simple méthode que l'on applique comme une simple recette. À chacune des étapes de ce processus, une réflexion s'impose et devrait mener vers l'état de synthèse et l'appréhension globale des connaissances acquises. Combien d'entre nous y arrive-t-il? Ainsi, l'obtention d'un diplôme de troisième cycle n'est que le commencement d'une longue route qui mène vers l'humilité.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	2
AVANT-PROPOS	3
LISTE DES FIGURES	9
LISTE DES TABLES	10
INTRODUCTION GÉNÉRALE	11
RECENSEMENT DES ÉCRITS	14
ÉVALUATION DES PARAMÈTRES CARDIO-RESPIRATOIRES PENDANT L'EXERCICE	14
<i>Considérations fondamentales sur la consommation maximale d'oxygène</i>	<i>15</i>
<i>L'évaluation de la consommation maximale d'oxygène et les différents tests</i>	<i>20</i>
<i>Vitesse critique et temps limite (T_{lim})</i>	<i>22</i>
<i>Contribution de la filière anaérobie</i>	<i>24</i>
<i>Considérations sur des facteurs psychologiques pouvant affectés les résultats aux tests</i>	<i>27</i>
<i>Contrôle de la charge d'entraînement</i>	<i>29</i>
CONTRÔLE DE LA VENTILATION PENDANT L'EXERCICE	31
<i>Neuro-anatomie du système respiratoire</i>	<i>31</i>
<i>Mécanismes de contrôle centraux et périphériques de la ventilation</i>	<i>32</i>
<i>Rôles des afférences d'origines musculaires</i>	<i>38</i>
<i>Contraintes biomécaniques</i>	<i>41</i>
<i>Adaptations à l'entraînement</i>	<i>44</i>
CHAPITRE III	47
SPECIFICITY OF TREADMILL AND CYCLE ERGOMETER TESTS IN TRIATHLETES, RUNNERS AND CYCLISTS	47
CHAPITRE IV	71
INTERCHANGEABILITY OF TREADMILL AND CYCLE ERGOMETER TEST RESULTS TO MONITOR TRIATHLETES ANNUAL TRAINING	71
CHAPITRE V	91
CONTROL OF VENTILATION DURING INCREMENTAL EXERCISE : DIFFERENT MODULATION DURING TREADMILL AND ERGOCYCLE TESTS	91
CHAPITRE VI	121
DOES TRAINING PROFILE ACCOUNT FOR TIME TO EXHAUSTION PERFORMANCE?	121
CONCLUSION GÉNÉRALE	146
BIBLIOGRAPHIE	150

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE II

- FIGURE 1 : FACTEURS PHYSIOLOGIQUES POTENTIELS LIMITANT LA CONSOMMATION MAXIMALE D'OXYGENE A L'EXERCICE 17
- FIGURE 2 : CENTRES DE CONTROLE DE LA RESPIRATION. SCHEMA SIMPLIFIE DES PRINCIPALES STRUCTURES NERVEUSES SITUEES DANS LA MOELLE ALLONGEE ET LA MOELLE EPINIERE CHEZ LE CHAT..... 33

CHAPITRE III

- FIGURE 1 : EVOLUTION OF HEART RATE RELATIVE TO ABSOLUTE $\dot{V}O_2$, (INDIVIDUAL VALUES). 56
- FIGURE 2 : EVOLUTION OF $\dot{V}E$ PLOTTED AGAINST ABSOLUTE $\dot{V}O_2$, (INDIVIDUAL VALUES)..... 57
- FIGURE 3 : EVOLUTION OF $\dot{V}CO_2$ PLOTTED AGAINST ABSOLUTE $\dot{V}O_2$, (INDIVIDUAL VALUES). 58
- FIGURE 4 : MEAN HEART RATE PLOTTED AGAINST FIXED PERCENTAGES OF $\dot{V}O_{2MAX}$ 60
- FIGURE 5 : REGRESSION COEFFICIENT BETWEEN CYCLE ERGOMETER AND TREADMILL HEART RATE FOR THE ENTIRE GROUP 61

CHAPITRE IV

- FIGURE 1 : MEAN HEART RATE PLOTTED AGAINST FIXED PERCENTAGES OF $\dot{V}O_{2MAX}$ FOR THE CYCLE ERGOMETER AND TREADMILL TESTS PERFORMED IN FALL, WINTER AND SUMMER..... 82
- FIGURE 2: REGRESSION COEFFICIENT HEART RATE VALUES ATTAINED DURING THE CYCLE ERGOMETER AND TREADMILL TESTS THROUGHOUT THE YEAR 83

CHAPITRE V

- FIGURE 1 : MAXIMAL OXYGEN UPTAKE , CARBON DIOXIDE OUTPUT, HEART RATE AND WORKLOAD PLOTTED AGAINST FIXED PERCENTAGE OF MAXIMAL OXYGEN UPTAKE IN THE TWO PERFORMANCE TESTS 103
- FIGURE 2 : MINUTE VENTILATION, TIDAL VOLUME , MOVEMENT FREQUENCY AND BREATHING FREQUENCY PLOTTED AGAINST FIXED PERCENTAGE OF MAXIMAL OXYGEN UPTAKE IN THE TWO PERFORMANCE TESTS. 104
- FIGURE 3 : EVOLUTION OF VENTILATION VARIABLES FOR CYCLE ERGOMETER AND TREADMILL PLOTTED AGAINST FIXED PERCENTAGE OF MAXIMAL OXYGEN UPTAKE..... 106
- FIGURE 4 : REGRESSION COEFFICIENT BETWEEN BREATHING FREQUENCY AND MOVEMENT FREQUENCY. 107

CHAPITRE VI

- FIGURE 1 : MAXIMAL OXYGEN UPTAKE IN $mlO_2 \cdot min^{-1} \cdot kg^{-1}$, MAXIMAL AEROBIC SPEED, POWER FOR TREADMILL AND UMTT, RESPECTIVELY, FOR MIDDLE-DITANCE AND DISTANCE RUNNERS..... 133
- FIGURE 2 : MEAN MAXIMAL HEART RATE FOR ALL TESTS AND TIME TO EXHAUSTION FOR MIDDLE-DISTANCE AND DISTANCE RUNNERS, RESPECTIVELY 134

LISTE DES TABLES

CHAPITRE III

TABLE 1 : PHYSICAL AND PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SUBJECTS.....	52
TABLE 2 : PHYSIOLOGICAL MEASUREMENTS AT EXHAUSTION.....	54

CHAPITRE IV

TABLE 1 : PHYSICAL CHARACTERISTICS OF SUBJECTS.....	76
TABLE 2 : TRAINING VOLUME PER WEEK IN RUNNING, CYCLING AND SWIMMING.....	78
TABLE 3 : MAXIMAL PHYSIOLOGICAL RESPONSES TO CYCLE ERGOMETER AND TREADMILL TESTS DURING A TRIATHLON SEASON.....	80

CHAPITRE V

TABLE 1 : ATHLETIC PROFILE OF SUBJECTS.....	98
TABLE 2 : MAXIMAL PHYSIOLOGICAL RESPONSES TO CYCLE ERGOMETER AND TREADMILL.....	101

CHAPITRE VI

TABLE 1 : ATHLETIC PROFILE OF SUBJECTS.....	127
TABLE 2 : MAXIMAL PHYSIOLOGICAL RESPONSES TO TREADMILL TEST FOR MIDDLE-DISTANCE AND LONG-DISTANCE RUNNERS.....	130
TABLE 2 : MAXIMAL PARAMETERS OF TREADMILL TEST, UMTT AND TIME TO EXHAUSTION FOR MIDDLE-DISTANCE AND LONG-DISTANCE RUNNERS.....	131

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La planification scientifique de l'entraînement sportif exige que l'entraîneur et l'athlète aient un contrôle sur l'intensité de chacun des procédés d'entraînement utilisés de même que sur le volume et la densité du programme d'entraînement auquel l'athlète est soumis.

Les informations sur le volume de l'entraînement (*i.e.* la quantité totale de travail effectué) sont relativement faciles à obtenir dans la plupart des spécialités sportives. En effet, la quantité totale de travail peut être facilement obtenue en additionnant les kilomètres courus, pourcourus en vélo ou nagés. L'intensité de chacun des entraînements comme la densité totale d'un programme d'entraînement sportif (*i.e.* la relation entre le volume et l'intensité de l'ensemble des procédés d'entraînement utilisés) sont obtenues en utilisant une variable telle que la fréquence cardiaque mise en relation avec la production d'énergie. Pour obtenir cette information, les athlètes sont généralement soumis à un test progressif d'effort en laboratoire où la fréquence cardiaque est mesurée concurremment à la consommation d'oxygène. Ce type de test, communément appelé test de la consommation maximale d'oxygène ($\dot{V}O_{2max}$), est généralement effectué à l'aide d'un ergomètre simulant l'activité sportive en raison de l'importance d'évaluer les paramètres cardiorespiratoires en fonction des groupes musculaires engagés dans l'activité sportive pratiquée.

En dépit des nombreuses publications traitant de la spécificité de la $\dot{V}O_{2max}$, peu d'informations sont disponibles sur la spécificité de la $\dot{V}O_2$ sous-maximale lorsque différents ergomètres sont utilisés pour l'évaluation des athlètes pratiquant différentes disciplines cycliques. Cette distinction entre $\dot{V}O_{2max}$ et $\dot{V}O_2$ sous-maximale est intéressante car la grande majorité du travail aérobie accompli à l'entraînement s'effectue à des pourcentages inférieurs à la $\dot{V}O_{2max}$. D'autre part, l'évaluation des paramètres cardiorespiratoires chez les triathlètes sous-entend l'administration de trois tests différents simulant la natation, le vélo et la course à pied.

Il est aussi maintenant bien établi que la surcharge de travail effectué à l'entraînement provoque des modifications de l'appareil contractile cardiaque caractérisées par un meilleur remplissage diastolique, un débit systolique supérieur, une sensibilité accrue des β -récepteurs cardiaques, une diminution de l'activité du système nerveux sympathique et une bradycardie. L'évolution des adaptations cardiaques en cours d'année en fonction du type d'ergomètre utilisé devient dès lors un paramètre important pour la prescription de l'exercice chez les athlètes multisports.

Plus encore, la spécificité du geste sportif a conduit les entraîneurs et les athlètes à considérer, les facteurs biomécaniques en plus des variables physiologiques traditionnelles. L'efficacité mécanique, pourcentage d'énergie totale utile à l'accomplissement d'un travail externe, permet d'expliquer, à charge équivalente, les variations de la consommation d'oxygène au sein d'un groupe homogène d'athlètes. La fréquence et l'amplitude gestuelles sont un corollaire de l'efficacité mécanique. Ces deux paramètres varient en fonction du type de locomotion et déterminent les réponses respiratoires lors des tests progressifs à l'effort. Ainsi, sur le cycle ergomètre, une fréquence de mouvement constante d'environ 90 révolutions/minute tout au long du test induit pour la fréquence respiratoire un patron qui suit une courbe exponentielle alors que sur tapis roulant cette dernière épouse, pour une fréquence de mouvement presque identique à celle obtenue sur cycle ergomètre, la progression linéaire de la charge de travail. La coordination entre la locomotion et la fréquence respiratoire ne semble donc pas affectée par les paramètres de fréquence et d'amplitude gestuelles.

Il semble donc intéressant d'étudier les réponses respiratoires sous-maximales. Même si les aspects de la ventilation à l'effort ont été l'objet d'un nombre important d'études, peu d'entre elles ont traité de la fréquence respiratoire lors d'efforts progressifs sur deux types différents d'ergomètres.

En plus de la consommation maximale d'oxygène et de la fréquence cardiaque, la vitesse atteinte à la $\dot{V}O_{2max}$ ($v \dot{V}O_{2max}$), définie comme la vitesse minimale permettant d'atteindre la $\dot{V}O_{2max}$, permet d'établir un critère objectif quant aux différences entre coureurs ou catégories

de coureurs puisqu'elle combine les aspects d'efficacité mécanique et de $\dot{V}O_{2max}$. Par contre, la grande variabilité des valeurs obtenues lors de tests sur tapis roulant, sur cycle ergomètre ou sur terrain montre que la durée de maintien de cette vitesse aérobie dépend d'autres facteurs que ceux généralement rapportés dans les écrits sur le sujet.

La présente thèse a donc pour objectifs de vérifier:

- (1) La spécificité de l'adaptation sous-maximale des variables cardiorespiratoires (fréquence cardiaque, $\dot{V}O_2$, ventilation pulmonaire, fréquence respiratoire) lors de tests d'effort progressif effectués sur tapis roulant et sur cycle ergomètre chez des triathlètes, des coureurs et des cyclistes.
- (2) Les adaptations cardiaques lors de tests d'effort progressif effectués sur tapis roulant et sur cycle ergomètre au cours des trois grandes phases d'entraînement (phase de préparation physique générale, phase de préparation physique spécifique et la phase de pré-compétition) chez des triathlètes de niveau national et provincial.
- (3) La spécificité de la réponse respiratoire sous-maximale lors de tests progressifs d'effort effectués sur tapis roulant et sur le cycle ergomètre chez des coureurs d'élite.
- (4) L'influence du profil d'entraînement sur la détermination du temps limite à la vitesse atteinte à la $\dot{V}O_{2max}$ chez des coureurs d'élite.

CHAPITRE II

RECENSEMENT DES ÉCRITS

ÉVALUATION DES PARAMÈTRES CARDIO-RESPIRATOIRES PENDANT L'EXERCICE

L'entraînement sportif est organisé en fonction d'objectifs et de tâches et s'exprime en définitive par une amélioration de la performance qui est le produit de l'interaction entre l'organisme et les facteurs d'influence extérieurs. Le niveau de performance dépend donc de l'intégration des fonctions de l'organisme qu'il est possible d'évaluer en pratiquant un test d'effort physique dont l'intensité est quantitativement similaire à la performance visée. L'évaluation permet donc d'identifier et de quantifier les adaptations fonctionnelles induites par l'entraînement sportif et de modifier au besoin l'orientation de cette programmation. C'est pourquoi les méthodes d'évaluation des fonctions biologiques font partie intégrante des sciences du sports. Parmi la panoplie des tests existants, les tests de mesure de la consommation maximale d'oxygène ($\dot{V}O_{2max}$), seules méthodes valables pour apprécier de façon globale la fonction cardio-respiratoire, ont été particulièrement utilisés. Cette section passera en revue certaines études sur le sujet.

Considérations fondamentales sur la consommation maximale d'oxygène.

La $\dot{V}O_{2max}$ se définit comme la valeur maximale du volume d'oxygène extrait de l'air inspiré (à 0 °C, 760 mm Hg, STPD) lors d'efforts intenses que l'on peut exprimer soit en valeur absolue ($l \cdot min^{-1}$) ou en valeur relative ($ml \cdot min^{-1} \cdot kg^{-1}$). Les valeurs en $l \cdot min^{-1}$ donnent un indice de l'état du système cardio-respiratoire alors qu'exprimées en $ml \cdot min^{-1} \cdot kg^{-1}$, elles représentent un indice de travail. Les techniques de la calorimétrie indirecte permettent d'évaluer la consommation d'O₂ par l'intermédiaire de l'équation suivante :

$$(1) \quad \dot{V}O_2 = VI \times FI O_2 - VE \times FE O_2$$

où VI et VE représentent respectivement les débits inspirés et expirés, FI O₂ la fraction d'oxygène dans l'air inspiré et FE O₂ la fraction d'oxygène dans l'air expiré. La même équation s'applique pour $\dot{V}CO_2$:

$$(2) \quad \dot{V}CO_2 = VE \times FE CO_2 - VI \times FI CO_2$$

Les équations précédentes ne sont valables que si les volumes de gaz sont exprimés dans les mêmes conditions de température et de pression. Ainsi, pour calculer la dépense énergétique, nous devons ramener la $\dot{V}O_2$ et la $\dot{V}CO_2$ aux conditions STPD (Standard Temperature and Pressure Dry conditions) soit:

$$\dot{V}O_2(\text{STPD}) = Vm \frac{PB - P_{H_2O}}{760} \times \frac{273.31}{273.31 + T}$$

ou Vm est le volume de gaz mesuré aux conditions ambiantes, PB est la pression barométrique, P_{H₂O} la pression partielle de vapeur d'eau du mélange de gaz mesuré (en mm Hg) et T la température du gaz en °C.

Les grands physiologistes Hill et Lupton (1923) ont été les premiers à constater une relation linéaire entre la charge de travail et la $\dot{V}O_2$ jusqu'au plafonnement de cette dernière. On a ainsi démontré que la $\dot{V}O_2$ de sujets entraînés atteint généralement un plateau au cours d'un test d'effort progressif (Howley et al. 1995). Malgré le débat toujours vigoureux entre scientifiques (Bassett et al. 1997; Noakes 1997, 1998) en ce qui concerne l'importance relative des facteurs centraux (poumons, cœur, circulation, sang) ou périphériques (type de fibre musculaire, activité enzymatique, capillarisation), il semble maintenant bien établi que le principal facteur limitant la consommation maximale d'oxygène est le transport de l'oxygène vers la périphérie (Bassett et al. 1997, 2000; Bergh et al. 2000; Di Prampero 1992, 1999; Sutton 1992; Wagner 2000). Harms et al. (1997) ont récemment montré que l'augmentation de la $\dot{V}O_{2\text{max}}$ sous

condition d'hyperoxie est en partie due à l'accroissement de la sensibilité à l'oxygène des muscles inactifs à l'oxygène et ont conclu que la limitation de la $\dot{V}O_{2max}$ proviendrait d'une compétition inter-musculaire. De plus, Knight et al. (1993) rapportent que l'apport supplémentaire d'O₂ n'augmente pas la $\dot{V}O_2$ des muscles actifs. Enfin, Wagner (2000) cite des études comparant la $\dot{V}O_2$ lors d'exercice sur le cycle ergomètre impliquant un ou deux membres. La $\dot{V}O_2$ d'un groupe spécifique de muscles (quadriceps) est plus élevée au cours de l'exercice à un membre comparée à l'exercice à deux membres confirmant ainsi que la limitation de la $\dot{V}O_{2max}$ est principalement centrale. Enfin, Bassett et al. (2000) estiment que la limitation de la $\dot{V}O_{2max}$ serait déterminée par la composante centrale de 70 à 85%. Il est intéressant de noter que l'activité enzymatique musculaire des sédentaires limite l'extraction de l'oxygène lors du passage des globules rouges dans les capillaires. On observe d'autre part que les athlètes hautement entraînés en endurance montrent une réduction de la saturation artérielle en oxygène en raison d'un débit cardiaque plus important qui diminue le temps de transit des globules rouges au niveau alvéolaire. L'entraînement induit donc des modifications physiologiques qui s'expriment par le passage d'une restriction métabolique musculaire à une limitation de l'apport d'O₂ vers ceux-ci (Figure 1). Ainsi, en fonction du profil des individus (hautement entraînés versus sédentaires) ou des conditions de réalisation (hypobare versus hyperbare), les facteurs limitants varient. Ces observations confirment donc que la $\dot{V}O_{2max}$ ne dépend pas d'un facteur unique mais est déterminée par un ensemble intégré de paramètres qui fluctue en fonction de l'état d'entraînement et des conditions environnementales (Richardson et al. 1999; Richardson 2000).

Au-delà de ces considérations, la communauté scientifique s'est très vite intéressée aux aspects génétiques de la performance des activités aérobies. Ainsi, il a été démontré que la $\dot{V}O_{2max}$ était très hétérogène au sein d'une même population (Andersen et al. 1960; Hermansen & Andersen 1965). Par contre, il y a peu d'évidence tendant à prouver qu'il existe des différences raciales significatives dans les capacités et les puissances de travail (Boulay et al. 1988). Des valeurs entre 40 mlO₂•min⁻¹•kg⁻¹ chez des jeunes sédentaires et 85 mlO₂•min⁻¹•kg⁻¹ chez des athlètes d'élite ont été observées (Rowell 1974). La valeur la plus élevée atteignant

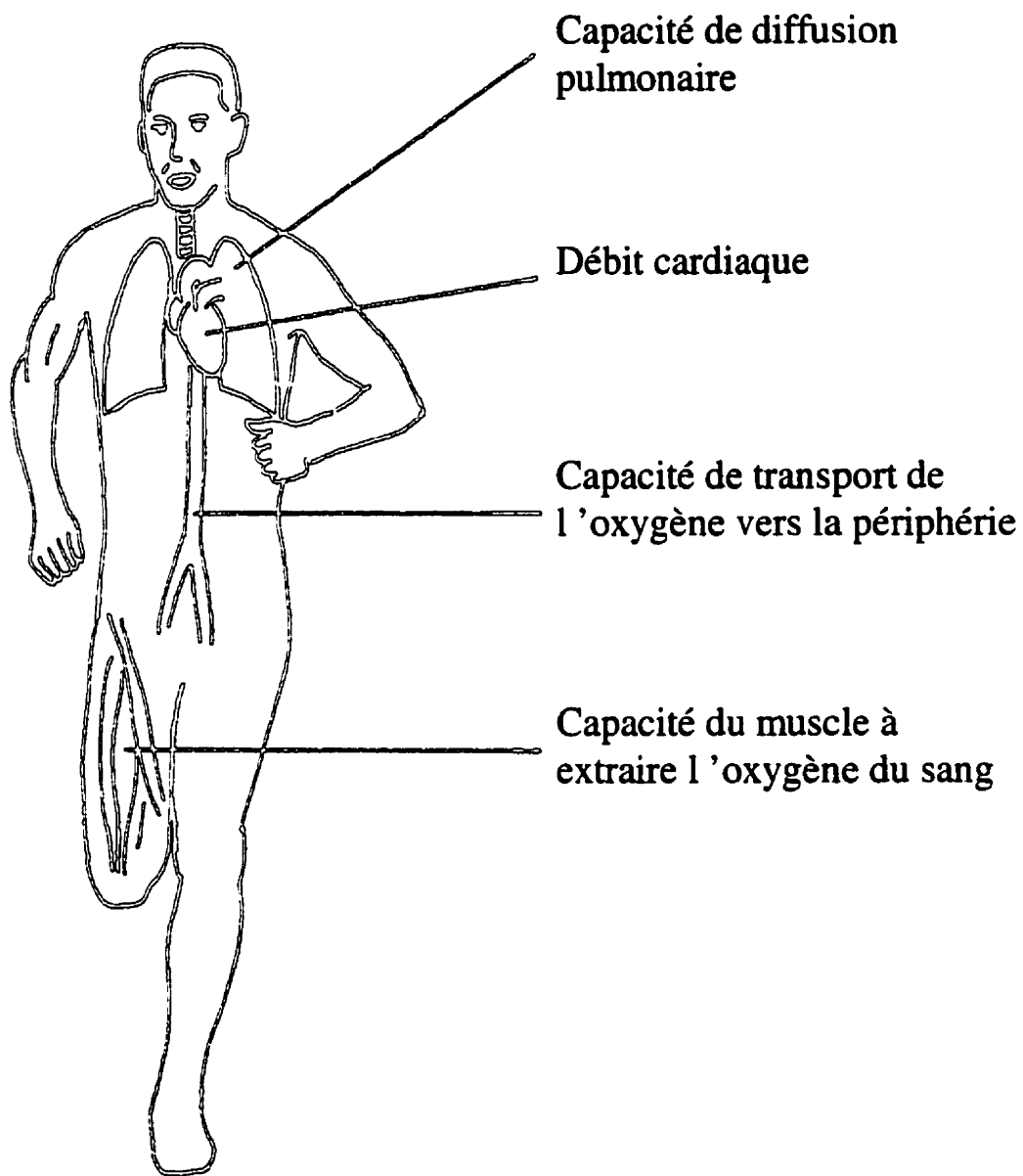


Figure 1 : Facteurs physiologiques potentiels limitant la consommation maximale d'oxygène à l'exercice (adaptée de Bassett & Howley 2000).

même $93 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$ chez B. Dahli, skieur de fond six fois médaillés d'or aux Jeux Olympiques d'hiver. C'est cette variabilité qui est à l'origine des études sur les aspects génétiques de la $\dot{V}O_{2\text{max}}$ (Bouchard et al. 1984, 1986a, 1986b; Bouchard & Lortie 1984; Bouchard & Malina 1983; Boulay et al. 1986, 1988, Komi et al. 1977b; Komi & Karlsson 1979; Lesage et 1985).

La $\dot{V}O_{2\text{max}}$ est fortement corrélée avec la masse corporelle, la taille, la masse musculaire, la capacité vitale, la concentration d'hémoglobine, le sexe, l'âge et l'entraînement. En plus des conditions environnementales comme l'ambiance thermique, l'altitude et la condition hyperbare, ces facteurs contribuent aux variations observées lors des performances d'endurance aérobie (i.e. lors d'efforts de longue durée en condition aérobie). L'entraînement de l'endurance aérobie provoque des modifications marquées du métabolisme du muscle squelettique (Holloszy & Hansen 1996a; Holloszy & Kohrt 1996b) qui se traduisent par un accroissement du nombre, de la grosseur et de l'activité enzymatique des mitochondries et par une augmentation de la capacité à oxyder les glucides et les lipides (Holloszy et al. 1984). Ces modifications se manifestent par l'amélioration de l'efficacité des voies métaboliques responsables de la production et de la régénération de l'ATP au niveau de la glycolyse et de la phosphorylation oxydative (Keul et al. 1996). Par contre, la capacité d'adaptation à l'entraînement montre des différences inter-individuelles très importantes dont les causes majeures seraient le niveau de pré-entraînement et le génotype (Bouchard et al. 1990a, 1990b). Des mécanismes responsables de ces variations inter-individuelles ont été suggérés et résident dans deux types de variations génétiques. La première concerne les variations de séquence d'ADN pouvant induire une modification de la structure primaire des protéines tandis que la deuxième est liée aux différences dans les bases puriques et pyrimidiques situées soit dans les introns soit dans les régions flanquantes du gène ce qui n'affecte pas la séquence des acides aminés mais l'expression du gène (Bouchard et al. 1992). Plusieurs facteurs de la performance sont affectés par les aspects génétiques. Ainsi, les expériences menées par Bouchard et al. (1986a ; 1988) ont montré une ressemblance familiale pour plusieurs de ces facteurs comme l'héritabilité du pourcentage des fibres musculaires de type I (de l'ordre de 45%) (Simoneau & Bouchard 1995), l'héritabilité du potentiel d'oxydation (moins de 50%) et celle du taux d'utilisation des lipides dans le muscle squelettique humain (plus de 50%) (Lortie et al. 1986).

Bouchard et al. (1986a) ont également constaté que l'activité maximale de la PFK (enzyme limitante du métabolisme glycolytique), de l'OGDH ainsi que le ratio PFK/OGDH contribuent entre 25 et 50% de la variation phénotypique totale. De plus, même si l'entraînement de l'endurance aérobie mène à des modifications morphocinétiques du système cardio-vasculaire, les facteurs génétiques sont aussi présents. Ainsi, l'héritabilité du pouls maximal d'oxygène est supérieure à 50% (Bouchard et al. 1986a) tandis que celle des dimensions cardiaques est moindre mais néanmoins présente (moins de 25%) (Thériault et al. 1986). Ces travaux confirment donc l'importance du génotype pour des facteurs considérés comme déterminants de la performance aérobie chez l'humain. Les performances aérobies mesurées en laboratoire sont également influencés par le bagage génétique. Ainsi, Bouchard et al. (1986b) rapportent une héritabilité de la puissance aérobie maximale ($\dot{V}O_{2max}$) d'environ 25% tandis que la capacité aérobie mesurée par un test de 90 min montre une héritabilité d'environ 60% (Boulay et al. 1984). Les adaptations observées dans les performances aérobies sont le résultat d'un entraînement systématique et ne peuvent apparaître sans ce programme d'entraînement. Ces études montrent donc qu'une partie significative de la variance inter-individuelle s'explique par la présence de facteurs génétiques et que l'interaction génotype/environnement semble être particulièrement déterminante dans la réalisation de performance aérobie.

Il est maintenant bien établi que la surcharge de travail physique produit l'hypertrophie du coeur par l'intermédiaire de la multiplication des myofibrilles et la modification de la structure moléculaire du muscle cardiaque induit en partie par l'augmentation du retour veineux et du volume télédiastolique (Carré 1994; Douglas et al. 1986, 1990; Dowell 1983). La contractilité cardiaque s'améliore avec l'entraînement de même que la relaxation musculaire lors de la diastole. Les sportifs des activités aérobies ont également un volume cardiaque par kilogramme de masse corporelle significativement plus élevé que les sédentaires. Au repos, ces modifications sont caractérisées par un meilleur remplissage diastolique, un débit systolique supérieur, une sensibilité accrue des β -récepteurs cardiaques, une diminution de l'activité du système nerveux sympathique et une bradycardie. D'autre part, au cours de l'exercice sous-maximal, la fréquence cardiaque et la pression artérielle diminuent (Douglas 1989; Douglas et al. 1990; O'Toole 1989).

Les auteurs ayant étudiés la permanence des adaptations provoquées par l'entraînement montrent que ce processus est réversible si la stimulation est interrompue. Par conséquent, la réserve adaptative totale de l'organisme a une limite dont la magnitude finale semble fixée par des facteurs génétiques (Werchoschanski 1992) mais dont la limite fonctionnelle dépend principalement du volume et de l'intensité des stimuli. Ainsi, à chaque étape du développement des qualités fonctionnelles l'augmentation, le maintien ou la diminution des réserves adaptatives sont régis par l'interaction organisme/environnement. Plus encore, on observe une hétérogénéité des processus adaptatifs car le degré de réactivité ou d'inertie adaptative diffère d'une qualité fonctionnelle à une autre. C'est pourquoi la mise en œuvre d'une évaluation systématique est une condition *sine qua none* à la compréhension des mécanismes physiologiques adaptatifs.

L'évaluation de la consommation maximale d'oxygène et les différents tests.

Depuis le début de la physiologie sportive, l'évaluation des paramètres cardiorespiratoires a été au cœur des préoccupations des scientifiques du sport. Aussi, à la suite des travaux de Hill & Lupton (1923) un nombre impressionnant de publications ont non seulement traité des paramètres limitants mais ont aussi tenté de déterminer le test le plus approprié (Londeree 1986; McConnell 1988; Sharkey 1988). On a ainsi très rapidement démontré que les performances dans les sports d'endurance cyclique dépendaient principalement de la $\dot{V}O_{2max}$ (Mitchell et al. 1958; O'Toole & Douglas 1995; Sleivert & Rowlands 1996; Taylor et al. 1955; Weltman et al. 1990) et de la capacité aérobie maximale (CAM) (Boulay et al. 1984). À partir de ces constatations, les modalités d'évaluation furent l'objet d'un nombre considérable d'études qui ont principalement porté sur les différences entre modalités d'évaluation. Dans cette optique, McConnell et al. (1984) ont observé des valeurs de la $\dot{V}O_{2max}$ plus élevées de 10.2%, 26.4% et 28.6% sur le tapis roulant que sur le cycle ergomètre, le cycle ergomètre en position couchée et avec un test utilisant les membres supérieurs confirmant les résultats de McArdle & Magel (1970) et McArdle et al. (1973) qui avaient déjà constaté des valeurs de la $\dot{V}O_{2max}$ inférieures de 9.9% sur le cycle ergomètre comparé au tapis roulant. D'autres études ont rapporté des différences allant de 5 à 11% entre le cycle ergomètre et le tapis roulant (Bouchard et al. 1979; Hermansen & Saltin 1969; Kohrt et al. 1987, 1989; Martinez et al.

1993; Moreira-da-Costa et al. 1989; Schneider et al. 1990; Schneider & Pollack 1991). Ces résultats soulignent donc l'importance d'évaluer les paramètres cardiorespiratoires en fonction des groupes musculaires engagés dans l'activité sportive pratiquée (Snell & Mitchell 1984) car plus la simulation de l'ergomètre est proche de la pratique sportive, plus l'évaluation est valide. McArdle et al. (1978) ont ainsi montré qu'à la suite d'un entraînement de course à pied, la $\dot{V}O_{2max}$ des sujets avait augmenté de 6.3% sur le tapis roulant et de seulement 2.6% lors d'un test de natation. D'un autre côté, Moreira-Da-Costa et al. (1984) ont testé des coureurs à pied, des cyclistes et des néophytes sur tapis roulant et sur cycle ergomètre. Les coureurs et les néophytes ont atteint des valeurs de la $\dot{V}O_{2max}$ supérieures sur le tapis roulant (11 et 12% respectivement) contrairement aux cyclistes qui ont obtenu des valeurs de la $\dot{V}O_{2max}$ supérieures sur le cycle ergomètre (7%). On explique que ces différences proviendraient de la spécificité des groupes musculaires impliqués (Pechar et al. 1974). Plusieurs études ont porté sur la variabilité des valeurs de la $\dot{V}O_{2max}$ (Bouchard et al. 1984b; Gibson et al. 1979; Katch et al. 1982; Taylor et al. 1955). Ces variations oscillaient entre 5 et 10%, dont 90% de ces valeurs provenait de variations biologiques et 10% des erreurs techniques. Taylor et al. (1955) rapportent des variations interindividuelles très élevées (80.5%) comparées aux sources aléatoires (18.7%) et aux erreurs techniques (1%). L'ensemble des travaux publiés sur le sujet montre toutefois que l'évaluation de la $\dot{V}O_{2max}$ est un processus valide et fidèle lorsqu'effectuée en laboratoire.

Les tests de terrain ont aussi fait l'objet de plusieurs investigations. Balke (1963) de même que Cooper (1968) ont rapporté des corrélations de 0.90 entre la vitesse maintenue sur piste pendant 12 ou 15 min et la $\dot{V}O_{2max}$ mesurée en laboratoire. Si ces tests ont longtemps été utilisés par la communauté sportive, ils ont néanmoins quelques inconvénients car ils requièrent une grande source de motivation de la part des participants ainsi qu'une connaissance précise du rythme de course (Billat & Koralsztejn 1996a). Ces tests présument qu'une relation linéaire existe entre la vitesse de course (ou la charge de travail) et la consommation d'oxygène avec atteinte de la $\dot{V}O_{2max}$ en fin de test. Par contre, la grande variabilité interindividuelle a conduit à des imprécisions de l'évaluation de la $\dot{V}O_{2max}$ dues principalement à l'efficacité mécanique variable entre sujets. Léger & Boucher (1980) ont mis

au point un test de course continu et progressif (UMTT) où les sujets doivent ajuster leur vitesse de façon à croiser l'une des bornes placées sur la piste tous les 50 m (avec une précision de ± 3 mètres) en même temps que l'émission d'un signal sonore. Le test constitué de paliers d'une durée de deux minutes débute à une vitesse de $7 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ et se termine lorsque le coureur n'est plus en mesure de suivre la vitesse imposée. Ce test est basé sur l'équation linéaire de Shephard (1969) pour la quantification du coût énergétique et est corrigé afin de tenir compte du facteur vent par la formule de Pugh (1970). Les scores obtenus sont exprimés en $\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$ et représente la vitesse aérobie maximale (VAM) ou la puissance aérobie maximale (PAM) selon les modifications apportées par Léger & Mercier (1984). Certains auteurs n'ont trouvé aucune différence entre les valeurs de la $\dot{V}O_{2\text{max}}$ obtenues sur le tapis roulant et les tests de piste (Daniel et al. 1992; Léger & Boucher 1980; Mercier & Léger 1986). Par la suite, un nombre assez important d'études ont prouvé la validité et la fidélité de ce test (Berthoin et al. 1994; Billat et al. 1996b; Lacour et al. 1989) et à ce jour, aucun autre test de terrain n'a montré de meilleurs résultats quant à la prédiction de la $\dot{V}O_{2\text{max}}$ bien que l'évaluation de la $\dot{V}O_{2\text{max}}$ en laboratoire reste le moyen le plus efficace d'obtenir des valeurs précises.

Vitesse critique et temps limite (T_{lim})

En plus de la consommation maximale d'oxygène ($\dot{V}O_{2\text{max}}$), la vitesse atteinte à la $\dot{V}O_{2\text{max}}$ ($v \dot{V}O_{2\text{max}}$) a reçu de la part de la communauté scientifique et de la part des entraîneurs une attention particulière. La $v \dot{V}O_{2\text{max}}$ se définit comme la vitesse minimale permettant d'atteindre la $\dot{V}O_{2\text{max}}$ (Daniels et al. 1984). La $\dot{V}O_{2\text{max}}$ étant déterminée par la consommation d'oxygène et l'efficacité mécanique, la combinaison de ces deux facteurs en un seul paramètre permet d'établir un critère objectif quant aux différences entre coureurs ou catégories de coureurs que la consommation d'oxygène et l'efficacité mécanique prises isolément n'expliquent pas (Morgan et al. 1992, 1995). Daniels & Daniels (1984) ont ainsi montré que la $v \dot{V}O_{2\text{max}}$ correspondait à la vitesse de course d'un 3000 m (soit entre 7 et 9 min) tandis que Morgan et al. (1989) rapportaient parmi les coureurs de 10 000 m des variations interindividuelles principalement expliquées par cette variable. Par la suite, Noakes et al. (1990) ont confirmé ces dernières études en attestant que la $v \dot{V}O_{2\text{max}}$ était un excellent indicateur de performance pour des distances se situant entre 10 et 90 km. Finalement Scott & Houmard (1994) ont

proposé la $v\dot{V}O_{2max}$ comme moyen de contrôle et de quantification des intensités d'entraînement chez les coureurs de demi-fond et de fond, proposition indirectement confirmée par Babineau et al. (1997) dans une étude sur la relation entre la performance sur 5 000 m et l'entraînement par intervalles à la vitesse de compétition.

Depuis les travaux de Monod & Scherrer (1965) ayant montré une relation curvilinéaire entre la charge de travail (W) et la durée de maintien de cette dernière (t_{lim}), relation baptisée puissance critique (Hill 1993), plusieurs chercheurs ont étudié la durée du maintien de la $\dot{V}O_{2max}$ dans le cadre d'une modélisation de la relation vitesse-durée (Billat & Koralsztein 1996a; Camus & Thys 1991; Gleser & Vogel 1973; Hill & Rowell 1996a, 1996b; Housh et al. 1989; James & Doust 2000; Kachouri et al. 1996; McLellan & Cheung 1992; Morton & Billat 2000; Péronnet & Thibault 1989; Vandewalle et al. 1997; Villeneuve 1996) et ont constaté qu'au cours d'exercices exhaustifs, la durée de l'effort est inversement proportionnelle à l'intensité de travail. De plus, une relation inverse a été observé entre t_{lim} et $\dot{V}O_{2max}$ ou $v\dot{V}O_{2max}$, c'est-à-dire que plus la $\dot{V}O_{2max}$ est élevée, plus le temps de maintien (t_{lim}) se dégrade (Billat et al. 1994a, 1994b, 1994c, 1996c, 1999; Billat & Koralsztein 1996a). S'il est maintenant bien établi que cette relation est fonction de la puissance générée, il reste des incertitudes quant à la deuxième affirmation. Un des problèmes majeurs de ce concept est lié au risque de sous-estimation de la performance puisqu'il est pratiquement impossible de contrôler les aspects motivationnels qui poussent le sujet à la limite de ses capacités physiologiques. Cet aspect explique sûrement une partie de la variabilité intra-individuelle observée dans les études de reproductibilité de la mesure surtout pour des efforts maximaux et supra-maximaux (Billat et al. 1994b). En plus de ce facteur, le choix du protocole d'exercice utilisé semble influencer $v\dot{V}O_{2max}$ et par conséquent t_{lim} de sorte que les résultats aux tests en laboratoire diffèrent, non seulement entre eux, mais aussi de ceux obtenus lors d'une évaluation sur le terrain. Villeneuve (1996) rapporte ainsi des valeurs de t_{lim} à 100% de la $\dot{V}O_{2max}$ qui s'échelonnent de 3.82 (Lavoie & Mercer 1987) à 8.4 min (Lacour et al. 1990) avec une moyenne sur l'ensemble des recherches de 6.16 min (6.29 min pour les hommes et 5.52 min pour les femmes). Villeneuve (1996) note également que l'étendue des valeurs de t_{lim} sur tapis roulant et/ou le cycle ergomètre est importante de sorte que cette mesure, même si elle est reproductible pour un groupe de sujets, présente une trop grande variabilité intra-

individuelle pour servir d'index de l'endurance aérobie. De leur côté, Billat et al. (1996c) ont testé l'influence de la durée et de l'augmentation de la vitesse sur $v \dot{V}O_{2max}$ et conséquemment t_{lim} au cours de trois exercices progressifs. S'ils n'observent aucune différence de $v \dot{V}O_{2max}$ et de t_{lim} entre les deux protocoles sur tapis roulant, ils rapportent néanmoins une grande variabilité interindividuelle. Ainsi, il y a de grandes différences de $v \dot{V}O_{2max}$ entre sujets homogènes au plan de la $\dot{V}O_{2max}$ (CV= 25%). De plus, ils trouvent une $v \dot{V}O_{2max}$ significativement plus élevée au test de piste (UMTT) comparée aux deux autres tests de laboratoire. D'autres auteurs (Lacours et al. 1991) ont aussi observé des différences de $v \dot{V}O_{2max}$ entre le UMTT et un test sur tapis roulant. En plus de la variabilité intra-individuelle observée, ces résultats montrent clairement que le protocole utilisé influence significativement la performance des sujets. McLellan et al. (1995) affirment que plus t_{lim} est long, plus la variabilité intra-individuelle est grande et Billat & Koralsztejn (1996a) spécifient dans leur recensement des écrits sur la question que le protocole (*i.e.*: augmentation de la vitesse, durée des paliers, inclinaison du tapis) modifie les valeurs de $v \dot{V}O_{2max}$ et de t_{lim} de façon significative. Enfin, Hill & Rowell (1996b) s'interrogent sur la contribution énergétique lors d'un test d'effort maximal et supra-maximal. Quelle est la part de la filière anaérobie lactique dans l'expression de la performance à $v \dot{V}O_{2max}$? Pour ces auteurs, les différences entre études en ce qui a trait à $v \dot{V}O_{2max}$ et à t_{lim} sont principalement dues à des problèmes méthodologiques. La détermination de la vitesse atteinte à $\dot{V}O_{2max}$, la durée des paliers lors du test, le profil athlétique des sujets, la motivation et la capacité à soutenir un effort menant à la détresse physiologique sont autant de facteurs contribuant à la variation observée entre les études.

Contribution de la filière anaérobie.

Les résultats des différentes études rapportées ci-dessus ont mené les chercheurs à tenter de quantifier la contribution de la composante anaérobie lactique au cours d'un test à $v \dot{V}O_{2max}$ (Bangsbo 1998; Billat et al. 1994c; Faina et al. 1997; Medbo et al. 1988; Medbo & Tabata 1989; Nummela & Rusko 1995; Nummela et al. 1996a, 1996b). Quoique t_{lim} à $\dot{V}O_{2max}$ est principalement supporté par les processus aérobie, la filière anaérobie lactique semble jouer un rôle important dans l'expression de la performance. Nummela & Rusko (1995), Rusko et

al. (1996a) et Rusko & Nummela (1996b) ont prouvé que lors d'un test d'effort progressif, les athlètes provenant de sports sollicitant fortement la filière anaérobie lactique obtenaient une puissance plus élevée sans augmentation de la $\dot{V}O_{2max}$ comparés aux athlètes d'activités purement aérobies. Ce travail supplémentaire provenait de la filière anaérobie plus développée chez ces athlètes. Quoique les sources d'énergie aérobie et anaérobie participent toutes deux à la fourniture d'énergie au cours d'un exercice maximal, la contribution de la filière anaérobie lors de ce type de tests varie en fonction du temps (Medbo & Tabata 1989). Ainsi, lors d'exercices de 30, 60 et 120 s l'apport énergétique en provenance de la filière anaérobie lactique est respectivement de 60%, 50% et 35% de l'énergie totale. D'autre part, Faina et al. (1997), ont aussi montré que la contribution de la filière anaérobie dépend du profil d'entraînement. Ces auteurs constatent que pour trois activités sportives différentes, la natation (200 et 400 m), le cyclisme sur route et le kayak (1000 m), les cyclistes obtiennent des t_{lim} inférieurs à ceux observés chez les nageurs malgré une $\dot{V}O_{2max}$ plus élevée. Ils attribuent cette différence à une plus grande capacité de la part des nageurs à utiliser le système anaérobie lactique confirmant ainsi le principe de la spécificité de l'entraînement. Weyand et al. (1999) ont quant à eux cherché à déterminer le déroulement temporel associé à la libération d'énergie par les processus anaérobies au cours de quatre tests à vitesse maximale en condition normale ou d'hypoxie. Ils n'observent aucune baisse de la performance des sujets lors des deux conditions pour les tests compris entre 15 et 60 s tandis qu'au-delà de cette limite, la performance des sujets chute de façon drastique en condition d'hypoxie. Ces résultats indiquent qu'au début de l'exercice (≤ 60 s) la contribution de la filière anaérobie est importante et que la performance est alors indépendante de la $\dot{V}O_{2max}$.

Les mécanismes biochimiques participant à la genèse de la fatigue musculaire semblent être à la source des différences observées lors des performances à $v \dot{V}O_{2max}$. La production de lactate par la voie de la glycolyse abaisse le pH intramusculaire en-dessous du niveau de tolérance métabolique et elle est considérée comme un des facteurs explicatifs de la dégradation de la performance lors d'exercices exhaustifs de haute intensité (Fitts 1994). La diminution du pH intramusculaire réduit le flux de la glycolyse par une inhibition des activités enzymatiques ce qui ralentit certaines étapes du couplage excitation/contraction (Fitts 1994). Komi et al. (1977a) ont montré que l'entraînement par intervalle augmentait la capacité anaérobie par

l'entremise d'adaptations biochimiques spécifiques liées à la formation d'enzymes moins sensibles à la chute du pH intramusculaire. Cette affirmation a été confirmée par Viru (1984, 1993a) et Viru & Viru (1993b) qui ont démontré que l'accumulation des métabolites lors de l'entraînement spécifique de la filière anaérobie lactique induit des adaptations structurelles et enzymatiques dans la synthèse des protéines liées aux structures cellulaires ciblées et à leurs réactions biochimiques. Golberg et al. (1985) avaient d'ailleurs observé une augmentation de l'activité de l'hexokinase (HK) dans les deux principaux types de fibres musculaires chez le rat soumis à un programme d'entraînement par intervalle provoquant des augmentations de lactate sanguin jusqu'à 18-22 mM·l⁻¹ avec des diminutions du pH sanguin à 6.9. Une autre étude (Roberts et al. 1982) a aussi montré des augmentations de l'activité de la phosphorylase (PHOS), de la phosphofruktokinase (PFK), de la glyceraldehyde-phosphate-déshydrogénase (GAPDH), de la lactate-déshydrogénase (LDH), et de la malate-déshydrogénase (MDH) avec l'entraînement par intervalle. L'entraînement par intervalle provoque une augmentation significative du pouvoir tampon du muscle squelettique chez des coureurs de demi-fond par comparaison avec des coureurs de longue distance (McKenzie et al. 1983).

Les caractéristiques histochimiques du muscle squelettique possèdent également une grande capacité d'adaptation qui a été clairement démontrée à l'aide de la stimulation électrique. En effet la stimulation prolongée d'un muscle riche en fibres de type II provoque des modifications dans l'expression des protéines contractiles et régulatrices qui induisent une transformation de fibres de type II en fibres de type I (Pette et al. 1992). Cette transformation est toutefois réversible après l'arrêt du protocole de stimulation. Les fibres de type I représentent un plus faible pourcentage de la surface totale des muscles jumeaux des coureurs de demi-fond (50%) que de ceux des coureurs de fond (69%) (Costill et al. 1976). Howald et al. (1982) ont obtenu des valeurs légèrement supérieures, 63% pour les coureurs de demi-fond et 78% pour les coureurs de fond. Les adaptations engendrées par l'entraînement par intervalle pourraient expliquer ces différences dans les caractéristiques histologiques car Jansson et al. (1978) et Foster et al. (1978) ont démontré que les fibres musculaires s'adaptent en fonction du type d'entraînement. Ainsi, Jansson et al. (1978) ont soumis des coureurs de longue distance à 11 semaines d'entraînement par intervalle à des intensités atteignant 90 à 100% de la $\dot{V}O_{2max}$ suivi de 18 semaines d'entraînement à des intensités de 70 à 80% de la $\dot{V}O_{2max}$. La

proportion de fibres de type I dans le muscle *vastus lateralis* a augmenté de 52% à 69% entre le premier et le deuxième type d'entraînement suggérant des adaptations spécifiques en fonction du type d'entraînement. Schantz et al. (1986) rapportent également que l'augmentation de l'intensité d'entraînement de 75-80% à 100% de la $\dot{V}O_{2max}$ provoque un accroissement d'environ 80% du taux de production glycolique du NADH et d'environ 160% de celui de la production oxydative du NADH via la réaction de la LDH. Toutes ces études tendent donc à prouver que l'entraînement induit chez les athlètes des adaptations marquées qui sont fonction de la spécificité de leur programme d'entraînement. Il serait donc important de tenir compte du profil d'entraînement lorsque vient le temps d'évaluer un groupe d'athlètes.

Considérations sur des facteurs psychologiques pouvant affectés les résultats aux tests.

En plus des indicateurs physiologiques traditionnels, les processus cognitifs, motivationnels et émotionnels entraînant une modification de la perception ont suscité beaucoup d'attention. Cette orientation de la recherche sur des variables psychologiques concerne l'interaction entre les états d'aversion/motivation et les perceptions d'origine locale ou centrale. Les résultats obtenus montrent que les variables psychométriques (état aversion/motivation) dépendent en grande partie de l'intensité du stimulus (stress physique) qui domine la perception sensorielle au-delà d'un certain stade.

«La tâche motrice est un ensemble organisé de conditions matérielles et de contraintes définissant un objectif dont la réalisation nécessite la mise en jeu des conduites motrices d'un ou plusieurs participants. Les conditions objectives qui président à l'accomplissement de la tâche motrice sont souvent imposées par des consignes ou des règlements» (Parlebas, 1981). Les différents éléments de la tâche posent des contraintes à celui qui doit l'accomplir. Ainsi, les psycho-physiologistes s'intéressant à la perception de l'effort ont développé un secteur de recherche qui s'appuie sur l'expérience des sujets soit pendant le déroulement de l'exercice soit immédiatement après celui-ci car selon eux, la performance motrice ne dépend pas uniquement de facteurs physiologiques, mais relève aussi d'aspects perceptif et cognitif.

Pandolf (1978) puise dans les différentes recherches sur la perception de l'effort et s'y réfère pour construire un modèle où il définit des niveaux de réponse subjective afin de préciser la relation entre la perception à l'effort et des variables physiologiques pour différents types de tâche motrice. Son modèle porte sur les possibilités de discrimination perceptive des facteurs locaux en plus d'inclure un facteur général (over-all) défini comme l'addition des facteurs locaux lors d'un effort soutenu. Son modèle se compose de quatre niveaux de réponse subjective: (1) «*superordinate level*», niveau correspondant à l'indifférenciation de l'effort; (2) «*ordinate level*», niveau correspondant aux facteurs d'effort physique, de motivation et d'aversion; (3) «*subordinate level*», niveau correspondant aux facteurs d'effort d'origine général (*over-all*), locaux et centraux; (4) «*discrete symptoms level*», niveau correspondant aux sensations générées par les substrats physiologiques. Ce modèle permet la comparaison des différents facteurs contribuant à la perception de l'effort et à l'émission d'une réponse subjective. Dans une étude ultérieure, Pandolf (1982) a suggéré d'évaluer systématiquement les facteurs locaux, centraux et les autres afférences sensorielles, afin de mieux circonscrire la perception globale de l'effort pendant une tâche motrice.

Rejeski (1985) a développé un modèle supportant l'hypothèse d'un processus de traitement d'afférences sensorielles limitant la capacité du sujet à discriminer consciemment l'origine de ses perceptions. L'auteur montre que la perception est un processus actif dans lequel la pré-conscience joue un rôle important dans l'élaboration des sensations et il distingue perception et prise de conscience. Il conclut que «*l'importance relative entre les variables psychologiques (aversion/motivation) et physiologiques traditionnelles varie avec l'intensité et la durée du travail physique*». Cette conclusion repose sur une perception différenciée dépendant du type d'effort où les facteurs psychologiques dominant lors de tâches motrices sous-maximales. Dans une étude antérieure, Hochstetler et al. (1985) avaient d'ailleurs montré le rôle du profil psychologique sur la perception de l'effort. Ils ont soumis des individus de différentes orientations sexuelles (*i.e.* un groupe d'homosexuels masculins, un groupe d'homosexuels féminins et un groupe de femmes hétérosexuelles non sportives) à 30 min de course à 70% de la $\dot{V}O_{2max}$. Leurs résultats indiquent que les femmes hétérosexuelles non sportives ont rapporté des cotations à l'effort plus importantes que les deux autres groupes et bien qu'aucune différence significative n'ait été relevée entre les homosexuels féminins et masculins, ces derniers ont

rapporté des cotations à l'effort plus élevées dans la dernière portion de l'exercice. Ces travaux montrent donc clairement qu'en plus des aspects purement physiologiques, le profil psychologique joue aussi un rôle important dans l'expression de la performance lors d'efforts maximaux et supra-maximaux.

Contrôle de la charge d'entraînement

Dans un contexte sportif, l'évaluation des paramètres physiologiques tel que la $\dot{V}O_{2max}$, la $v\dot{V}O_{2max}$ et le t_{lim} répond à un souci de contrôle de la charge totale d'entraînement. Les facteurs volume et intensité de l'entraînement définissent la densité de l'entraînement et amènent les entraîneurs et les intervenants en activité physique et sportive (APS) à chercher des stratégies de contrôle des processus d'entraînement susceptibles de les aider à mieux gérer le processus. Dans ces conditions, le développement d'un instrument de quantification et de contrôle de la charge basé sur les facteurs physiologiques requiert une connaissance toujours plus approfondie des mécanismes physiologiques ayant cours lors de l'exercice. Ainsi, les mesures physiologiques traditionnelles tels la $\dot{V}O_2$, la fréquence cardiaque, la pression artérielle, la fréquence respiratoire, le taux de lactate sanguin en plus des composantes affectives, émotionnelles et motivationnelles basées sur des informations d'ordre sensoriel et perceptif permettent le contrôle de la charge de travail à l'intérieur de microcycles et de macrocycles d'entraînement (Koutedakis 1995; Martin & Coe 1991).

Le volume, l'intensité et la densité sont les trois facteurs manipulés dans la planification d'un programme d'entraînement. Le contrôle de ces facteurs devient dès lors une caractéristique importante dans la modélisation de l'entraînement. Plusieurs auteurs se sont intéressés à la quantification de ces paramètres (Barbeau et al. 1993; Boulay 1995, 1997; Hickson & Rosenkoetter 1981; Hickson et al. 1982, 1985; Noakes 1988; O'Toole et al. 1987; O'Toole & Douglas 1995; Sleivert & Wenger 1993; Wershoshanski 1992) dans le but de déterminer le dosage approprié de la charge totale d'entraînement à l'intérieur d'un macrocycle. L'élaboration, l'opérationnalisation et l'évaluation du programme d'entraînement sous-entendent le contrôle de ces trois facteurs par des méthodes simples et efficaces utilisant des mesures physiologiques

valides. Aucun consensus quant aux méthodes de contrôle utilisées n'émerge des recherches sur le sujet à ce jour (Hopkins, 1991).

CONTRÔLE DE LA VENTILATION PENDANT L'EXERCICE

La fonction première de la ventilation pulmonaire est d'assurer les échanges gazeux entre les poumons et le sang afin satisfaire à la demande énergétique et par conséquent, de maintenir l'état d'homéostasie. La respiration est une fonction vitale principalement contrôlée par un système autonome mais dont la régulation dans certaines situations peut être assumée volontairement. Par exemple, les sportifs essayent souvent, pendant l'entraînement, de contrôler de façon volontaire leurs mouvements respiratoires. Mieux encore, dans certaines activités comme le yoga ou la plongée, les adeptes tentent de minimiser l'effet du système végétatif sur la respiration. Les mécanismes de contrôle de la respiration ont été un centre d'intérêt des physiologistes de l'exercice qui se sont très vite intéressés aux adaptations respiratoires au repos et à l'effort. Au-delà de l'observation comportementale, l'identification des structures nerveuses et des réseaux neuronaux reliés à la génération des mécanismes responsables de la régulation de la ventilation, et par conséquent de l'augmentation ou de la diminution de la fréquence respiratoire, a été la principale préoccupation des chercheurs. Ces mécanismes de régulation, réflexes et/ou chimiques qui interviennent en fonction de la durée et de l'intensité de l'exercice ont pour origine des structures centrales ou périphériques. L'interaction entre ces sites ainsi que la grande diversité des protocoles expérimentaux utilisés dans les différentes recherches ont suscité des controverses quant aux mécanismes responsables du contrôle de la respiration. Ainsi, bien que de nombreux facteurs exercent des effets indépendants sur la ventilation respiratoire, l'effet total est déterminé par la somme algébrique des effets partiels des différents agents (Gray 1946).

Neuro-anatomie du système respiratoire

Le courant inspiratoire et expiratoire généré lors de la ventilation est le résultat d'une activité musculaire cyclique. La contraction des muscles intercostaux externes et du diaphragme provoquent l'expansion de la cage thoracique lors de l'inspiration. À contrario, les muscles intercostaux internes et le grand droit de l'abdomen, même si la fonction d'expiration est principalement passive, sont actifs lors d'une expiration forcée et mènent à l'affaissement de la cage thoracique. Le nerf phrénique issu des segments C₃-C₅ de la moelle épinière et les rameaux supérieurs (T₁-T₆) des nerfs intercostaux innervent la musculature responsable de

l'inspiration alors que la musculature responsable de l'expiration est innervée par les rameaux inférieurs (T₇-T₁₂). L'activité rythmique de la respiration a pour origine les centres nerveux situés dans le tronc cérébral et plus précisément dans la formation réticulée et la moelle allongée. L'activité du noyau du faisceau solitaire est synchronisée avec celui du nerf phrénique dans la régulation de l'inspiration tandis que le noyau ambigu est actif lors de l'expiration. Ces dernières structures reçoivent des projections du complexe pré-Bötzinger qui avec les noyaux étagés du para-sympathique crânien, dont le très important noyau cardio-pneumo-entérique à l'origine du nerf vague, génèrent la rythmicité de la fréquence respiratoire (Figure 2). Si au repos cette dernière n'est pas influencée par les boucles de rétroaction du premier ordre ou par l'activité des centres supérieurs du système nerveux central, l'activité des centres respiratoires modifie la rythmicité en fonction de multiples informations afférencielles induites par l'exercice. Il est maintenant bien établi que la régulation de la respiration s'effectue par la combinaison assez complexe de mécanismes d'ordre central et périphérique (Fink et al. 1995; Mateika & Duffin 1995). Ainsi, la commande centrale, les chémorécepteurs centraux et périphériques en plus des mécanorécepteurs constituent ensemble des configurations neurales sur lesquelles s'élaborent les patrons de régulation respiratoire.

Mécanismes de contrôle centraux et périphériques de la ventilation

Le contrôle central, des aires corticales aux régions médullo-pontiques, est considéré comme le premier mécanisme de contrôle de la ventilation au cours de l'exercice. Cette hypothèse découle principalement du constat que l'augmentation de la ventilation, lors d'un exercice à charge constante, est induite par une sous-estimation de l'effort à produire. Des études de suggestions hypnotiques et d'imagerie mentale ont aussi mis en évidence une réponse hyperventilatoire suite à l'induction par technique hypnotique d'une surcharge perceptive de l'effort sans augmentation de la charge de travail (Decety et al. 1993; Morgan et al. 1973). Ainsi, l'hypothèse du contrôle central a été vérifiée par des études en électromyographie (EMG) (Hanninen et al. 1989; Helal et al. 1987; Mateika & Duffin 1994a, 1994b). Ces dernières ont montré une augmentation concomitante de la ventilation et de l'activité EMG des muscles actifs lors de tests d'efforts maximaux. Par contre, ces études n'offrent aucune

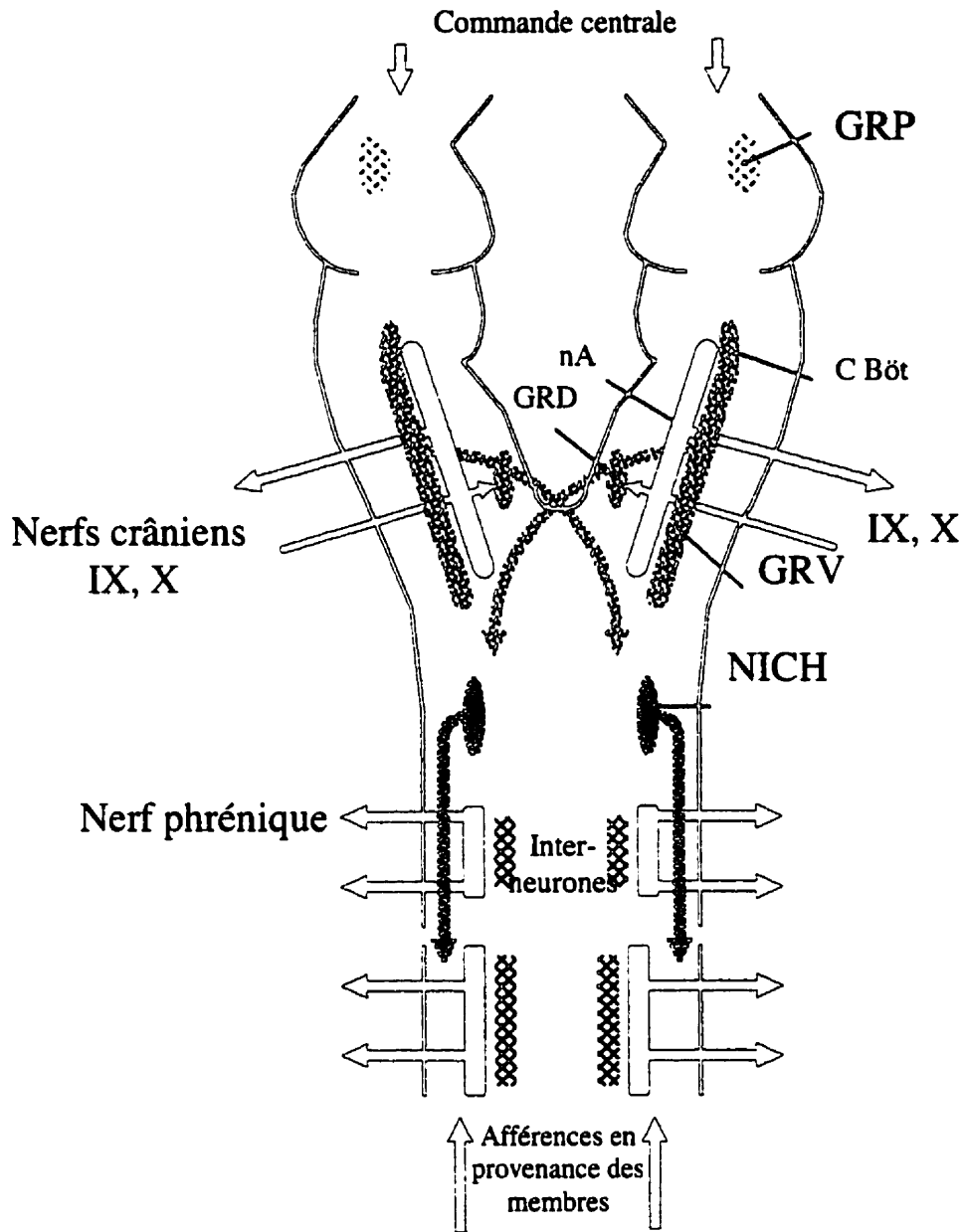


Figure 2 : Centres de contrôle de la respiration. Schéma simplifié des principales structures nerveuses situées dans la moelle allongée et la moelle épinière chez le chat. nA, noyau ambigu; GRD, groupe respiratoire dorsal; GRP, groupe respiratoire du pont; C Böt, complexe Bötzing; GRV, groupe respiratoire ventral; NICH, neurones inspiratoires cervicaux hauts (adaptée de Mateika & Duffin 1995).

explication quant aux structures responsables des mécanismes comportementaux observés car n'ayant pu contrôler certaines sources afférencielles, les auteurs ne peuvent soutenir de façon irréfutable l'hypothèse du contrôle central de la ventilation.

Pour remédier à cette imprécision, plusieurs études ont été menées chez l'animal. Ainsi, Eldridge et al. (1981) ont montré que chez le chat (décérébré ou anesthésié) marchant ou courant spontanément sur un tapis roulant ou pendant la stimulation électrique du noyau paraventriculaire de l'hypothalamus, la réponse respiratoire a précédé la réponse locomotrice. De plus, la réponse respiratoire a augmenté proportionnellement à l'activité locomotrice avec ou sans mécanismes de rétroaction. Cette observation a aussi été faite chez les animaux paralysés qui en dépit de l'absence de contractions musculaires ou de mouvements, ont montré les mêmes patrons lors d'exercices locomoteurs fictifs (Eldridge et al. 1985). Les auteurs postulent que l'hypothalamus serait ainsi le site de synchronisation des patrons respiratoire et locomoteur. Ces résultats tendent à montrer que les mécanismes centraux de régulation auraient pour origine l'hypothalamus et qu'ils seraient les premiers à intervenir lors des changements d'état de l'homéostasie. L'existence d'un circuit neural partant de la région paraventriculaire de l'hypothalamus vers les fibres efférentes et vers la moelle allongée (partie ventrale de cette dernière et partie ventrolatérale du noyau du faisceau solitaire) semble maintenant bien établi chez l'animal (Holstege 1987). L'augmentation de la ventilation au cours de l'exercice est donc principalement sous le contrôle des mécanismes d'origine sous-corticale et ce indépendamment des rétroactions périphériques et des boucles de contrôle des centres supérieurs (cortex moteur et pré-moteur). Par contre, le contrôle volontaire de la respiration par les centres supérieurs joue aussi son rôle. Ainsi, le cortex moteur se connecte directement par des projections neurales sur les motoneurones respiratoires. Ces projections agissent simultanément sur la ventilation et la locomotion (Lipski et al. 1986) et facilitent l'activation des muscles respiratoires.

Les chémorécepteurs situés dans le tronc cérébral répondent aux variations du pH sanguin. Ainsi des augmentations des radicaux libres (H^+) et du dioxyde de carbone (CO_2) circulant mènent à l'abaissement du pH sanguin et du liquide céphalo-rachidien. Au cours de l'exercice, plusieurs structures nerveuses démontrent une sensibilité à ces variations. Les aires rostrale,

intermédiaire et caudale de la surface ventrale de la moelle allongée ainsi que sa partie ventrolatérale, le *locus coeruleus* et enfin la partie caudale de l'hypothalamus entrent en activité lorsque stimulées par l'hypercapnie (Bruce & Cherniack 1987; Mateika & Duffin 1995). Cet ensemble constituant le réseau neural des chémorécepteurs centraux est insensible à une pression artérielle partielle de CO₂ en dessous de 40 mmHg. Cette dernière constatation tend à prouver qu'à l'effort, les chémorécepteurs ne jouent probablement pas un rôle prépondérant dans l'augmentation de la ventilation puisque la pression artérielle moyenne du CO₂ reste au niveau des valeurs de repos (Duffin & McAvoy 1988) ou chute en dessous de celle-ci lors d'exercices sous-maximaux et maximaux (Wasserman et al. 1990). Mateika & Duffin (1995) concluent donc que la réponse des chémorécepteurs centraux à l'état d'hyperpnée varie en fonction des autres modalités de contrôle de la respiration et qu'elle serait opérationnelle aussi longtemps que l'élimination du CO₂ n'égale pas la production métabolique.

En plus des chémorécepteurs centraux, il existe aussi des chémorécepteurs périphériques (gloméri, présentant un riche réseau de capillaires) situés à l'embranchement des carotides interne et externe et de la crosse aortique. Ces complexes cellulaires qui répondent aux variations de concentration sanguine d'oxygène et de dioxyde de carbone se connectent directement par des projections neurales sur la face ventrolatérale du noyau du faisceau solitaire et sur le complexe Bötzing (Marieb & Mallatt 1992; Prabhakar 2000). Au repos la contribution des chémorécepteurs périphériques à la régulation de la respiration est approximativement de 10-15% (Dejours 1963). Lors de l'exercice, la ventilation diminue de 15-20% sous condition d'oxygène enrichie ce qui tend à montrer une amélioration de la sensibilité des chémorécepteurs périphériques à l'oxygène avec l'intensité de l'exercice (Whipp et al. 1992). Ainsi, si aucune diminution de la ventilation au repos n'a été enregistrée dans les conditions enrichies en oxygène, un enrichissement de 35 à 65% mène à une diminution marquée de la ventilation à l'effort (Mateika & Duffin 1995). Cette amélioration de la sensibilité des chémorécepteurs périphériques à l'oxygène augmente progressivement au cours de l'exercice (50-60 s). Les chémorécepteurs périphériques sont aussi activés par les variations de pH sanguin ou par la pression partielle de dioxyde de carbone. Ainsi, l'hypercapnie et/ou l'acidose sanguine déclenchent une réponse hyperventilatoire provoquée

par la décharge des complexes carotidiens. Il est à noter que l'état d'hypoxie et d'hypercapnie, même si ces deux mécanismes activent indépendamment les centres périphériques, interagissent de manière très complémentaire : l'hypoxie stimule la sensibilité des centres à l'hypercapnie et en retour l'hypercapnie stimule la sensibilité à l'hypoxie (Duffin & McAvoy 1988). Par contre, il est clairement établi que les centres respiratoires sont sensibles aux modifications des concentrations des ions hydrogène dans le sang et que le dioxyde de carbone n'affecte les centres respiratoires que dans la mesure où ces derniers influencent la concentration des ions H^+ . Il a aussi clairement été démontré que les chémorécepteurs périphériques restent insensibles au CO_2 au tout début d'un test (Duffin & McAvoy 1988). Ainsi, Mateika & Duffin (1995) prétendent que la contribution des récepteurs périphériques s'accroît avec l'augmentation des signaux d'origine humorale identifiant les ions H^+ et K^+ comme candidats potentiels.

Bien que les mécanismes de contrôle de la respiration soient le résultat d'une combinaison des facteurs neuraux et humoraux, certains résidus métaboliques semblent influencer de manière prépondérante la ventilation. Parmi ces facteurs, les concentrations de K^+ intra- et extracellulaire du muscle strié en plus d'influencer les fonctions cellulaires de ce tissu, agissent comme médiateurs des fonctions cardiovasculaire et respiratoire (Lindinger & Sjogaard 1991). Ainsi à l'effort, la libération des ions K^+ provenant de la contraction musculaire diminue la concentration intracellulaire de K^+ et augmente sa concentration extracellulaire ce qui en retour provoque une hyperkaliémie plasmatique marquée. L'élévation des ions K^+ plasmatiques est directement proportionnelle à l'augmentation de la production d'anhydride carbonique au cours de l'exercice et est également très bien corrélée avec l'augmentation de la ventilation aussi bien chez les sujets normaux que chez les sujets atteints du syndrome de McArdle (Paterson 1992). Chez le chat anesthésié ou décérébré, une hyperkaliémie élevée stimule les centres respiratoires via les chémorécepteurs périphériques. La suppression chirurgicale ou chimique des chémorécepteurs périphériques annihile les effets du K^+ sur la ventilation. L'effet de l'hyperkaliémie sur l'activité des chémorécepteurs est de plus facilité par l'hypoxie et complètement inhibé par l'hyperoxie.

En plus des chémorécepteurs périphériques, il a été montré que les fibres sensibles de type III et IV situées principalement au voisinage du réseau capillaire de la cellule musculaire joueraient un rôle de chémorécepteur (nocicepteurs) (Oelberg et al. 1998; Raimondi et al. 1996a) et répondraient à l'état d'acidose musculaire. Lindinger & Sjogaard (1991) rapportent ainsi que les concentrations élevées de K^+ extracellulaire résultant de la contraction musculaire excitent les fibres afférentes de type III et IV qui stimulent directement les centres cardiorespiratoires. Ces auteurs notent aussi que lors de la contraction musculaire, la diminution intracellulaire de K^+ liée à l'augmentation intracellulaire de Na^+ et extracellulaire de K^+ , contribuent à une réduction de la force de contraction. Bien qu'il n'y ait aucune preuve directe que le K^+ provoque l'augmentation de la respiration au cours de l'exercice et que Roe et al. (1997) aient montré que chez l'humain, ce facteur avait peu d'effet sur la ventilation au cours d'un exercice au seuil critique aérobie, ce médiateur chimique est directement associé à la fatigue métabolique et renforce donc son rôle potentiel dans l'augmentation de la ventilation, du moins lors de l'effort prolongé. Là encore, les différentes modalités agissant sur le contrôle de la respiration interagissent de façon coordonnée. Ainsi, à l'effort l'augmentation du K^+ sensibilise les chémorécepteurs aux autres stimuli respiratoires tels le CO_2 ou les ions H^+ (Busse et al. 1992a; Oelberg et al. 1998).

Plusieurs études ont montré que chez l'animal, l'injection d'ions H^+ provoquait une hyperventilation et que cette dernière disparaissait suite à l'ablation des chémorécepteurs carotidiens (Fitzgerald & Lahiri 1986). Par contre, des études récentes (Busse et al. 1992a) ont montré que lors de deux tests progressifs réalisés successivement sur cycle ergomètre, l'augmentation de la ventilation était fortement corrélée avec l'augmentation extracellulaire de K^+ . De plus, ces mêmes auteurs (Busse et al. 1992b) ont montré, malgré une manipulation de la diète, que l'influence de la déplétion du glycogène musculaire sur la ventilation était inhibée par l'augmentation du pH sanguin et que ce dernier facteur était couplé à la libération du K^+ . Ainsi, la stimulation des chémorécepteurs périphériques par l'acidose ne semble pas être un facteur contribuant de façon prédominante à l'augmentation de la ventilation (Mateika & Duffin 1995) car l'association entre les ions H^+ et l'augmentation de la ventilation semble être circonstancielle plutôt que causale (Busse et al. 1992a). En plus des augmentations marquées de K^+ et de H^+ plasmatique à l'effort, la concentration des catécholamines, de l'adénosine

ainsi que des effets d'osmose sont susceptibles d'intervenir dans la régulation de la ventilation lors de l'exercice puisqu'elles suivent de manière curvilinéaire l'augmentation du travail effectué. L'ensemble de ces travaux montre que le rôle des chémorécepteurs périphériques dans la régulation de la ventilation au cours de l'exercice (modéré à difficile) reste relativement mineur (Mateika & Duffin 1995).

Rôles des afférences d'origines musculaires

Le système cardiorespiratoire semble aussi modulé par l'activité des afférences musculaires provenant du système nerveux sympathique (Muscle Sympathetic Nerve Activity, MSNA). Leur activité dépend du mode d'exercice (dynamique ou statique), de l'intensité, de la durée, de la fatigue musculaire, de la masse musculaire engagée dans l'activité, du niveau d'entraînement et enfin de l'environnement (Iellamo et al. 1999; Steals & Victor 1991). Malgré le nombre assez élevé d'études sur le sujet, il reste des incertitudes en ce qui a trait au rôle de la MSNA dans le contrôle du système cardiorespiratoire. Ces incertitudes sont principalement liées à des problèmes d'ordre méthodologique. Ainsi, la plupart des recherches sur le sujet ont eu recours à des protocoles utilisant la contraction musculaire isométrique ce qui limite les conclusions à des tâches statiques et souvent très simples. Cependant, les quelques études réalisées dans des conditions de travail dynamique montrent certaines similarités (Steals & Victor 1991). Ainsi, la MSNA enregistrée sur un petit groupe musculaire du membre inférieur ou supérieur augmente et ce indépendamment du type de contraction musculaire réalisée (isométrique ou auxométrique). Il est à noter que cette augmentation est plus marquée en travail isométrique qu'en travail dynamique. L'intensité de la contraction influence la réponse de la MSNA: au-dessus de 20% d'une contraction volontaire maximale (CVM), la fréquence des décharges de la MSNA augmente proportionnellement à l'intensité lors d'une tâche isométrique jusqu'à l'atteinte de la fatigue musculaire qui entraîne leur déclin. Par contre, lors d'un exercice de même durée mais de type dynamique, cette augmentation de la fréquence des décharges apparaît à un seuil plus élevé de la CVM, variant de 30% à 50% en fonction du membre et du mode d'exercice utilisé. Au-delà de ce seuil, la MSNA semble suivre le travail réalisé de façon exponentielle. La relation entre la MSNA et l'intensité est fortement conditionnée par la durée de l'exercice. Pendant les premières 30 à 90 s, aucune augmentation de la MSNA n'a été observée pour des exercices sollicitant de petites masses

musculaires. Il n'est pas encore très bien établi si la MSNA apparaissait immédiatement après le début d'un exercice global très intense. Enfin, la relation intensité/durée s'exprime par l'abaissement du seuil d'activation de la MSNA: plus la durée augmente, plus le seuil d'activation baisse. En outre, la fatigue musculaire semble aussi jouer un rôle important dans la réponse de la MSNA à l'exercice (Enoka & Stuart 1992). Ainsi, alors que la fréquence cardiaque et la pression artérielle augmentent immédiatement après le début des contractions isométriques, la MSNA et le profil électromyographique (EMG) des muscles impliqués n'augmentent pas au-dessus de l'activité de base lors de la première minute. Ce n'est qu'à partir de la deuxième minute que l'on observe une augmentation marquée de ces deux facteurs. Par contre, l'activité des fibres de type III et IV décline avec l'apparition de la fatigue (Enoka & Stuart 1992). La masse musculaire impliquée dans la réalisation de la tâche provoque aussi un accroissement de la MSNA. Une différence marquée allant de 40 à 70% d'augmentation de la MSNA a été observée entre un exercice de préhension exécuté à une ou deux mains en force isométrique maximale bien que cet effet ne soit pas strictement proportionnel au niveau d'engagement musculaire. Cependant, les données obtenues par l'analyse de la norepinéphrine sanguine, indicateur de l'activité du système sympathique, traduisent bien la relation entre la masse musculaire et la MSNA. Il a aussi été rapporté que la spécificité de l'entraînement atténuait la MSNA. Les athlètes très bien développés des avant-bras ont montré une MSNA inférieure à celle de sujets non spécifiquement entraînés (Steals & Victor 1991).

Toute l'information sensorielle musculaire véhiculée vers les centres respiratoires provient du réseau neural dont les terminaisons sont situées dans le tissu interstitiel au voisinage des capillaires (Adreani et al. 1997, 1998; Haouzi et al. 1999; Herr et al. 1999; Legramante et al. 2000; Raimondi et al. 1996a; Steals & Victor 1991). Ainsi, les mécanorécepteurs et les métaborécepteurs musculaires à l'origine des fibres sensibles de type III et de type IV, ont été associés à l'augmentation de la fréquence respiratoire au cours de l'exercice (Krough & Lindhard 1913). D'un point de vue neurologique, les fibres de type III, faiblement myélinisées, sont sous-divisées en fonction de leur vitesse de conduction. Ainsi, Legramante et al. (2000) ont montré que parmi les fibres de type III, les fibres à conduction rapide répondent à des stimuli mécaniques alors que les fibres à conduction lente, comme les fibres

non myélinisées de type IV, sont stimulées par les résidus métaboliques du muscle. Plus encore, les fibres à conduction rapide sont sensibles aux déformations des conduits vasculaires induites par l'apport sanguin lors de la contraction musculaire (Adreani et al. 1997). L'information sensorielle en provenance de ces dernières se rend directement aux centres respiratoires situés dans le tronc cérébral. Il est à noter qu'au cours d'un exercice dynamique, les fibres de type III et IV semblent plus sensibles aux résidus métaboliques qu'aux stimulations mécaniques (Adeani et al. 1998; Herr et al. 1999; Raimondi et al. 1996b). Mateika & Duffin (1995) rapportent pourtant que 65% des fibres de type III et 45% des fibres de type IV seraient sensibles au mouvement et à la position. Ainsi, la fréquence de mouvement stimulerait les récepteurs et intensifierait les retours sensoriels aux centres cardiorespiratoires. Cette hypothèse est supportée par les études de Casey et al. (1987) et Kelsey & Duffin (1992) qui ont montré un accroissement de la ventilation avec l'augmentation de la fréquence de mouvement sur tapis et sur cycle ergomètre.

Un autre mécanisme potentiellement impliqué dans la régulation de la ventilation résulterait des réflexes spinaux intrinsèques (Helbling et al. 1997). Ces réflexes oligosynaptiques forment les boucles rétroactives locales qui asservissent le muscle soit en longueur soit en force. Ils modulent donc, à chaque instant, le niveau de contraction du muscle. Deux types de récepteurs participent à cette régulation, les fuseaux neuromusculaires (FNM) sensibles aux variations de longueur du muscle et les organes tendineux de Golgi (OTG), détecteurs des oscillations de la force exercée par les muscles sur les tendons. Le premier est dit «réflexe myotatique», le second fait appel à la notion d'inhibition autogénique des motoneurones (Pierrot-Deseilligny & Mazières 1984a, 1984b ; Richard & Orsal 1998). Le réflexe myotatique se manifeste par une augmentation de la contractilité musculaire suite à un pré-étirement. La force supplémentaire générée par le réflexe sert à ramener le muscle à sa longueur initiale. Les FNM sont des formations cellulaires différenciées situées à l'intérieur des muscles striés. Ils sont constitués d'un faisceau de fibres musculaires spécialisées, les fibres intra-fusales. Leur allongement entraîne des variations des influx nerveux dans les fibres afférentes de type Ia. Ces dernières sont à l'origine de potentiels postsynaptiques excitateurs dans les motoneurones α du muscle d'où elles proviennent. À l'inverse, le réflexe d'inhibition autogénique neutralise l'activité des motoneurones α du muscle homonyme en réponse à la contraction de ce dernier.

Les OTG situés dans l'aponévrose et les tendons du muscle transmettent de l'information au système nerveux central par les fibres afférentes myélinisées de type Ib caractérisées par une vitesse de conduction élevée (72 à 120 m.s⁻¹). Les OTG sont placés en série avec les terminaisons des fibres musculaires situées près du tendon et s'orientent en parallèle avec les fibres tendineuses. Les connections centrales des fibres de type Ib agissent réciproquement à l'activité des fibres de type Ia. Alors que ces dernières stimulent les motoneurones α du muscle homonyme, les fibres de type Ib inhibent ces mêmes motoneurones. Enoka & Stuart (1992) rapportent que la fatigue modifie l'activité des fibres de type Ia et Ib et que cette modification serait le résultat d'une inhibition induite par les fibres de type III et IV. Ainsi, l'interaction entre ces mécanismes réflexes pourrait avoir, de façon très indirecte, une influence sur la ventilation selon le mode d'exercice utilisé.

Contraintes biomécaniques

Mateika et Duffin (1995) soutiennent que la commande centrale et les afférences musculaires sont les principaux mécanismes contribuant à l'augmentation de la ventilation au cours de l'exercice. En plus de ces deux mécanismes, certains chercheurs ont centré leur intérêt sur les aspects biomécaniques participant à la génération de l'hyperpnée (Ainsworth et al. 1997; Lee & Banzett 1997). Ainsi, certains auteurs ont tenté de quantifier l'importance des facteurs mécaniques impliqués dans l'accroissement de la ventilation au cours de l'exercice. Lee & Banzett (1997) discutent des avantages potentiels et des inconvénients d'un lien entre la locomotion et la respiration. Ils considèrent que les aspects mécaniques du geste pourraient influencer la ventilation. Le lien entre la locomotion et la respiration pourrait provenir des voies neurales ou de variables mécaniques. Tel que discuté ci-dessus, les liaisons neurales existent: l'activité des nerfs moteurs des membres actifs est coordonnée avec l'activité des nerfs moteurs respiratoires, même lors d'une locomotion fictive chez des animaux paralysés. La coordination entre la respiration et la locomotion semble moins évidente et si des interactions mécaniques existent, ces dernières devraient être coordonnées avec l'activité neurale. Ainsi, la contraction des muscles respiratoires affecterait le cycle locomoteur et réciproquement, le cycle locomoteur contribuerait au cycle inspiration/expiration. Quatre avantages potentiels d'un lien respiration/locomotion sont avancés: (1) *La réduction du coût énergétique respiratoire*. Le coût énergétique de la respiration au cours d'un l'exercice maximal

a été évalué à 10% du coût énergétique total. Lors d'exercices cycliques comme la course ou la bicyclette, la majeure partie de cette énergie est consacrée à surmonter la résistance des voies respiratoires (résistance des tissus) et à dissiper la chaleur. Ainsi, le transfert de l'énergie à partir de l'activité locomotrice vers la respiration pourrait réduire le travail des muscles respiratoires mais en contrepartie, augmenter le travail musculaire des membres actifs. (2) *La facilitation engendrée par l'activité musculaire des membres actifs sur l'accroissement de la fréquence respiratoire.* Même en l'absence d'une réduction du coût énergétique, ce mécanisme de couplage pourrait être avantageux au cours d'un exercice très intense quand la puissance ou l'endurance des muscles respiratoires limite la ventilation et provoque une baisse de la PO₂ alvéolaire. Ce phénomène est observé chez les athlètes d'élite des sports d'endurance. (3) *La réduction du volume résiduel induite par la locomotion,* augmentant de ce fait la ventilation alvéolaire. (4) *La sensation de confort liée à la synchronisation respiration/locomotion,* phénomène rapporté notamment chez les coureurs de fond. En contrepartie, une trop forte relation respiration/locomotion produirait également des effets négatifs: (1) *Une réduction de la flexibilité des paramètres respiratoires en réponse à l'accroissement des coûts métaboliques et thermiques.* Les coûts énergétique et thermique induits par la fréquence ou la longueur du mouvement ne correspondent pas forcément au couplage respiration/locomotion et une incapacité de découpler la respiration de la locomotion conduirait à une inadéquation ventilation/coût énergétique. (2) *Le couplage peut forcer les sujets à respirer à un rapport fréquence respiratoire/volume courant très coûteux au plan énergétique.* Un rythme respiratoire trop rapide mène à l'épuisement des muscles respiratoires et réduit la profondeur de la respiration. Ainsi, l'air inhalé lors de l'inspiration n'atteint pas en totalité les alvéoles pulmonaires en raison de l'espace mort. Alors qu'au cours de la marche ou la course légère, la contribution locomotrice à l'accroissement du volume courant, chez l'humain, n'atteint que 1-2% et que les mouvements inspiratoires du diaphragme sont le résultat de contractions musculaires plutôt que de forces d'inertie, les stratégies de couplage conduisent à une réduction de la ventilation.

Ainsworth et al. (1997) s'opposent à l'hypothèse de la contribution biomécanique dans la génération de l'hyperpnée au cours de l'exercice. Ils s'objectent au concept de couplage respiration/locomotion qui postule que les contraintes imposées par les membres actifs

contribuent de manière significative à l'apparition de l'hyperpnée. Quatre mécanismes ont été proposés par les partisans auxquels s'opposent Ainsworth et al. (1997): (1) *Les forces résultant d'accélération/décélération du tronc* (piston viscéral); (2) *Les forces d'impact résultant des appuis au sol* (modification de la pression intrathoracique); (3) *Les forces de compression se développant dans l'abdomen* (exclusif au rameur); (4) *Les forces d'accélération appliquées aux parois de la cage thoracique*. Même si la fréquence de mouvement des membres actifs peut être couplée à la fréquence de respiration pour une partie de l'exercice, l'analyse de l'EMG des muscles respiratoires et la pression oesophagienne montrent que la ventilation au cours de l'exercice est déterminée par des événements d'ordre neuromusculaire. Les auteurs concluent que bien qu'une petite partie du travail de la respiration puisse être partagée par les muscles locomoteurs, les mesures physiologiques directes et l'EMG des muscles respiratoires chez l'animal, démontrent que l'hyperpnée d'exercice reste sous le contrôle des centres supérieurs.

Afin de vérifier cette hypothèse, Spengler et al. (2000) ont élaboré un protocole expérimental permettant d'isoler le travail effectué par les muscles respiratoires de celui des muscles locomoteurs. Les sujets étaient soumis à deux tests d'hyperventilation provoquée (THP) par un mélange gazeux riche en CO₂ et à un test d'endurance sur cycle ergomètre (TEE) réalisé à 78% de la $\dot{V}O_{2max}$. Ainsi, chaque sujet passait chacune des séquences suivantes: (a) TEE + TEE (tests d'endurance); (b) THP + TEE; (c) THP20% + TEE (avec une ventilation provoquée augmentée de 20 %). Leurs résultats ont montré que le THP, à des valeurs de ventilation ($\dot{V}E$) équivalentes à celles obtenues sur le cycle ergomètre, n'avait aucune influence sur les patrons respiratoires ou sur la durée d'effort lors du TEE subséquent. Lors du THP20%, les résultats obtenus étaient similaires. Lorsque les deux TEE étaient effectués en succession, la durée d'effort du deuxième test était plus courte, la $\dot{V}E$ et la fréquence respiratoire étaient plus élevées au début de l'exercice mais ces différences significatives disparaissaient au cours du test. Ces résultats tendent à démontrer que les muscles respiratoires ne s'épuisent pas lors d'une hyperventilation. Les modifications des patrons respiratoires en fin d'exercice ou lors du deuxième test sur le cycle ergomètre proviendraient de deux sources: (1) *La différence pourrait être due à une commande centrale accrue qui irradie les centres respiratoires médullaires pendant la contraction musculaire*. Ainsi, les valeurs plus élevées de

$\dot{V}E$ obtenues lors du deuxième test peuvent provenir d'une plus grande excitation des collatérales des centres respiratoires provoquée par les afférences musculaires. (2) *La différence entre les deux TEE résulterait d'une déplétion partielle du glycogène musculaire des membres actifs.* En conclusion, les auteurs postulent que les modifications des patrons respiratoires proviendraient de l'état de fatigue des muscles des membres actifs plutôt que des muscles respiratoires et que la ventilation au cours de l'exercice serait fortement influencée par les afférences neuromusculaires tel qu'avancé par Ainsworth et al. (1997).

Adaptations à l'entraînement

Certains sports comme l'aviron, le cyclisme et la course à pied sont particulièrement intéressants pour l'étude du comportement respiratoire et ont permis de répondre à certaines questions en ce qui a trait à l'effet d'entraînement et aux différences de patrons respiratoires selon les activités pratiquées. Par exemple, Siegmund et al. (1999) ont montré que des rameurs couplaient respiration/locomotion pendant une certaine partie d'un test. Bien que la durée et les patrons de couplage aient été différents d'un sujet à l'autre, les données indiquent que le cycle respiratoire a été couplé au cycle locomoteur avec un ratio de 2:1. Les volumes inspirés étaient plus petits pour les couplages initialisés au milieu de la phase de propulsion tandis que les volumes expirés étaient réduits lorsque initialisés à/ou juste après la phase propulsive. Sur la base de ces résultats, les auteurs ont conclu que la locomotion entraînait la ventilation. Même si la majorité (78%) des rameurs d'élite ont montré des couplages de 1:1 ou de 2:1 durant la majeure partie du test, ce dernier facteur n'était pas constant. Ainsi, Smith et al. (1994) avaient déjà montré que le couplage n'était effectif qu'à des valeurs sous-maximales. Dans une étude comparant les patrons respiratoires entre le cycle ergomètre, la course à pied et l'aviron, ils avaient testé trois groupes différents: des rameurs d'élite (RE), des rameurs de niveau intermédiaire (RI) et des néophytes (N). Leurs résultats montrent que la $\dot{V}E$ sous-maximale n'était pas significativement diminuée en aviron comparée aux deux autres tests. Il est donc peu probable que la $\dot{V}E$ fut limitée par le geste du rameur à l'exercice modéré. Par contre, pour tous les groupes la $\dot{V}O_{2max}$ et la $\dot{V}E_{max}$ étaient significativement plus basses en aviron par comparaison au cycle ergomètre et au tapis roulant bien qu'aucune réduction du volume courant (VC) ou de la fréquence respiratoire (f) n'aient été observée. Les auteurs

n'offrent aucune explication quant à ces résultats pour le moins surprenant. Les valeurs de la $\dot{V}O_{2max}$ relativement faibles notées lors du test d'aviron pourraient avoir été un effet de limitation respiratoire lors de cet exercice. En effet les auteurs expliquent ces différences en soulignant qu'en aviron le temps de contraction musculaire étant plus long et la fréquence de mouvement moindre, le débit cardiaque serait limité car le retour veineux est moins puissant (effet de Starling). D'autres études rapportent toutefois des résultats différents. Ainsi, Szal & Schoene (1989) ont observé chez des rameurs d'élite (RE) ou débutants (RD) que la $\dot{V}E$ et la f étaient plus élevées en aviron que sur cycle ergomètre au cours de l'exercice modéré alors que le VC était diminué. Les auteurs soulignent que des facteurs mécaniques et des adaptations biomécaniques influencent les patrons respiratoires même chez les athlètes spécifiquement entraînés et que ces facteurs limiteraient le VC. Ainsi en aviron, la f était plus élevée et le VC inférieur pour une augmentation croissante de $\dot{V}E$, l'accroissement de la f compensant pour la diminution du VC. Les auteurs concluent que les rameurs sont en mesure de coupler leur respiration jusqu'à une certaine cadence mais qu'au-delà, la $\dot{V}E$ s'accroît pour satisfaire la demande métabolique accrue. L'ensemble de ces études montre donc qu'au cours de l'exercice le couplage ventilation/locomotion est effectif aussi longtemps qu'il permet de rencontrer les coûts énergétiques. Au-delà, la commande centrale, soumise aux afférences neuromusculaires et chémosensitives, procède au découplage de la ventilation et de la locomotion.

Au cours de tests d'effort progressif jusqu'à épuisement, on observe qu'à intensité sous-maximale l'accroissement de la $\dot{V}E$ découle de l'augmentation concomitante de la f et du VC mais qu'à intensité maximale l'augmentation de la $\dot{V}E$ résulte d'une augmentation marquée de la f et d'un plafonnement ou d'une réduction du VC, c'est le phénomène de tachypnée. Lucia et al. (1999) se sont intéressés à ce phénomène de la tachypnée. Ils ont testé des cyclistes professionnels de calibre international et des cyclistes d'élite amateurs sur le cycle ergomètre et se sont assurés de l'homogénéité des deux groupes au plan des variables physiologiques traditionnelles. Quoique la $\dot{V}E$ ne différait pas entre les deux groupes au cours du test et que seule la durée d'expiration différait, s'accroissant avec l'intensité chez les cyclistes professionnels, les auteurs n'observaient aucun phénomène de tachypnée chez ces derniers.

Une des explications avancées était que les différences observées entre les groupes proviendraient de facteurs métaboliques car ils postulaient aussi que les cyclistes professionnels démontraient une meilleure efficacité métabolique et mécanique. Par contre, la fréquence de mouvement très basse (60 rpm), inhabituelle pour des cyclistes, a contribué à accroître la tension musculaire imposée aux extenseurs des membres inférieurs au cours du test progressif. Une augmentation de la décharge des fibres de type Ib, III et IV a probablement altéré la commande centrale. Afin de vérifier s'il existait des différences dans les patrons respiratoires en fonctions des modalités de l'exercice, Bonsignore et al (1998) ont comparé trois tests progressifs, deux sur le tapis roulant [augmentation de la pente (P) ou l'augmentation de la vitesse (V)] et un sur cycle ergomètre (CE). Ils ont constaté que la charge maximale de travail était plus élevée sur P comparée aux deux autres tests (P=352 W; V=302 W; CE=304 W). Ils ont également observé que la $\dot{V}O_{2max}$ était sensiblement inférieure en V qu'en P. Alors que la $\dot{V}E$ ne différait pas d'un test à l'autre, la \dot{f} à intensité sous-maximale sur CE augmentait de façon moins marquée comparée aux deux autres tests. Autrement dit, les valeurs de \dot{f} sous-maximale atteintes en P et en V étaient plus élevées mais cette différence disparaissait en fin de test. Ainsi, la \dot{f} au seuil aérobic critique était sensiblement inférieure sur CE comparée aux deux autres protocoles. Une explication plausible de ce résultat semble lié à la fréquence de pédalage fixée comme dans l'étude de Lucia et al. (1999) à 60 rpm. Un registre assez large des ratios du couplage ventilation/locomotion (1:1 à 4:1) correspondant aux modalités d'exercice confirme que la ventilation s'ajuste sur le rythme de l'exercice et qu'elle serait modulée par les afférences neuromusculaires. Enfin, le couplage ventilation/locomotion au cours de l'exercice semble très variable et influencé par un certain nombre de facteurs tels que le type d'exercice, le degré d'entraînement des sujets et le rythme de l'exercice pour n'en nommer que quelques-uns.

CHAPITRE III**SPECIFICITY OF TREADMILL AND CYCLE ERGOMETER TESTS
IN
TRIATHLETES, RUNNERS AND CYCLISTS**

(paru dans *European Journal of Applied Physiology*. 2000, 81: 214-221)

Fabien A. Basset

and

Marcel R. Boulay

Kinesiology Division
Department of social and preventive medicine
Faculty of Medicine
Laval University, Ste-Foy (Quebec)
Canada G1K 7P4



Marcel R. Boulay, Ph.D., MBA
Kinesiology Division, PEPS 2148
Department of social and preventive medicine
Faculty of Medicine
Laval University, Ste-Foy (Quebec)
Canada G1K 7P4
Telephone: (418) 656-2939
Fax: (418) 656-3044

E-mail : marcel.boulay@kin.msp.ulaval.ca

RÉSUMÉ

Cette étude avait pour objectif de vérifier la possibilité d'utiliser les variables cardiorespiratoires sous-maximales mesurées lors d'un test progressif à l'effort pour la prescription d'exercice en course à pied et en vélo. Six triathlètes (2 femmes, 4 hommes), six coureurs (2 femmes, 4 hommes) et six cyclistes ont participé à l'étude. Au moment des tests, les sujets suivaient en moyenne un entraînement structuré depuis 5.5 ans et participaient à un circuit compétitif reconnu. Ils ont été soumis à des tests progressifs à l'effort sur cycle ergomètre et sur tapis roulant. Lors des tests, les variables cardiorespiratoires habituelles [e.g., fréquence cardiaque ($\dot{F}c$), dioxyde de carbone expiré ($\dot{V}CO_2$), volume d'air expiré/minute ($\dot{V}E$)] ont été calculées relativement à des pourcentages de la consommation maximale d'oxygène ($\dot{V}O_{2max}$; 50 à 100%). L'ensemble des sujets a obtenu une $\dot{V}O_{2max}$ significativement plus élevée sur tapis ($p < 0.05$) comparée à celle obtenue au cycle ergomètre [moyenne (ESM) 4.7 (0.8) et 4.4 (0.9) $l \cdot min^{-1}$, respectivement] et ces différences étaient en moyenne de 10.5% chez les coureurs, 6.1% chez les triathlètes et 2.8% chez les cyclistes. L'analyse statistique (groupes x tests x intensités) a montré des différences significatives entre les tests sur toutes les variables cardiorespiratoires. Par contre, la différence de $\dot{F}c$ entre les deux tests n'a été que de 4 battements $\cdot min^{-1}$. Une forte corrélation entre la $\dot{F}c$ et les pourcentages de la $\dot{V}O_{2max}$ a été trouvée entre les tests. Les résultats de la présente étude démontrent que les triathlètes, les coureurs et les cyclistes peuvent utiliser la $\dot{F}c$, indépendamment des valeurs absolues de la $\dot{V}O_{2max}$, comme variable de référence pour contrôler l'intensité des séances d'entraînement effectuées à la course et à la bicyclette.

ABSTRACT

The objective of this study was to evaluate the viability of using a single test in which cardiorespiratory variables are measured, to establish training guidelines in running and/or cycling training activities. Six triathletes (two females and four males), six runners (two females and four males) and six males cyclists, all with 5.5 years of serious training and still involved in racing, were tested on a treadmill and cycle ergometer. Cardiorespiratory variables [heart rate (HR), minute ventilation ($\dot{V}E$), carbon dioxide output ($\dot{V}CO_2$)] were calculated relative to fixed percentages of maximal oxygen uptake ($\dot{V}O_{2max}$; from 50 to 100%). The entire group of subjects had significantly ($P<0.05$) higher values of $\dot{V}O_{2max}$ on the treadmill compared with the cycle ergometer [mean (SEM) 4.7 (0.8) and 4.4 (0.9) $l \cdot \text{min}^{-1}$, respectively], and differences between tests averaged 10.5% for runners, 6.1% for triathletes and 2.8% for cyclists. A three way analysis of variance using a 3 x 2 x 6 design (groups x tests x intensities) demonstrated that all factors yielded highly significant F -ratios ($P<0.05$) for all variables between tests, even though differences in HR were only 4 $\text{beats} \cdot \text{min}^{-1}$. When HR was plotted against a fixed percentage of $\dot{V}O_{2max}$, a high correlation was found between tests. These results demonstrated that for triathletes, cyclists and runners, the relationship between HR and percentage of $\dot{V}O_{2max}$, obtained in either a treadmill or a cycle ergometer, may be used independently of absolute $\dot{V}O_{2max}$ to obtain reference HR values that can be used to monitor their running and/or cycling training bouts.

Key Words: Performance test, specificity, $\dot{V}O_{2max}$, monitoring of training

INTRODUCTION

Maximal oxygen uptake ($\dot{V}O_{2max}$) is generally accepted to be the best indicator of endurance performance capacity (Mitchell et al. 1958; O'Toole & Douglas 1995; Sleivert & Rowlands 1996; Taylor et al. 1955; Weltman et al. 1990). Consequently, this variable is frequently used to determine training intensities in numerous endurance sports. $\dot{V}O_{2max}$ is assumed to be highly dependent upon the mode of testing, with the highest values normally attained during treadmill running. Therefore, to optimize the effectiveness of a training program, training activities need some specificity with regard to mode, duration and intensity (Bouchard et al. 1979; Kohrt et al. 1987). Training effects also appeared to be specific to the mode of training used by an athlete; therefore differences between testing modes vary with training (Sharkey 1988; Pechar et al. 1974).

Because of this specific adaptation, runners are generally tested on treadmill and cyclists on cycle ergometer. However, triathletes engage in three aerobic modes of exercise that use the same muscle groups. Therefore, to take into account testing mode specificity, triathletes should preferably use three different tests to monitor their training program.

However, there is a possibility that a cross-training effect occurs when high volume of training is performed regularly with different modes of exercise (Flynn et al. 1998; Schneider & Pollack 1990). If cross-training effects are real, then it may be possible to monitor various training activities with a single indicator of work intensity without having to undergo multiple testing sessions using each training mode.

Numerous studies have shown that heart rate (HR) and oxygen uptake ($\dot{V}O_2$) are strongly correlated in cycling as well as in running (Barbeau et al. 1993; Coast & Welch 1985; Foster et al. 1978; Van Handel et al. 1988; Veicsteinas et al. 1985). Since the availability of light-weight monitors makes HR very easy to monitor continuously during training bouts, HR is now the variable of choice to control work intensity during training bouts (Boulay 1995; Boulay et al. 1997; Gilman 1996; Weltman et al. 1990). In trained endurance athletes there is a possibility that HR values would be similar in different exercise modalities when exercise

intensities are equivalent. Thus, the purpose of this study was to evaluate the feasibility of using a single exercise test to establish training guidelines in running and/or cycling training activities.

MATERIALS AND METHODS

Subjects

Six triathletes (two females and four males), six runners (two females and four males) and six males cyclists gave their written informed consent (in compliance with Laval University's Ethics Committee regulations) to participate in this study, which was performed in the preparatory phase of their training year. All subjects were active athletes and had been competing at the provincial and national levels for periods ranging from 2 to 15 years; some had participated in international events. Some physical characteristics are presented in Table 1.

$\dot{V}O_2$ max test

Subjects underwent continuous, incremental tests to volitional exhaustion on both a treadmill and a cycle ergometer. These two maximal tests were carried out randomly, with a minimal interval between tests of 2 days and a maximal interval of 7 days. The test protocols were designed to yield similar test duration. The running test was conducted on a motor-driven treadmill (Quinton Instruments, Seattle, Wash., USA). After a 5 min warm-up at a speed of 3.5 km.h⁻¹, the starting speed was set at 5.5 km.h⁻¹ and the grade at 5%, and was increased every 2 min by 1.1 km.h⁻¹ until it reached 13.2 km.h⁻¹, after which the grade was raised by 3% every 2 min until exhaustion. The cycle ergometer test was performed on an electromagnetically braked cycle ergometer (Warren E. Collins, Braintree, Mass., USA). Subjects were asked to choose a familiar and comfortable pedaling rate equal or higher than 60 rpm and to maintain that rate throughout the test. After a 4 min warm-up period at 100 W, the test was initiated at an initial power output of 100 W. Increments of 25 W were made every min until 200 W was reached; thereafter, 25 W increments were made every 2 min until exhaustion.

TABLE 1. *Physical and physiological characteristics of subjects.*

	PHYSICAL CHARACTERISTICS				TEST RESULTS			
	Age (yrs)	Mass (kg)	Height (m)	Expertise (yrs)	Maximal power (W)	Ergocycle Duration (min)	Metabolic rate (Mets)	Treadmill Duration (min)
CYCLISTS	24.3 (7.5)	72.5 (3.7)	1.78 (0.06)	6.2 (4.1)	439.6(42.3)	21.3 (1.4)	20.8 (1.4)	19.8 (1)
RUNNERS	21.0 (2.4)	64.8 (13.8)	1.72 (0.1)	6.0 (2.2)	320.8(78.1)	15.3 (6.3)	19.6 (1.6)	20.3 (1.9)
TRIATHLETES	21.3 (1.6)	65.7 (5.6)	1.73 (0.05)	4.3 (2.8)	375(31.6)	18.5 (3.2)	20.0 (1.5)	19.7 (1.4)
ALL GROUPS	22.2 (5.0)	67.7 (9.1)	1.74 (00.7)	5.5 (3.2)	378.5(71.5)	18.4 (4.7)	20.1 (1.5)	19.9 (1.4)

Mean ± (SEM)
MET = 3.5 mlO₂/kg¹/min¹

Physiological measurements

During the tests, $\dot{V}O_2$, minute ventilation ($\dot{V}E$), carbon dioxide output ($\dot{V}CO_2$) and respiratory exchange ratio (R) were recorded continuously with an automated open-circuit gas analysis system using O_2 and CO_2 analyzers (Model S-3A and Anarad AR-400, Ametek, Pittsburgh, Pa., USA), and a turbine-driven digital spirometer (Model S-430, Vacumetrics/Vacumed, Ventura, Calif., USA) that had a 5.3l mixing chamber. HR was recorded by electrocardiography in the CM5 position (Model M200, Burdick, Milton, Wisc., USA). Criteria used to confirm that $\dot{V}O_{2max}$ had been reached were plateauing of $\dot{V}O_{2max}$ in spite of an increase in speed or work rate and a R value greater than 1.1. HR at exhaustion was taken as maximal heart rate (HR_{max}).

Statistical analysis

Simple linear regression analysis was used to determine the relationship between tests and cardiorespiratory values. A three way (three groups x two tests x six intensities) analysis of variance (ANOVA) with repeated measures was used to test significant differences between dependent variables. Significant *F*-ratios were followed by *post-hoc* comparison using Newman-Keul's procedure. Homogeneity of variance was tested with the Levene procedures (Steel and Torrie 1980). For all statistical tests, a probability level of $P < 0.05$ was considered significant. All values are expressed as means \pm SEM, unless otherwise specified.

RESULTS

Maximal power output values obtained at exhaustion for both exercise tests are presented in Table 1 and other measures of performance in Table 2. All groups exhibited significantly ($F_{1,15}=22.79$; $P < 0.05$) higher $\dot{V}O_{2max}$ on the treadmill than on the cycle ergometer, with cyclists exhibiting higher values than both the runners and the triathletes in both tests. Differences between tests averaged 2.8% for cyclists, 10.5% for runners and 6.1% for triathletes. Subjects differed substantially in absolute $\dot{V}O_{2max}$, with values ranging from 2.3 to 6.1 $l \cdot min^{-1}$ for the

TABLE 2. *Physiological measurements at exhaustion.*

	ERGOCYCLE					TREADMILL				
	HR (beats \cdot min $^{-1}$)	\dot{V}_E (l \cdot min $^{-1}$)	$\dot{V}O_2$ max (l \cdot min $^{-1}$)	$\dot{V}CO_2$ (l \cdot min $^{-1}$)	$\dot{V}O_2$ max (ml \cdot min $^{-1}$ \cdot kg $^{-1}$) (range)	HR (beats \cdot min $^{-1}$)	\dot{V}_E (l \cdot min $^{-1}$)	$\dot{V}O_2$ max (l \cdot min $^{-1}$)	$\dot{V}CO_2$ (l \cdot min $^{-1}$)	$\dot{V}O_2$ max (ml \cdot min $^{-1}$ \cdot kg $^{-1}$) (range)
CYCLISTS	201 (3.2)	169.6 (6.4)	5.2 (0.5)	5.9 (0.2)	71.2 (3.9) (63.8 to 76.4)	204 (3.5)*	163.6 (7.4)*	5.3 (0.4)*	5.7 (0.1)**	75.3 (3.8)* (70.5 to 80.3)
RUNNERS	185 (4.1)	139.7 (15.8)	4.0 (1.1)	4.6 (0.4)	61.7 (5) (68.7 to 52.8)	191 (2.9)*	148.4 (14.6)*	4.5 (1.1)*	5.1 (0.5)	68.4 (4.1)* (57.7 to 72.4)
TRIATHLETES	194 (3.4)	146.1 (6.7)	4.2 (0.6)	4.4 (0.3)	64.6 (2.6) (68.1 to 58.4)	197 (3.2)*	147.9 (6.4)*	4.4 (0.4)*	4.9 (0.2)	66.9 (3.7)* (59.5 to 73.3)
ALL GROUPS	193 (2.5)	154.6 (30.2)	4.4 (0.9)	4.9 (0.2)	65.8 (4.6)	197 (2.2)*	152.2 (23.2)*	4.7 (0.8)*	5.2 (0.2)	70.2 (4.3)*

Mean \pm (SEM)

* significantly different between tests

** significantly different between groups

cycle ergometer and from 3.0 to 5.7 $\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$ for the treadmill. These large inter-individual differences were due mainly to gender. If the values provided by the female runners and triathletes were removed from the analysis, the average absolute $\dot{V}O_{2\text{max}}$ were 5.0 and 5.1 $\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$ for the runners and 4.4 and 4.6 $\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$ for the triathletes in cycle ergometer and treadmill tests, respectively.

In separate groups, HR_{max} values were higher on the treadmill than on the cycle ergometer. $\dot{V}E$ was higher on treadmill for the cyclists and runners, while $\dot{V}CO_2$ was higher on the treadmill only for the cyclists. The differences in HR between tests varied from 3 $\text{beats}\cdot\text{min}^{-1}$ for the cyclists and triathletes to 6 $\text{beats}\cdot\text{min}^{-1}$ for the runners. Figure 1 illustrates the evolution of HR relative to absolute values of $\dot{V}O_2$. There were large inter-individual differences, but in all three graphs, individual values for the treadmill test are almost superimposed upon those of the cycle ergometer test, as demonstrated by nearly identical regression lines.

Figure 2 and 3 presents graphs of $\dot{V}E$ and $\dot{V}CO_2$, respectively, plotted against absolute values of $\dot{V}O_2$. The inter-individual differences were much smaller than those observed for HR, especially at lower $\dot{V}O_2$ values. The dispersion of $\dot{V}E$ values at high $\dot{V}O_2$ values was related to the inter-individual differences in $\dot{V}O_{2\text{max}}$ that were observed as subjects reached their ventilatory threshold at different values $\dot{V}O_2$. This was especially evident in the runners' data, as the two female runners had $\dot{V}O_{2\text{max}}$ values of around 3.0 $\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$.

Figure 4 shows mean HR plotted against fixed percentages of $\dot{V}O_{2\text{max}}$ (50-100%) for the cyclists (left panel), runners (middle panel) and triathletes (right panel). There were large differences in individual HRs (data not shown), but differences between tests in individual athletes were much smaller. Significant differences ($F_{1,15}=9,54$; $P<0.05$) were found between tests for mean HR_{max} and ANOVA revealed significantly different mean submaximal HR values between tests for all groups ($F_{1,15}=7,82$; $P<0.05$). *Post-hoc* analysis indicated that HRs were not different between tests at values of under 90% $\dot{V}O_{2\text{max}}$ for the runners and under 60% for triathletes, while cyclists showed differences at each stage. Submaximal HRs were

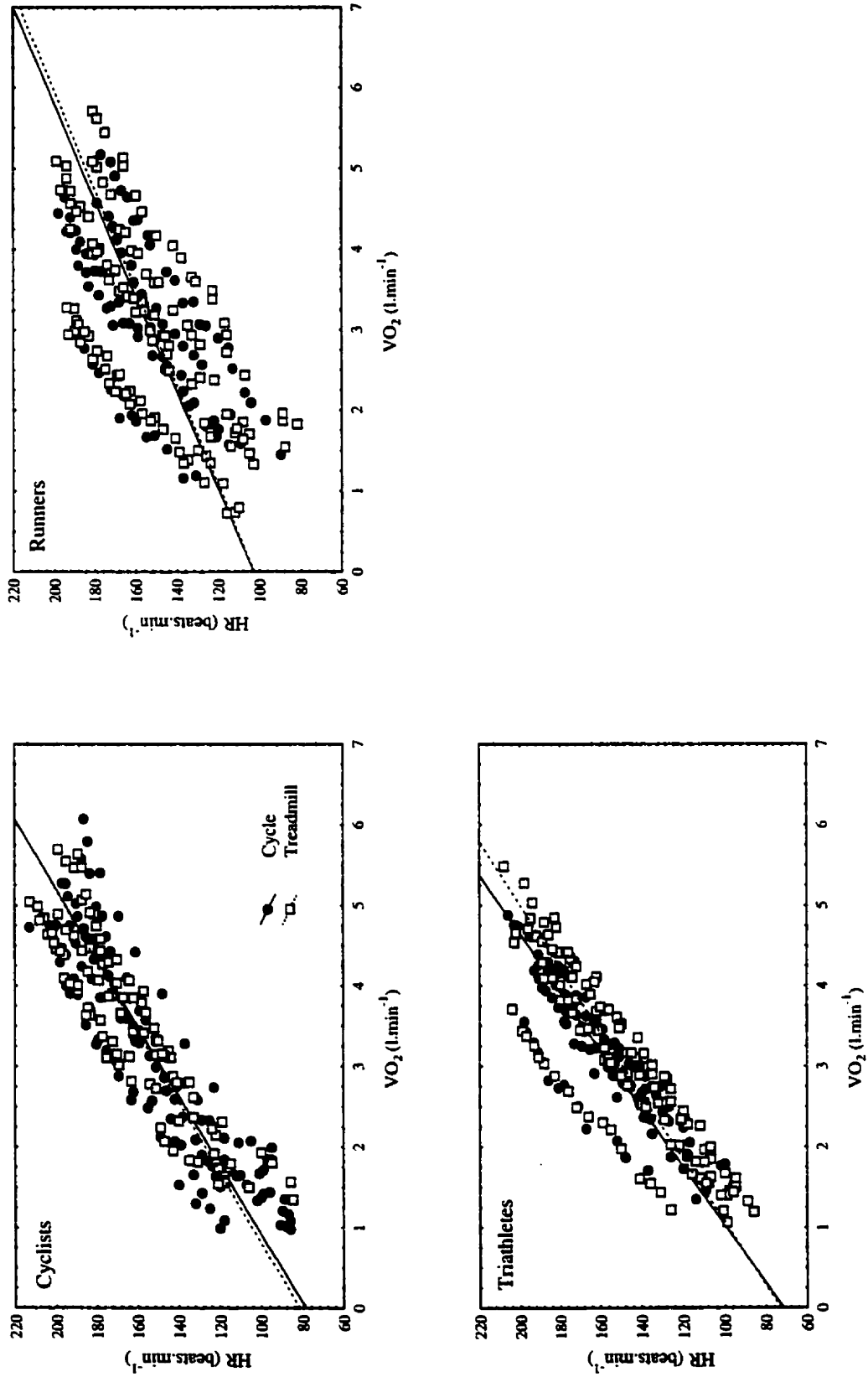


Figure 1 : Evolution of heart rate plotted against absolute $\dot{V}O_2$ (individual values).

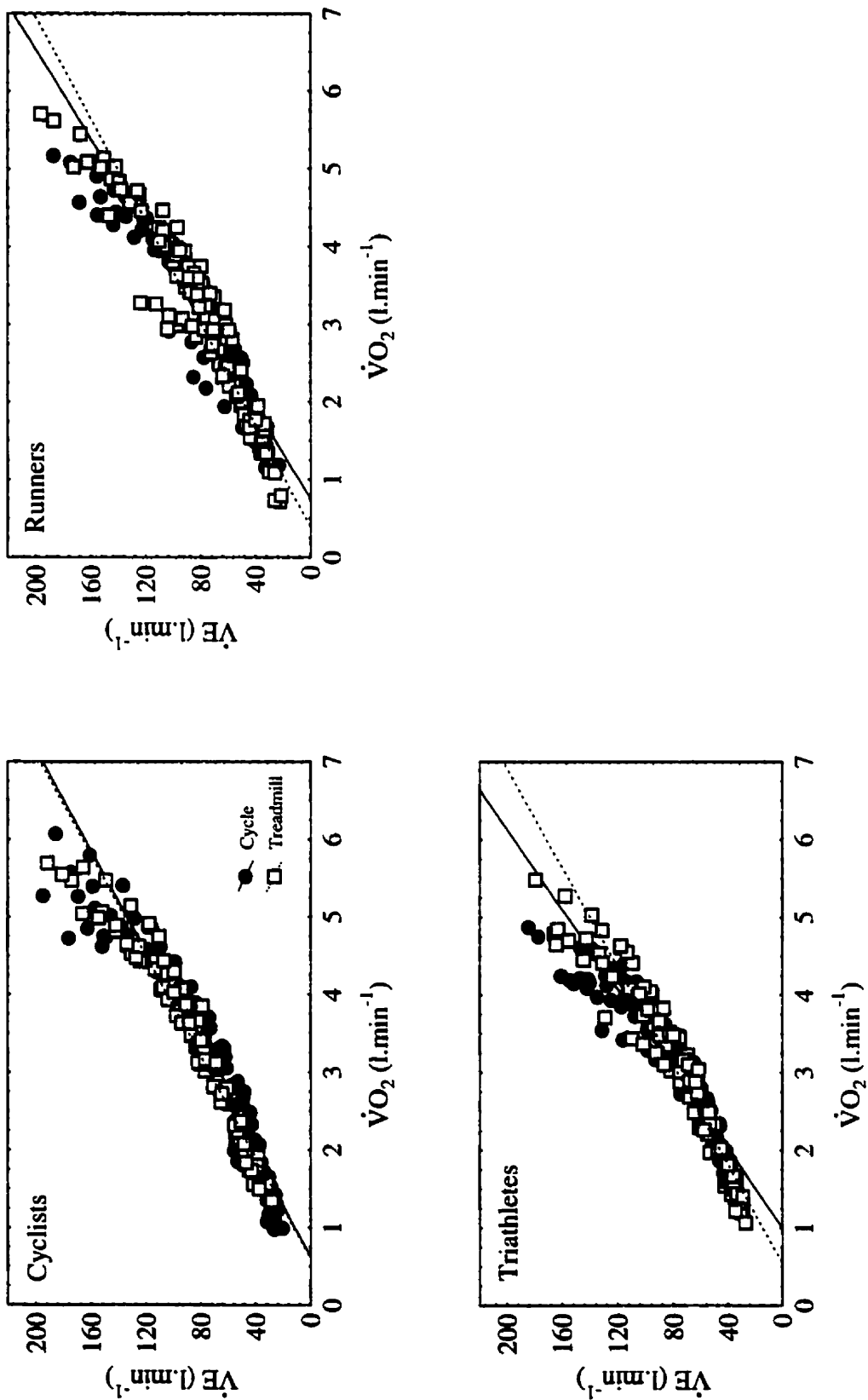


Figure 2 : Evolution of $\dot{V}E$ plotted against absolute $\dot{V}O_2$ (individual values).

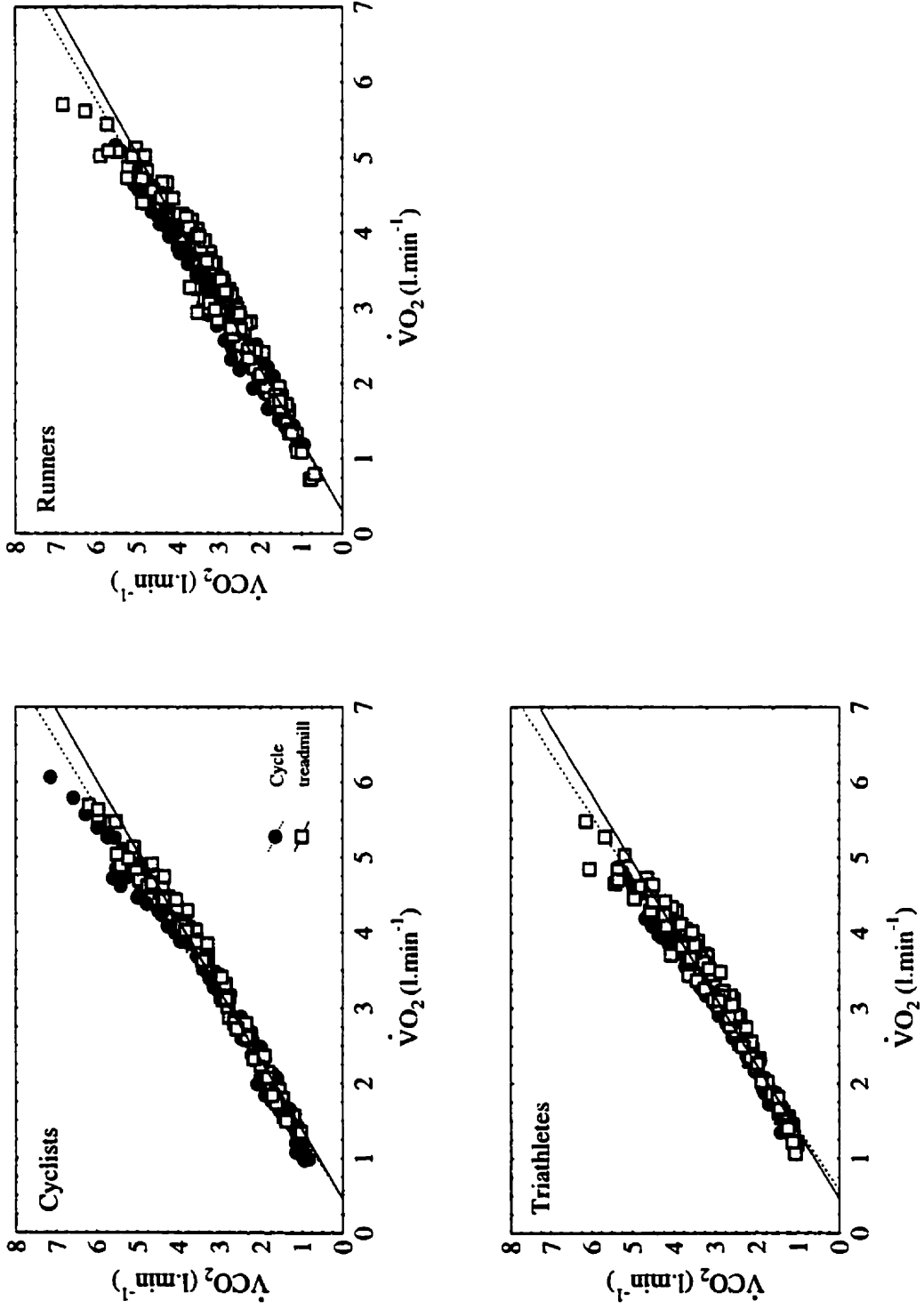


Figure 3 : Evolution of $\dot{V}CO_2$ plotted against absolute $\dot{V}O_2$ (individual values).

significantly higher on the treadmill than the cycle ergometer, however these differences were small, reaching about 4 beats \cdot min⁻¹.

The statistical relationships between the HRs achieved on the cycle ergometer and those achieved on the treadmill at various percentages of $\dot{V}O_{2\max}$ in all athletes are presented in Figure 5. HRs achieved on the cycle ergometer were highly correlated with those achieved on the treadmill when calculated at fixed percentages of $\dot{V}O_{2\max}$. The correlation coefficients were similar for the three groups and reached $r=0.96$ for the cyclists; $r=0.97$ for the runners and $r=0.98$ for the triathletes.

DISCUSSION

Comparison between exercise tests or between laboratory and field tests have been conducted since the birth of exercise physiology and have been the topic of numerous publications. Such comparisons generally used protocols that were very similar or that generated very similar physiological responses. Nagel et al. (1971) for example, compared the $\dot{V}O_2$ requirements of gradual treadmill, cycle ergometer and step-device tests at seven work loads. Even though the protocols of that study were very similar from one test mode to another, the $\dot{V}O_2$ results, presented in l \cdot min⁻¹, showed small but significant differences between tests since: “...no single line could describe the metabolic responses to the work loads on the three instruments.” These results, as well as many others, revealed that adaptation in an exercise test appears specific to the mode of testing.

The tests used in the present protocol were neither designed to generate similar $\dot{V}O_2$ values at each stages, nor to give similar rates of increase between stages. The major means to ensure that tests results would be comparable were based on attaining roughly similar test duration, and on reporting results against fixed percentages of $\dot{V}O_{2\max}$. The expression of work intensity in a relative form has definitive merits because it provides the possibility of comparing groups with very different characteristics. For example Turley & Wilmore (1997) used that procedure to compare the physiological stress induced by exercise tests in adults and children. Therefore, this procedure ensures that the results of both tests are not only comparable, but are also

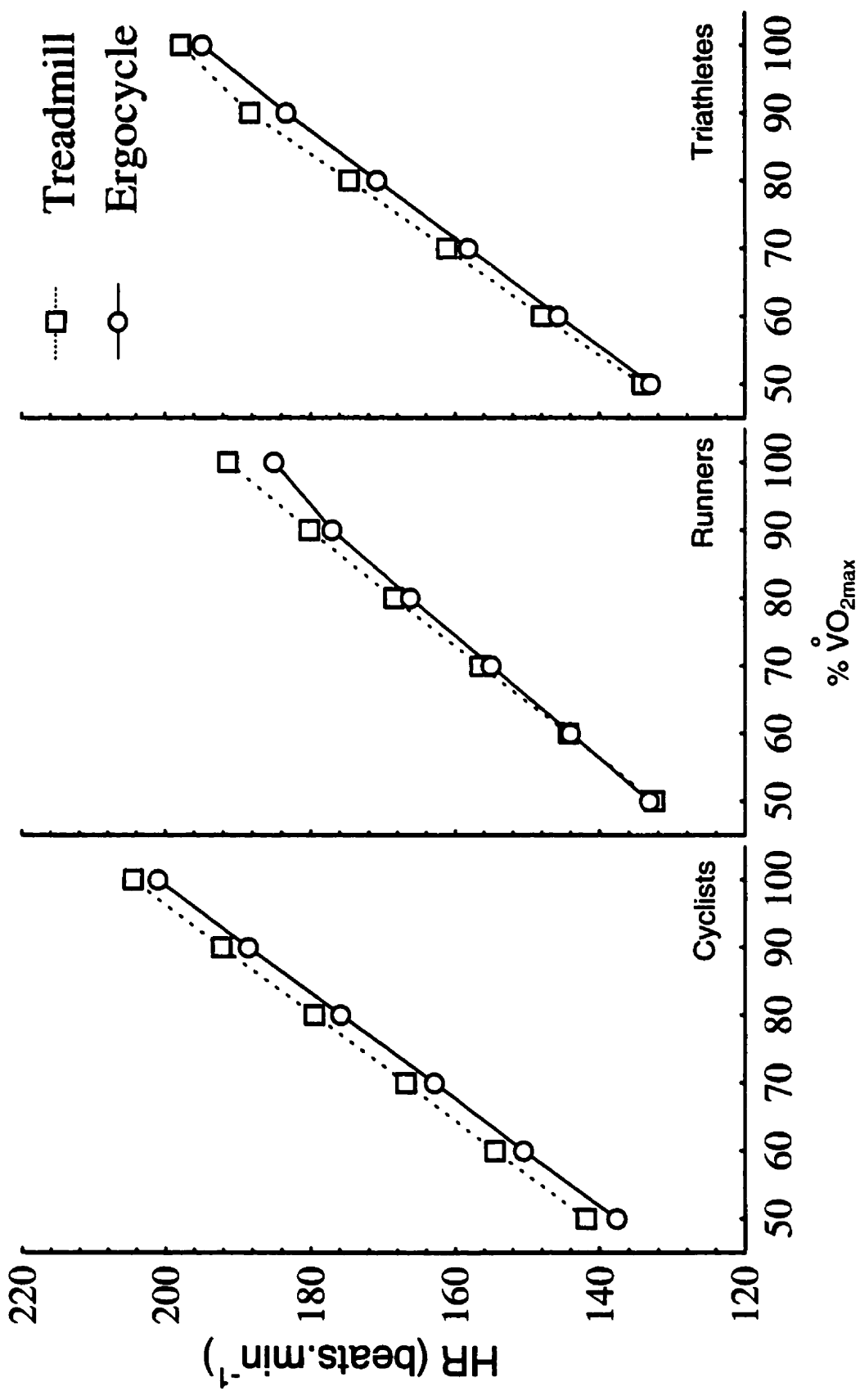


Figure 4 : Mean heart rate plotted against fixed percentages of $\dot{V}O_{2max}$.

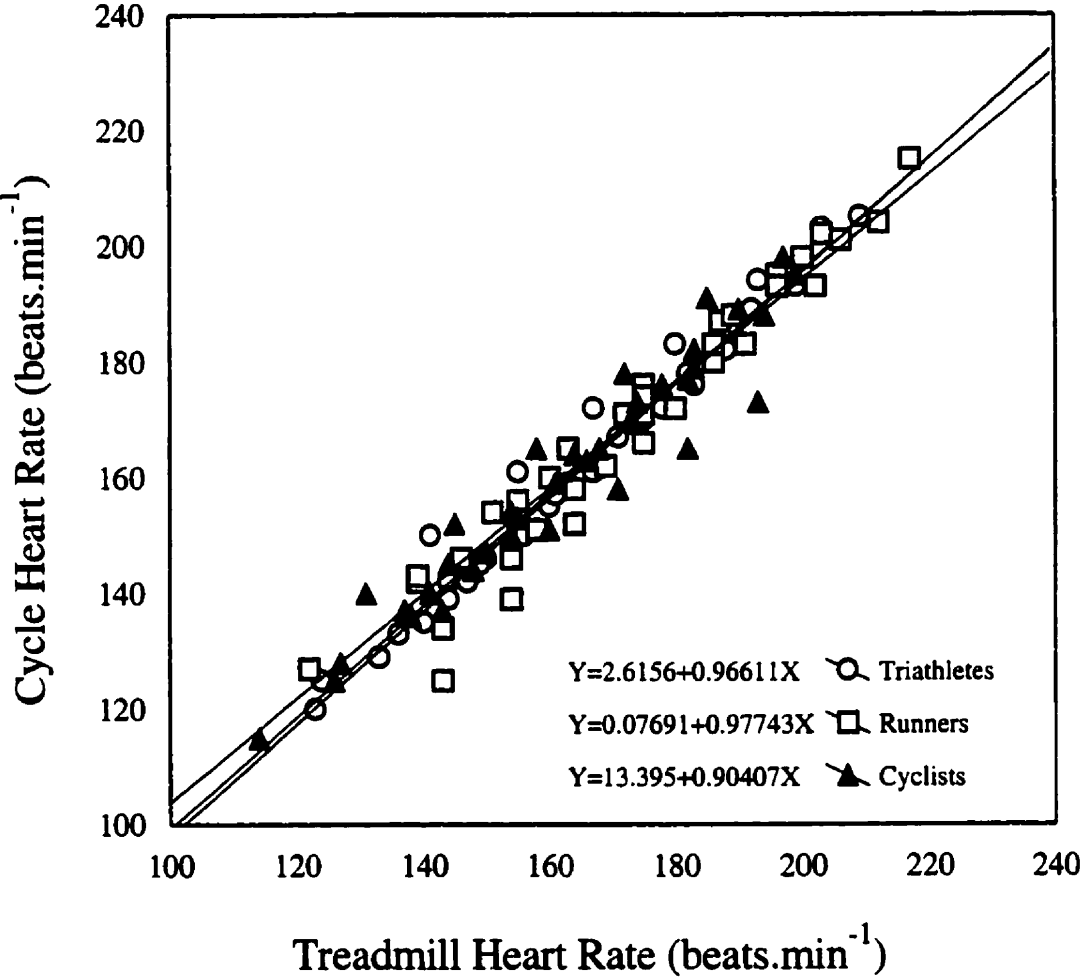


Figure 5 : Regression coefficient between cycle ergometer and treadmill heart rate for the entire groupe

applicable to field situations in mimicking what athletes do in the field, because habitually they do not adhere to the same standardized work protocols in different exercise modes.

Test duration were not different between tests (Table 1), even though there was a 5 min difference for the runners that was caused by the presence of two female runners with a small body frame (42 and 57 kg) who could attain cycle ergometer maximal work loads of 200 and 250 W, respectively. Although the presence of these two female runners complicated the analysis of the data, their results have been retained because they are an expression of the biological variations that is likely to be encountered in the sports world.

Results of our investigation have shown that, as frequently reported by others, $\dot{V}O_{2max}$ was higher on the treadmill than on the cycle ergometer (Bouchard et al. 1979; Hermansen & Saltin 1969; Kohrt et al. 1987; Martinez et al. 1993; McArdle & Magel 1970; McConnell et al. 1984; Schneider et al. 1990). These differences were small for cyclists (2.8%) but higher for triathletes (6.1%) and runners (10.5%). These data thus confirmed that the absolute $\dot{V}O_{2max}$ values are dependent upon the mode of exercise and the specific training of an athlete (McConnell 1988). Moreira-Da-Costa et al. (1984; 1989) also reported that $\dot{V}O_{2max}$ values were significantly different between testing modes for runners, but not for cyclists. Conversely, Miura et al. (1997), Medelli et al. (1993) and Zhou et al. (1997) on the other hand did not find different values for $\dot{V}O_{2max}$ between tests with male triathletes while Schneider and Pollack (1991) found similar results with female triathletes. One can postulate that these findings might be related to training specificity that causes local adaptation in active muscles, which then may induce a specific enhancement of mechanical work efficiency. The small difference observed in cyclists of the present study might be related to the fact that as a group, these athletes were older and had a far greater and more diverse training and racing experience than the other groups. These observations confirmed that athletes with a substantial previous cycling experience as a form of exercise training exhibit cycle ergometer $\dot{V}O_{2max}$ values that are equal to or approach those attained on a treadmill (Pechar et al. 1974).

At maximal work rate, significant differences were observed in HR_{max} between tests for all groups, with higher values being attained on the treadmill. These results are in agreement with

those of previous reports (Martinez et al. 1993; McArdle & Magel 1970; Medelli et al. 1993; Schneider & Pollack 1991; Zhou et al. 1997) but differ from others in which no significant differences are reported (Hermansen & saltin 1969; Kohrt et al. 1987; Moreira-Da-Costa et al. 1989; Schneider et al. 1990). As the present study, the former studies were performed with male and female athletes, while the later studies included only male athletes. In the present study, without the female runners, the differences in HR_{max} between tests decreased to 3 $beats \cdot min^{-1}$ (190 $beats \cdot min^{-1}$ for treadmill and 187 $beats \cdot min^{-1}$ for cycle ergometer) and consequently reduced the mean HR_{max} for all groups. This might be an indication that in an exercise restricted to localized muscle groups such as cycling, the female runners of the present study were probably limited by their small muscle mass and/or by the specificity of movement patterns on the cycle ergometer, while the two female triathletes (being taller and heavier in addition to being more familiar with the activity) were probably more efficient on the cycle ergometer.

Statistical analysis revealed that when expressed against percentages of $\dot{V}O_{2max}$, the runners' HRs were not significantly different between tests until 90% of $\dot{V}O_{2max}$, while the cyclists and triathletes exhibited distinct HR profiles throughout the tests, since, with the exception of triathletes at 50% of $\dot{V}O_{2max}$, significant differences were observed at each percentage of $\dot{V}O_{2max}$. These results might have been dependent upon the training period, however, because when athletes were tested in their competitive phase, Martinez et al. (1993) showed no HR differences between cycle ergometer and treadmill tests at work intensities expressed as percentages of $\dot{V}O_{2max}$. Moreover, unpublished data from our laboratory show that experienced triathletes obtain similar submaximal HR when performing cycle ergometer and treadmill tests at the same percentage of $\dot{V}O_{2max}$ in the competitive phase of their training year, corroborating the results of McArdle & Magel (1970), who showed similar HRs in both tests with trained subjects. On the other hand, Hermansen & Saltin (1969) reported a different pattern; their subjects achieved higher HRs on the cycle ergometer than on the treadmill at the same metabolic rates. They assumed that a position effect was responsible, with a reduced venous return and a lower stroke volume occurring when the subjects were in the upright position. However, the trend for higher HRs on the cycle ergometer was reduced with training, since

trained subjects demonstrated smaller differences ($4 \text{ beats}\cdot\text{min}^{-1}$) than untrained subjects ($11 \text{ beats}\cdot\text{min}^{-1}$).

The results of studies performed with triathletes are equivocal for $\dot{V}_{E_{\max}}$. In some studies subjects achieved a higher $\dot{V}_{E_{\max}}$ on the cycle ergometer than on the treadmill (Dengel et al. 1989; Kreider et al. 1988; Nagle et al. 1971; Schneider et al. 1990), while in others studies results were inconsistent because they used either untrained subjects or single-sport athletes (McArdle & Magel 1970; Pannier et al. 1980; Pechar et al. 1974). In the present study, runners displayed the highest treadmill $\dot{V}_{E_{\max}}$ values, the cyclists achieved their $\dot{V}_{E_{\max}}$ on the cycle ergometer, while triathletes displayed similar values in both tests. The cyclists displayed the highest $\dot{V}_{E_{\max}}$ values on both tests probably because as a group they were taller and heavier than the two other groups. The statistical analysis also revealed that the cyclists and runners exhibited different \dot{V}_E values at each percentage of $\dot{V}_{O_{2\max}}$ tested, whereas the triathletes showed no difference at maximal values, but differences at sub-maximal work. The higher \dot{V}_E values observed in runners during treadmill running was a consequence of their greater mechanical efficiency on the treadmill (calculated at 10.0 km h^{-1}). This translated into a longer duration of their run in spite of $\dot{V}_{O_{2\max}}$ values smaller than those observed in cyclists. As a motor activity, running is more complex than cycling such that a really good runner is able to minimize the energetically expensive vertical variations of his or her center of gravity, thus permitting a more efficient use of his or her aerobic power. Cyclists, on the other hand, displayed higher $\dot{V}_{E_{\max}}$ during the cycle ergometer test as they were more efficient on this instrument (gross mechanical efficiency calculated at 200 W), while being limited by a less efficient running technique. The importance of mechanical efficiency on the perception of physiological strain appears confirmed by the similar \dot{V}_E values observed in triathletes. Since they devote about the same amount of time in each training modes studied, triathletes probably had more similar mechanical efficiencies in both testing modes than did the other two groups.

Although all groups exhibited a higher $\dot{V}_{O_{2\max}}$ and HR_{\max} on the treadmill than on the cycle ergometer test, the triathletes exhibited a lower $\dot{V}_{O_{2\max}}$ in the treadmill test, and the runners exhibited the lowest HR for both tests than both of the other groups, HR values achieved on

the treadmill were highly correlated to those attained on the cycle ergometer when expressed at a fixed percentage of $\dot{V}O_{2max}$ (Figure 5). Our results were congruent with those of other studies. Similar observations have been reported by Hermansen & Saltin (1969) who found a high correlation between HRs attained on a cycle ergometer and those attained on a treadmill when expressed at absolute $\dot{V}O_{2max}$. Arts & Kuipers (1994) demonstrated that the relationship between power output, $\dot{V}O_{2max}$ and HR were linear for absolute values as well as for percentages of maximum power output, $\dot{V}O_{2max}$ and HR_{max} , and could be used interchangeably to monitor intensity bouts. On the other hand, Weltman et al. (1990) reported that HR data provide guidelines for exercise prescription for runners of similar ability for durations as short as 15-30 min. Moreover, Boulay et al. (1997) observed that HR was a more stable physiological variable than either $\dot{V}E$ or blood lactate in an endurance performance test lasting 90 min, and revealed that establishing training intensities with HR results and the corresponding $\dot{V}O_2$ obtained from a common laboratory exercise test remains the most practical approach for controlling exercise intensity during a prolonged workout.

The results of the present study have shown that the HR differences generated by using the HR attained during a cycle ergometer test to predict the HR that would be attained while running were smaller than the habitual intra-individual variations observed while carrying out prolonged training activities. For example, at 70 % of $\dot{V}O_{2max}$ these differences were 1 $beats \cdot min^{-1}$ for runners and 2 $beats \cdot min^{-1}$ for triathletes. At a higher training intensity (at $\dot{V}O_{2max}$) the differences reached 3 $beats \cdot min^{-1}$ for cyclists and triathletes and 6 $beats \cdot min^{-1}$ for runners. Therefore, to the athletes and coaches trying to monitor more precisely the density of training, these small statistical differences would appear rather non-significant and very well justify the use of a single progressive test to provide information about training zones in endurance training activities.

Taken together, these results demonstrated that the relationship between HR and $\dot{V}O_2$ expressed as a percentage of $\dot{V}O_{2max}$, gathered during cycle ergometer or treadmill tests, are interchangeable and can be used to monitor the intensity of activities performed using either mode of exercise. Although trained cyclists would probably prefer a cycle ergometer test and

runners a treadmill test, these results are especially interesting for triathletes and other athletes who use a variety of training modes; those athletes may then be able to use only one mode of testing to obtain their training guidelines.

REFERENCES

Arts FJP, Kuipers H (1994) The relation between power output, oxygen uptake and heart rate in male athletes. *Int J Sports Med* 15: 228-231

Barbeau P, Serresse O, Boulay MR (1993) Using maximal and submaximal aerobic variables to monitor elite cyclists during a season. *Med Sci Sports Exerc* 25: 1062-1069

Bouchard C, Godbout P, Mondor JC, Leblanc C (1979) Specificity of maximal aerobic power. *Eur J Appl Physiol* 40: 85-93

Boulay MR (1995) Physiological monitoring of elite cyclists. *Sports Med* 20: 1-11

Boulay MR, Simoneau JA, Lortie G, Bouchard C (1997) Monitoring high-intensity endurance exercise with heart rate and thresholds. *Med Sci Sports Exerc* 29: 125-132

Coast JR, Welch HG (1985) Linear increase in optimal pedal rate increased power output in cycle ergometry. *Eur J Appl Physiol* 53: 339-342

Dengel DR, Flynn MG, Costill DL (1989) Determinants of success during triathlon competition. *Res Q Exerc Sport* 60: 234-238

Flynn MG, Carroll KK, Hall HL, Bushman BA, Brolinson PG and Weideman CA (1998) Cross-training : indices of training stress and performance. *Med Sci Sports Exerc* 30: 294-300

Foster C, Costill DL, Daniels JT, Fink WJ (1978) Skeletal muscle enzyme activity, fiber composition and $\dot{V}O_{2max}$ in relation to distance running performance. *Medicine Sport Sci* 11: 338-344

Gilman MB (1996) The use of heart rate to monitor the intensity of endurance training. *Sports Med* 21: 73-79

Hermansen L, Saltin B (1969) Oxygen uptake during maximal treadmill and bicycle exercise. *J Appl Physiol* 26: 31-37

Kohrt WM, Morgan DW, Bates B, Skinner J (1987) Physiological responses of triathletes to maximal swimming, cycling, and running. *Med Sci Sports Exerc* 19: 51-55

Kreider RB, Boone T, Thompson WR, Burke S, Cortes CW (1988) Cardiovascular and thermal responses of triathlon performance. *Med Sci Sports Exerc* 20: 385-390

Martinez ML, Modrego A, Ibanez Santos J, Grijalba A, Santesteban MD, Gorostiaga EM (1993) Physiological comparison of roller skating, treadmill running and ergometer cycling. *Int J Sport Med* 14: 72-77

McArdle WD, Magel JR (1970) Physical work capacity and maximum oxygen uptake in treadmill and bicycle exercise. *Med Sci Sports Exerc* 2: 118-123

McConnell TR (1988) Practical considerations in testing of $\dot{V}O_{2\max}$ in runners. *Sports Med* 5: 57-68

McConnell TR, Swett DD, Jeresaty RM, Missiri JC, Al-Hani AJ (1984) The hemodynamic and physiologic differences between exercise modalities. *J Sports Med Phys Fitness* 24: 238-245

Medelli J, Maingourd Y, Bouferrache B, Bach V, Freville M, Libert JP (1993) Maximal oxygen uptake and aerobic-anaerobic transition on treadmill and bicycle in triathletes. *Japanese J Physiol* 43: 347-360

Mitchell JH, Sproule BJ, Chapman CB (1958) The physiological meaning of maximal oxygen intake test. *J Clin Invest* 37: 538-547

Miura H, Kitagawa K, Ishiko T (1997) Economy during a simulated laboratory test triathlon is highly related to Olympic distance triathlon. *Int J Sport Med* 18: 276-280

Moreira-Da-Costa M, Russo AK, Picarro IC, Barros Neto TL, Silva AC, Tarasantchi J (1989) Oxygen consumption and ventilation during constant-load exercise in runners and cyclists. *J Sports Med Phys Fitness* 29: 36-44

Moreira-Da-Costa M, Russo AK, Picarro IC, Silva AC, Leite-De-Barros-Neto JK (1984) Maximal oxygen uptake during exercise using trained or untrained muscles. *Braz J Med Biol Res* 17: 197-202

Nagel F, Balke B, Bapista G, Alleyia J and Howley E (1971) Compatibility of progressive treadmill, bicycle and step tests based on oxygen uptake responses. *Med Sci Sports* 3: 149-154

O'Toole ML, Douglas PS (1995) Applied physiology of triathlon. *Sports Med* 19: 251-267

Pannier JL, Vrijens J, Van Cauter C (1980) Cardiorespiratory responses to treadmill and bicycle exercise in runners. *Eur J Appl Physiol* 43: 243-251

Pechar GS, McArdle WD, Katch FI, Magel JR, De Luca J (1974) Specificity of cardiorespiratory adaptation to bicycle and treadmill training. *J Appl Physiol* 36: 753-756

Schneider DA, Lacroix KA, Atkinson GR, Troped PJ, Pollack J (1990) Ventilatory threshold and maximal oxygen uptake during cycling and running in triathletes. *Med Sci Sports Exerc* 22: 257-264

Schneider DA, Pollack P (1991) Ventilatory threshold and maximal oxygen uptake during cycling and running in female triathletes. *Int J Sport Med* 12: 379-383

Sharkey BJ (1988) Specificity of testing. In : Grana WA, Lombardo JA, Sharley BJ & Stone JA (eds) *Advances in sports medicine and fitness*. Years Book Medical Publishers, Inc, Chicago pp 25-43

Sleivert GG, Rowlands DS (1996) Physical and physiological factors associated with success in the triathlon. *Sports Med* 22: 8-18

Steel RGD and Torrie JH (1980) *Principles and procedures of statistics : a biometrical approach*. McGraw-Hill Press, New-York

Taylor HL, Buskirk ER, Henschel A (1955) Maximal oxygen intake as an objective measure of cardiorespiratory performance. *J Appl Physio* 8: 73-80

Turley KR and Wilmore JH (1997) Cardiovascular responses to treadmill and cycle ergometer exercise in children and adults. *J Appl Physio* 83: 948-957

Van Handel PJ, Baldwin C, Puhl J, Katz A, Dantine S, Bradley PW (1988) Measurement and interpretation of physiological parameters associated with cycling performance. In: Burke ER, Newsom M (eds) *Medical and Scientific Aspects of Cycling*, Human Kinetics, Champaign, IL., pp 47-72

Veicsteinas A, Feroldi P, Dotti A (1985) Ventilatory response during incremental exercise tests in weight lifters and endurance cyclists. *Eur J Appl Physiol* 53: 322-329

Weltman A, Snead D, Seip R, Schurrer R, Weltman J, Ruttand R, Rogol A (1990) Percentages of maximal heart rate, heart rate reserve and $\dot{V}O_{2max}$ for determining endurance training intensity in male runners. *Int J Sport Med* 11: 218-222

Zhou S, Robson SJ, Davie AJ (1997) Correlations between short-course triathlon performance and physiological variables determined in laboratory cycle and treadmill tests. *J Sports Med Phys Fitness* 37: 122-130

CHAPITRE IV**INTERCHANGEABILITY OF TREADMILL AND CYCLE ERGOMETER TEST
RESULTS TO MONITOR TRIATHLETE ANNUAL TRAINING**

(Soumis à Medicine and Science in Sports and Exercise)

Fabien A. Basset

and

Marcel R. Boulay

Kinesiology Division
Department of social and preventive medicine
Faculty of Medicine
Laval University, Ste-Foy (Quebec)
Canada G1K 7P4



Marcel R. Boulay, Ph.D., MBA
Kinesiology Division, PEPS 2148
Department of social and preventive medicine
Faculty of Medicine
Laval University, Ste-Foy (Quebec)
Canada G1K 7P4
Telephone: (418) 656-2939
Fax: (418) 656-3044
E-mail: marcel.boulay@kin.msp.ulaval.ca

RÉSUMÉ

Cette étude avait pour objectif de vérifier la possibilité d'utiliser les variables cardiorespiratoires sous-maximales mesurées lors d'un test progressif à l'effort pour la prescription d'exercice au cours d'une année d'entraînement en course à pied et en bicyclette. Huit triathlètes (4 femmes, 4 hommes) ont été soumis trois fois dans l'année (automne, hiver, été) à des tests progressifs à l'effort sur cycle ergomètre et sur tapis roulant. Lors des tests, les variables cardiorespiratoires ont été calculées relativement à des pourcentages de la $\dot{V}O_{2max}$ (50 à 100%). L'analyse de variance (3 périodes x 2 tests x 6 intensités) a montré une différence significative entre les tests pour la $\dot{F}c$ en automne uniquement. Par contre, cette différence n'est plus significative lorsque l'analyse est réalisée avec le test du signe pour données nonparamétriques. Les résultats de la présente étude démontrent que les triathlètes peuvent utiliser la $\dot{F}c$ obtenue lors de tests sur tapis roulant ou sur cycle ergomètre, indépendamment des valeurs absolues de la $\dot{V}O_{2max}$, comme variable de référence pour contrôler l'intensité des entraînements effectués à la course et à bicyclette au cours de leur programme d'entraînement annuel.

ABSTRACT

The purpose of this study was to verify the use of a single test to obtain yearly training guidelines applicable to multiple modes of training. Eight triathletes (4 females, 4 males) were tested 3 times during their training year (phase I, fall; phase II, winter; phase III, summer) on a treadmill and cycle ergometer. Cardiorespiratory variables were calculated at a standardized percent of $\dot{V}O_{2max}$ (50-100%). $\dot{V}O_{2max}$ differences between tests reached 9% in each testing session ($P<0.01$). $\dot{V}O_{2max}$ was stable for both tests throughout the season. The ANOVA (3 phases x 2 tests x 6 intensities) demonstrated that there was a significant difference for HRs ($P<0.05$) between tests in the phase I only. However, the nonparametric sign test did not show any significant differences in any phase. These results demonstrated that triathletes could use the relationship between HR and % $\dot{V}O_{2max}$ collected during a treadmill or a cycle ergometer test to obtain interchangeable reference HRs for monitoring their running and cycling training bouts in high volume and/or high intensity phases of their training year.

Key words : Performance test, triathlete, $\dot{V}O_{2max}$, monitoring of training, heart rate.

INTRODUCTION

In untrained individuals, maximal tests performed on treadmill generate higher rate of oxygen uptake ($\dot{V}O_2$) than cycle ergometer or swimming tests (Astrand & Saltin, 1961; Bouchard et al. 1979; Holmer, 1972). Trained subjects however, generally demonstrate higher maximal aerobic power ($\dot{V}O_{2max}$) in tests performed with their specific mode of training. Highly trained runners for example, show constantly higher $\dot{V}O_{2max}$ while running than biking (McArdle & Magel, 1973) while trained cyclists generally have higher $\dot{V}O_{2max}$ during cycling tests (Ricci et al. 1983). Swimming tests yield lower $\dot{V}O_{2max}$ than running or cycling except in trained swimmers who might exhibit the same or higher $\dot{V}O_2$ in swimming and cycling tests (Magel & Faulkner, 1967).

Although the literature shows that some cross-training effects have been recorded from running to cycling (Roberts & Alspaugh, 1972) or from cycling to running (Pechar et al. 1974), monitoring of training adaptations appears to be best performed with specific tests. Triathletes are in a particular position when considering training specificity because they evidently have to devote a portion of their training to swimming, biking and running while other athletes have generally a single mode of training. Triathletes face additional difficulties because specific physiological adaptations induced by different modes of training require that specific tests should be used in order to monitor training effects. Therefore, precise monitoring of training adaptations in triathletes should theoretically involve testing in the three modes of training.

There is a possibility, however, that a cross-training effect occurs when high volume of training is accomplished regularly in their three modes of exercise. Therefore triathletes and their coaches have been interested in establishing the optimal work intensity with accurate indicators to determine the overall density of training programs. Even though $\dot{V}O_{2max}$ is related to endurance performance, some day-to-day variations convey restriction on the use of this variable alone (Arts & Kuipers, 1994). Thus, to prescribe exercise intensities, coaches need a criterion that reflects the specific physiological responses of their athletes (Basset & Boulay, 2000).

Heart rate (HR) and $\dot{V}O_2$ have been shown to be linearly related in cycling as well as in running (Barbeau et al. 1993; Coast & Welch, 1985; Foster et al. 1978; Van Handel et al. 1988; Veicsteinas et al. 1985). Thus, HR has been frequently taken as the variable of choice to monitor work intensity in athletes using running and/or cycling in their training. Therefore, HR has been proposed for prescribing exercises for training bouts of short duration [15-30 min] (Weltman et al. 1990). Heart rate also displays less variability during prolonged exercise (90 min) than other physiological variables, such as pulmonary ventilation ($\dot{V}E$), work rate (W), blood lactate and expired dioxide ($\dot{V}CO_2$) and thus has been proposed for the same purpose in longer training activities (Boulay et al. 1997). Establishing training intensities with HR gathered during common laboratory exercise tests thus seems to be an efficient approach for monitoring exercise intensity and density of training (Boulay, 1995; Gilman, 1996).

The purpose of the present study was: (a) to determine the heart rate relationship between cycle ergometer and treadmill tests when expressed as percentage of maximal oxygen consumption; (b) to verify the use of a single test to obtain yearly training guidelines applicable to multiple modes of training in triathletes.

MATERIALS AND METHODS

Subjects

Eight triathletes (4 females and 4 males), aged 21.9 ± 2.0 years, gave their written informed consent (in compliance with Laval University's Ethics Committee regulations) to participate in this study. All subjects were active athletes and had been competing at the provincial and national levels for periods ranging from 2 to 12 years. Tests were performed in three different training phases. First in fall during the general preparatory training phase, then in winter during the specific preparatory training phase and finally in summer at the beginning of the competitive phase. Some physical characteristics are presented in Table 1.

Maximal oxygen uptake test ($\dot{V}O_{max}$)

Subjects underwent continuous, incremental tests to volitional exhaustion on a treadmill and cycle ergometer. These two maximal tests were carried out in random order with a minimal

TABLE 1. *Physical characteristics of subjects.*

	Physical characteristics			
	Age (yrs)	Body mass (kg)	Height (m)	Expertise (yrs)
Females	22.0 (2.7)	54.3 (10.2)	1.65 (0.07)	7.0 (4.9)
Males	21.7 (1.5)	67.2 (5.0)	1.75 (0.05)	3.5 (1.2)
All groups	21.9 (2.0)	60.7 (10.0)	1.70 (0.08)	5.2 (3.6)
Mean ± (SD)				

interval of two days and a maximal interval of seven days between tests. Test protocols were designed to yield approximate similar test duration. The running test was conducted on a motor-driven treadmill (Quinton Instruments, Seattle WA). After a 5 min warm-up at a speed of 3.5 km.h⁻¹, the starting speed was set at 5.5 km.h⁻¹ and 5% grade, and was increased every two min by 1.1 km.h⁻¹ until 13.2 km.h⁻¹ after which the grade was raised by 3% every two min until exhaustion. The ergocycle test was performed on an electromagnetically braked cycle ergometer (Warren E. Collins, Braintree, MA). Subjects were asked to choose a familiar and comfortable pedaling rate equal or higher than 60 rpm and to maintain it through the test. The test was initiated at an initial power output of 100 W after a 4 min warm-up period at 100 W. Increments of 25 W were made every min until 200 W was reached then afterwards at every 2 min until exhaustion.

Physiological measurements

During the tests, $\dot{V}O_2$, $\dot{V}E$ and respiratory exchange ratio (RER) were continuously recorded with an automated open circuit gas analysis system using O₂ and CO₂ analyzers (Model S-3A and Anarad AR-400, Ametek, Pittsburgh, PA), and a turbine driven digital spirometer (Model S-430, Vacumetrics/Vacumed Ltd., Ventura, CA) with a 5.3L mixing chamber. Heart rate was recorded by ECG in the CM6 position (Model M200, Burdick Corp., Milton, WI). Criteria for reaching $\dot{V}O_{2max}$ were plateauing in spite of an increase in speed or work rate and a respiratory exchange ratio value greater than 1.1. Heart rate at exhaustion was taken as maximal heart rate.

Training program

Subjects maintained their habitual training and competition regimen through the year. The year was divided in three phases corresponding to general preparatory training (phase I, 13 weeks mainly during fall season), specific preparatory training (Phase II, 13 weeks during the winter season) and pre-competition season (phase III, 14 weeks during summer). During phase I, training sessions focused on light aerobic workouts performed by swimming, running and cycling plus two weight training sessions per week. In phase II, emphasis was centered on swimming and running workout sessions whereas cycling volume and weight training sessions were maintained. In phase III, the cycling volume increased two fold while swimming and

TABLE 2. Training volume per week in running cycling and swimming.

	Training volume							
	Phase I (fall)		Phase II (winter)		Phase III (summer)		All year	
	Volume (km)	Duration (hour)	Volume (km)	Duration (hour)	Volume (km)	Duration (hour)	Volume (km)	Duration (hour)
Running	42.4 (7.2)	3.31 (0.36)	55.9 (5.6)	4.39 (0.27)	53.9 (6.9)	4.29 (0.34)	50.8 (8.8)	4.13 (0.43)
Cycling	107.3 (20.3)	3.34 (0.40)	237.7 (303.8)	7.55 (10.07)	438.5 (132.3)	14.36 (4.24)	265.5 (231.7)	8.51 (7.43)
Swimming	16.2 (5.4)	4.37 (1.33)	17.4 (9.2)	4.57 (2.38)	18.6 (4.2)	5.18 (1.13)	17.4 (6.5)	4.58 (1.51)
Mean ± (SD)								

running volumes were maintained. Overall volumes ($\text{km}\cdot\text{wk}^{-1}$ and $\text{hrs}\cdot\text{wk}^{-1}$) for each training mode are presented in Table 2.

Statistical analysis

Firstly, a two-way (3 phases x 2 tests) analysis of variance was performed to look at phase and mode of testing effects on test duration, HR_{max} , $\dot{V}\text{E}_{\text{max}}$, and $\dot{V}\text{O}_{2\text{max}}$ relative to body mass. Secondly, physiological variables during the incremental tests were interpolated for six relative intensities (from 50% to 100% of $\dot{V}\text{O}_{2\text{max}}$) to compensate for different absolute values between individuals and between tests. The cardiorespiratory data were analyzed using a three-way (3 phases x 2 tests x 6 intensities) analysis of variance with repeated measures on two factors (phases and tests). Based on a previous study of triathletes (Basset & Boulay 2000), *a priori* contrast statements were designed to test: (1) the effects of training phases and (2) the effects of mode of testing. In addition, to assess intra-individual HR differences between tests the non-parametric sign test was computed. This test was used because the differences were treated as a single sample, and the random assignment of treatments to units within each pair justifies the assumption of a random sample of observations (Dickinson Gibbons, 1997). Finally, a stepwise multiple regression analysis was used to determine the relationship between tests, phases and cardiorespiratory values. Significant *F*-ratios were followed by *post-hoc* comparison using Tukey HSD test procedure. For all statistical tests, a $P < 0.05$ was considered significant. All values are expressed as means \pm SD.

RESULTS

Table 3 presents maximal physiological responses to cycle ergometer and treadmill tests during the training year. Maximal HR values were significantly higher on treadmill than cycle ergometer ($P < 0.01$) for each testing session. HR differences between tests varied from 3 $\text{beats}\cdot\text{min}^{-1}$ during phase I to 4 $\text{beats}\cdot\text{min}^{-1}$ during phase III. Test durations were not significantly different between phases but tended to last longer in phase III.

TABLE 3. Maximal physiological responses to cycle ergometer and treadmill tests during a triathlon season.

Period	Cycle ergometer				Treadmill			
	Duration (min)	HR _{max} (beat•min)	$\dot{V}E_{max}$ (l•min)	$\dot{V}O_{2max}$ (ml•min•kg)	Duration (min)	HR _{max} (beat•min)	$\dot{V}E_{max}$ (l•min)	$\dot{V}O_{2max}$ (ml•min•kg)
Phase I	15.0 (5.2)	193* (8)	140.5 (34.0)	60.9* (6.7)	17.8 (2.1)	196 (7.3)	136.6 (24.7)	64.8 (5.8)
Phase II	15.7 (5.6)	192* (8)	144.2 (36.6)	61.9* (6.4)	18.6 (1.9)	195 (8.1)	136.5 (25.4)	66.1 (6.9)
Phase III	16.0 (5.7)	191* (8)	146.9 (25.8)	62.8* (7.2)	19.0 (1.8)	195 (8.4)	143.2 (25.4)	67.1 (5.9)

Mean \pm (SD).

*Mode effect ($P < 0.05$).

All subjects had significantly higher relative $\dot{V}O_{2\max}$ on treadmill than cycle ergometer ($P < 0.01$). Relative $\dot{V}O_{2\max}$ values were 9% higher on treadmill than cycle ergometer for each testing session.

Figure 1 shows mean HR plotted against fixed percentages of $\dot{V}O_{2\max}$ (50-100%). Significant differences ($P < 0.05$) were found between tests on mean submaximal HR. A *priori* contrast analysis indicated that differences were restricted to HRs observed from 70% of $\dot{V}O_{2\max}$ in phase I only. No differences were found between phases on each mode of testing.

The nonparametric sign test on HR did not show differences between cycle ergometer and treadmill at any percentage of $\dot{V}O_{2\max}$ through the season.

The statistical relationships between cycle ergometer HR and treadmill HR at various percentages of $\dot{V}O_{2\max}$ in all athletes through the season are presented in Figure 2. Cycle ergometer HRs were highly correlated to treadmill HRs when calculated at fixed percentages of $\dot{V}O_{2\max}$ ($P < 0.01$). The correlation coefficients were similar for the three phases and reached $r = 0.97$ in phase I; $r = 0.95$ in phase II and $r = 0.99$ in phase III.

DISCUSSION

Mean training volume (Table 2) for cycling and running were similar to those reported in previous studies (Hue et al. 1998; Kohrt et al. 1987; Kohrt et al. 1989; Schneider et al. 1990). Mean weekly volume of cycle training increased the most during the training year (+ 76% from phase I to phase III) whereas mean weekly volume of running increased the least throughout the year (+ 24%). Mean swimming volume was slightly higher in this study than those reported by others (Hue et al. 1998; Kohrt et al. 1987; Kohrt et al. 1989; Schneider et al. 1990), reaching $18.6 \text{ km} \cdot \text{wk}^{-1}$ during phase III and was the most stable training variable through the season with a small 13% increase from phase I to phase III. When expressed as duration, the difference between modes of training was the lowest during phase I. Mean weekly duration of training between cycle and run was almost the same. While, weekly

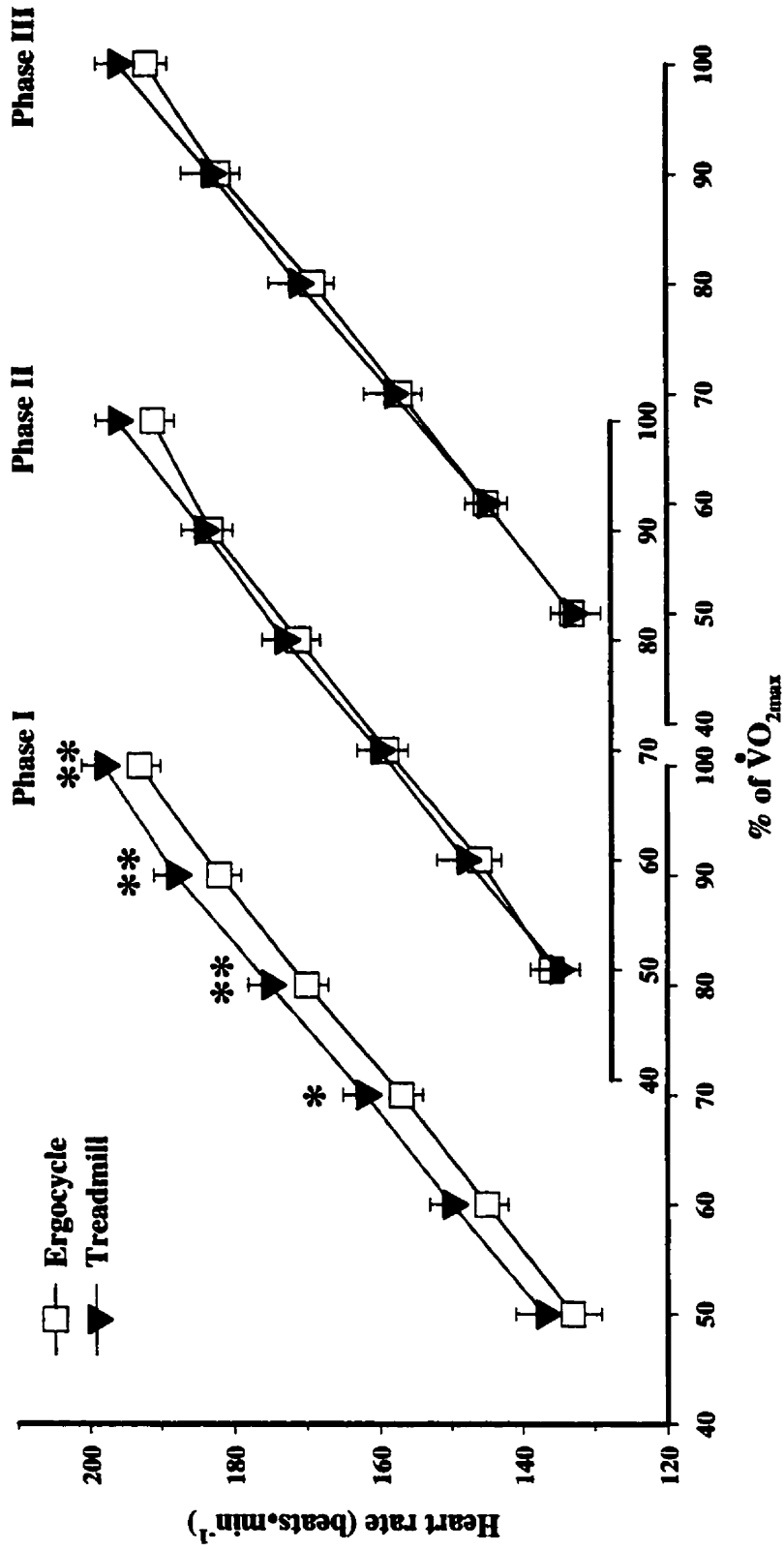


Figure 1: Mean heart rate plotted against fixed percentages of $\dot{V}O_{2max}$ for the cycle ergometer (open square) and the treadmill (closed triangle) tests performed in fall (left), winter (middle), and summer (right).

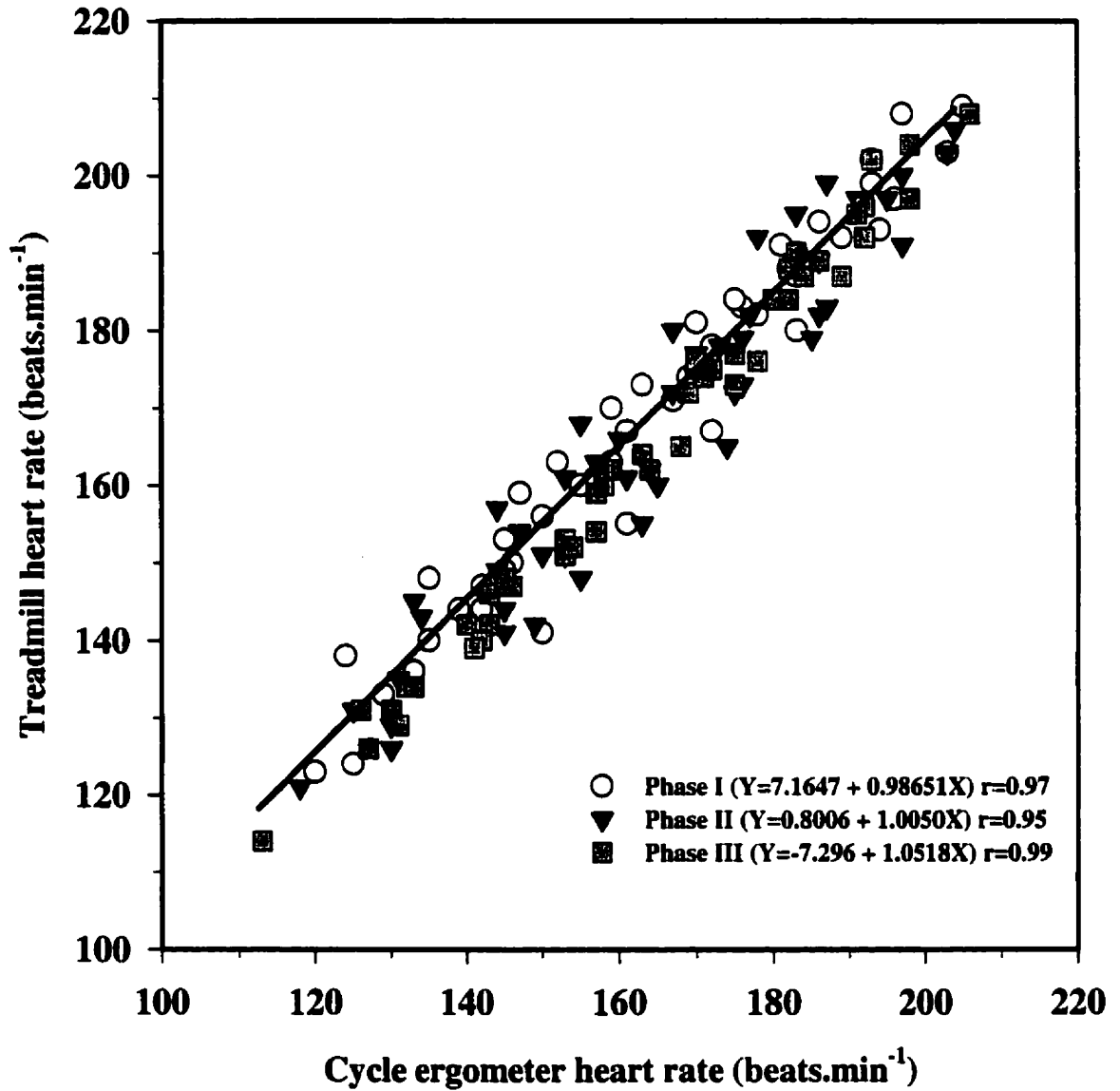


Figure 2: Regression coefficient between cycle ergometer and treadmill heart rate throughout the year (fall circles, winter triangles, summer squares).

volume of running training progressed smoothly through the season to reach a maximum during phase II, swimming and cycling training volumes demonstrated larger variations due to training camps during phase II.

The tests used in the present study were designed to generate comparable $\dot{V}O_2$ at each stage and to give comparable $\dot{V}O_2$ increments between stages. Moreover, to ensure that test results would be comparable, results were reported against fixed percentages of $\dot{V}O_{2max}$. The expression of work intensity in a relative form has definitive merits because allows groups with very different characteristics to be directly compared. For example Turley and Wilmore (1997) used that procedure to compare the physiological stress induced by exercise tests in adults and children. Therefore this procedure ensured that the results of both cycling and running were not only comparable but also applicable to field situations in mimicking what athletes do in the field because habitually they do not adhere to the same standardized work protocols in different exercise modes (Basset & Boulay, 2000).

At maximal work rate, significant differences were observed in HR_{max} between tests with higher values on the treadmill. These results are in agreement with some previous reports (Basset & Boulay, 2000; Martinez et al. 1993; McArdle & Magel, 1970; Medelli et al. 1993; Schneider et al. 1991; Zhou et al. 1997) but different from others which reported no significant differences (Hermansen & Saltin, 1969; Kohrt et al. 1987; Moreira-Da-Costa et al. 1989; Schneider et al. 1990). Fernhall and Kohrt (1990) showed that responses in local muscles produced an effect on central circulation by having smaller muscle mass involvement and leg blood flow during cycle ergometry compared with treadmill running. Moreover, Verstappen et al. (1982) postulated that a submaximal stimulus of neurogenic origin, due to the smaller muscle mass used during cycle ergometer produced lower HR_{max} . The maximal HR differences between tests reached about 4 $beats \cdot min^{-1}$ and were in the range of the variations habitually observed during training sessions.

Over the training year, the subjects running $\dot{V}O_{2max}$ values were significantly higher than their cycling $\dot{V}O_{2max}$. Running and cycling $\dot{V}O_{2max}$ increased by 9%. Cycling $\dot{V}O_{2max}$ represented 91% of running $\dot{V}O_{2max}$ for each testing session. These proportions are similar to those seen in

runners or untrained subjects (~90%) but lower than those observed in highly trained cyclists (~100%) (McArdle & Magel, 1970; Pechar et al. 1974). Kohrt et al. (1989) found similar pattern in a longitudinal study of trained triathletes and suggested that greater differences between running and cycling $\dot{V}O_{2max}$ of well-trained triathletes arose from muscle mass adaptations of the leg extensors. Thus, triathletes must find the best combination of these two somewhat opposing modes of training to optimize performance in both events. It is interesting to note that running and cycling $\dot{V}O_{2max}$ did not change over the season probably because of insufficient increases in training volume and/or intensity to induce cardiorespiratory adaptations or because subjects had reached their potential in this component. Similar results over yearly phases of training have been reported by others (Barbeau et al. 1993; Bunc & Heller, 1989; Perez, 1981). It has been suggested that the maintenance training program performed by athletes during the regenerative phase is sufficient to maintain their $\dot{V}O_{2max}$ in spite of a fairly reduced volume (Barbeau et al. 1993). This tends to indicate that, in well-trained subjects, maximal trainability appears to be maintained with a relatively small volume of training provided that training intensity is adequate (Hickson et al. 1985).

A priori contrast statements revealed that when expressed against percentages of $\dot{V}O_{2max}$, HRs during phase I were significantly different between tests from 70% of $\dot{V}O_{2max}$ up to maximal oxygen uptake while no difference was observed in phase II and phase III. These results confirm that the training period play a major role in cardiorespiratory fitness. Thus, when athletes are tested in their competitive phase no HR differences are observed between cycle ergometer and treadmill tests when work intensities are expressed in percentage of $\dot{V}O_{2max}$ (Martinez et al. 1993; McArdle & Magel 1970). On the other hand, Hermansen and Saltin (1969) reported a different pattern as their subjects achieved higher HRs on cycle ergometer than treadmill at the same metabolic rates. They assumed that a position effect was present with a reduced venous return and a lower stroke volume in the sitting position. However, the trend for higher HRs on cycle ergometer was reduced with training as trained subjects demonstrated smaller differences (4 beats \cdot min⁻¹) than untrained subjects (11 beats \cdot min⁻¹). Moreover, O'Toole (1989) reported that the decreased HRs at submaximal work rate following training resulted at least in part from diminution of circulating catecholamines at any given work rate. These changes led to higher performance at a given submaximal work

load with reduced myocardial work. In the present study, the decrease HRs at submaximal work load appeared in the running test only. This probably reflects the fact that the training program showed a greater emphasis on running than cycling in the first two phases of the training year and that cycling volume was then not optimal.

In many experimental studies particularly in exercise sciences, it is almost impossible to obtain a random sample in the true sense of the definition. Most studies deal with a systematic sample, not a probability sample. In addition, random factors are frequently introduced into experiments that justify parametric statistical inferences (Dickinson Gibbons, 1997). In fact, those statistical procedures are too sensitive facing biological variations and produce statistical significant differences which in practice are often of little importance. To eliminate the probability of a type II error, the proper statistical procedure to use is the sign test (Dickinson Gibbons, 1997). With this test, no statistical difference was observed on the paired comparisons between cycle ergometer and treadmill tests throughout the season. This means that HR adaptation during the training year followed similar patterns in both modes of testing. This conclusion ensured athletes and coaches that the use of HR at relative percentage of $\dot{V}O_{2max}$ to monitor training sessions is valid whether treadmill or cycle ergometer tests. This confirmed the results of a previous study (Basset & Boulay, 2000) which demonstrated that the HR generated on cycle ergometer or treadmill could be used interchangeably to monitor intensities with either mode of exercise in samples of runners, cyclists and triathletes.

In conclusion, the results of the present study indicated that athletes and coaches could use a single mode of testing to obtain their training guidelines in running and cycling. The relationship between HR and oxygen consumption expressed as a percentage of $\dot{V}O_{2max}$, gathered throughout the season during cycle ergometer and treadmill tests, are interchangeable and could be used to monitor the intensity of training sessions either in running or in cycling activities. However, it remains to be determined if the same conclusion could be stated with swimming training.

REFERENCES

Arts FJP, Kuipers H (1994) The relation between power output, oxygen uptake and heart rate in male athletes. *Int J Sports Med* 15: 228-231

Astrand PO, Saltin B (1961) Maximal oxygen uptake and heart rate in various types of muscular activity. *J Appl Physiol* 16: 977-981

Barbeau P, Serresse O, Boulay MR (1993) Using maximal and submaximal aerobic variables to monitor elite cyclists during a season. *Med Sci Sports Exerc* 25: 1062-1069

Basset FA, Boulay MR (2000) Specificity of treadmill and cycle ergometer tests in triathletes, runners and cyclists. *Eur J Appl Physiol* 81: 214-221

Bouchard C, Godbout P, Mondor JC, Leblanc C (1979) Specificity of maximal aerobic power. *Eur J Appl Physiol* 40: 85-93

Boulay MR (1995) Physiological monitoring of elite cyclists. *Sports Med* 20: 1-11

Boulay MR, Simoneau JA, Lortie G, Bouchard C (1997) Monitoring high-intensity endurance exercise with heart rate and thresholds. *Med Sci Sports Exerc* 29: 125-132

Bunc V, Heller J (1989) Energy cost of running in similarly trained men and women. *Eur J Appl Physiol* 59: 178-183

Coast JR, Welch HG (1985) Linear increase in optimal pedal rate increased power output in cycle ergometry. *Eur J Appl Physiol* 53: 339-342

Dickinson Gibbons J (1997) Nonparametric methods for quantitative analysis. American Sciences Press, Columbus

Fernhall B, Kohrt W (1990) The effect of training specificity on maximal and submaximal physiological responses to treadmill and cycle ergometry. *J Sports Med phys Fitness* 30: 268-275

Foster C, Costill DL, Daniels JT, Fink WJ (1978) Skeletal muscle enzyme activity, fiber composition and $\dot{V}O_{2max}$ in relation to distance running performance. *Med Sports Sci* 11: 338-344

Gilman MB (1996) The use of heart rate to monitor the intensity of endurance training. *Sports Med* 21: 73-79

Hermansen L, Saltin B (1969) Oxygen uptake during maximal treadmill and bicycle exercise. *J Appl Physiol* 26: 31-37

Hickson RC, Foster C, Pollock ML, Galassi TM, Rich S (1985) Reduced training intensities and loss of aerobic power, endurance, and cardiac growth. *J Appl Physiol* 58: 492-499

Holmer I (1972) Oxygen uptake during swimming in man. *J Appl Physiol* 33: 502-509

Hue O, Le Gallais D, Chollet D, Boussana A, Prefaut C (1998) The influence of prior cycling on biomechanical and cardiorespiratory response profiles during running in triathletes. *Eur J Appl Physiol* 77: 98-105

Kohrt WM, Morgan DW, Bates B, Skinner J (1987) Physiological responses of triathletes to maximal swimming, cycling, and running. *Med Sci Sports Exerc* 19: 51-55

Kohrt WM, O'Connor JS, Skinner JS (1989) Longitudinal assessment of responses by triathletes to swimming, cycling, and running. *Med Sci Sports Exerc* 21: 569-575

Magel JR, Faulkner JA (1967) Maximum oxygen uptakes of college swimmers. *J Appl Physiol* 22: 929-933

Martinez ML, Modrego A, Ibanez Santos J, Grijalba A, Santesteban MD, Gorostiaga EM (1993) Physiological comparison of roller skating, treadmill running and ergometer cycling. *Int J Sports Med* 14: 72-77

McArdle WD, Katch FI, Pechar GS (1973) Comparison of continuous and discontinuous treadmill and bicycle tests for max $\dot{V}O_2$. *Med Sci Sports* 5: 156-160

McArdle WD, Magel JR (1970) Physical work capacity and maximum oxygen uptake in treadmill and bicycle exercise. *Med Sci Sports Exerc* 2: 118-123

Medelli J, Maingourd Y, Bouferrache B, Bach V, Freville M, Libert JP (1993) Maximal oxygen uptake and aerobic-anaerobic transition on treadmill and bicycle in triathletes. *Jpn J Physiol* 43: 347-360

Moreira-Da-Costa M, Russo AK, Picarro IC, Barros Neto TL, Silva AC, Tarasantchi J (1989) Oxygen consumption and ventilation during constant-load exercise in runners and cyclists. *J Sports Med phys Fitness* 29: 36-44

O'Toole M. (1989) Gender differences in the cardiovascular response to exercise. In: Albert N. Brest (ed) *Heart Disease in Women*. Davis Company, Philadelphia, pp 17-33

Pechar GS, McArdle WD, Katch FI, Magel JR, De Luca J (1974) Specificity of cardiorespiratory adaptation to bicycle and treadmill training run. *J Appl Physiol* 36: 753-756

Perez HR (1981) The effects of competitive road-racing on the body composition, pulmonary function, and cardiovascular system of sport cyclists. *J Sports Med Phys Fitness* 21: 165-172

Ricci J, Léger LA (1983) $\dot{V}O_{2max}$ of cyclists from treadmill, bicycle ergometer and velodrome tests. *Eur J Appl Physiol* 50: 283-289

Roberts JA, Alspaugh JW (1972) Specificity of training effects resulting from programs of treadmill running and bicycle ergometer riding. *Med Sci Sports* 4: 6-10

Schneider DA, Lacroix KA, Atkinson GR, Troped PJ, Pollack J (1990) Ventilatory threshold and maximal oxygen uptake during cycling and running in triathletes. *Med Sci Sports Exerc* 22: 257-264

Schneider DA, Pollack P (1991) Ventilatory threshold and maximal oxygen uptake during cycling and running in female triathletes. *Int J Sports Med* 12: 379-383

Turley KR, Wilmore JH (1997) Cardiovascular responses to treadmill and cycle ergometer exercise in children and adults. *J Appl Physiol* 83: 948-957

Van Handel PJ, Baldwin C, Puhl J, Katz A, Dantine S, Bradley PW (1988) Measurement and interpretation of physiological parameters associated with cycling performance. In: Burke ER, Newsom M. *Measurement and Interpretation of Physiological Parameters Associated with Cycling Performance*, Human Kinetics, Champaign, IL, pp. 47-72.

Veicsteinas A, Feroldi P, Dotti A (1985) Ventilatory response during incremental exercise tests in weight lifters and endurance cyclists. *European J Appl Physiol* 53: 322-329

Verstappen FT, Huppertz RM, Snoeckx LH (1982) Effect of training specificity on maximal treadmill and bicycle ergometer exercise. *Int J Sports Med* 3: 43-46

Weltman A, Snead D, Seip R, Schurrer R, Weltman J, Ruttand R, Rogol A (1990) Percentages of maximal heart rate, heart rate reserve and $\dot{V}O_{2max}$ for determining endurance training intensity in male runners. *Int J Sports Med* 11: 218-222

Zhou S, Robson SJ, Davie AJ (1997) Correlations between short-course triathlon performance and physiological variables determined in laboratory cycle and treadmill tests. *J Sports Med phys Fitness* 37: 122-130

CHAPITRE V**CONTROL OF VENTILATION DURING INCREMENTAL EXERCISE :
DIFFERENT MODULATION DURING TREADMILL AND ERGOCYCLE TESTS**

Fabien A. Basset

and

Marcel R. Boulay

Kinesiology Division
Department of social and preventive medicine
Faculty of Medicine
Laval University, Ste-Foy (Quebec)
Canada G1K 7P4



Marcel R. Boulay, Ph.D., MBA
Kinesiology Division, PEPS 2148
Department of social and preventive medicine
Faculty of Medicine
Laval University, Ste-Foy (Quebec)
Canada G1K 7P4
Telephone: (418) 656-2939
Fax: (418) 656-3044

E-mail : marcel.boulay@kin.msp.ulaval.ca

RÉSUMÉ

Cette étude avait pour objectif de comparer le patron d'adaptation des variables ventilatoires lors de tests d'effort progressif sur cycle ergomètre et tapis roulant. Huit coureurs ont participé à l'étude. Au moment des tests, les sujets suivaient en moyenne un entraînement structuré depuis 11.5 ans et participaient à un circuit compétitif reconnu. Ils ont été soumis à des tests progressifs à l'effort sur cycle ergomètre et sur tapis roulant. Lors des tests, les variables cardiorespiratoires [e.g., fréquence cardiaque ($\dot{F}c$), dioxyde de carbone expiré ($\dot{V}CO_2$), volume d'air expiré/minute ($\dot{V}E$), fréquence respiratoire (\dot{f})] ont été calculées relativement à des pourcentages de la consommation maximale d'oxygène ($\dot{V}O_{2max}$; 50 à 100%). La fréquence de mouvement (FM) et la puissance mécanique (W) ont été calculées pour chacun des deux tests. Quoique tous les sujets aient obtenu une $\dot{V}O_{2max}$ significativement plus élevée sur tapis ($p < 0.05$) comparée à celle obtenue au cycle ergomètre, les autres variables cardiorespiratoires (HR, $\dot{V}E$, $\dot{V}CO_2$, \dot{f}) et mécaniques (W and FM) n'étaient pas significativement différentes entre tests à la $\dot{V}O_{2max}$. L'ANOVA révèle des différences significatives de $\dot{V}O_2$ entre les deux tests à tous les niveaux sous-maximaux ($p < 0.05$), excepté à 50%. Aucune différence significative entre tests n'a été trouvée pour $\dot{V}CO_2$, HR et W à chaque pourcentage de la $\dot{V}O_{2max}$. Aux valeurs sous-maximales de la $\dot{V}O_{2max}$, le volume courant (VC) était significativement plus élevé sur le cycle ergomètre comparé au tapis roulant ($p < 0.01$), la \dot{f} significativement plus haute sur tapis roulant que sur cycle ergomètre ($p < 0.01$) et la FM significativement plus élevée sur cycle ergomètre que sur tapis roulant. Les différences de patrons ventilatoires observées entre tests suggèrent que les centres de contrôle de la respiration seraient: (1) plus sensibles à l'apparition des résidus métaboliques au niveau musculaire lors du test sur cycle ergomètre; (2) plus réceptifs aux afférences réflexes d'origine musculaire produites par les forces agissant sur les membres du train inférieur lors du test sur tapis roulant. L'intégration de ces afférences réflexes par les centres de contrôle de la respiration s'exprimerait, sur le tapis, par la modulation équilibrée de \dot{f} et VC pour la génération d'une ventilation adéquate.

ABSTRACT

The objective of this study was to compare the pattern of adaptation in ventilatory variables such as ventilation, tidal volume and breathing frequency during incremental-load tests to exhaustion performed during treadmill running and ergometer cycling. Eight male runners with 11.5 years of serious training and still participated in racing. Cardiorespiratory variables [heart rate (HR), minute ventilation (\dot{V}_E), breathing frequency (\dot{f}), carbon dioxide output (\dot{V}_{CO_2})] were calculated relative to fixed percentages of maximal oxygen uptake ($\dot{V}_{O_{2max}}$; from 50 to 100%). Movement frequency (MF) and mechanical power output (W) were determined on both the running and cycling tests. Although all subjects showed a higher absolute $\dot{V}_{O_{2max}}$ during running (+6%) compared to cycling ($p < 0.05$), other cardiorespiratory and mechanical variables (HR, \dot{V}_E , \dot{V}_{CO_2} , \dot{f} , W and MF) were not significantly different between tests at $\dot{V}_{O_{2max}}$. ANOVA revealed significant differences between both tests ($F_{1,7} = 7.01$; $p < 0.05$) for \dot{V}_{O_2} . *Post-Hoc* analysis showed that those differences appeared at each percentage, except at 50%. No differences between tests were found for \dot{V}_{CO_2} , HR and workload at any percentage of $\dot{V}_{O_{2max}}$. A two-way analysis of variance (2 groups x 6 intensities) revealed significant differences between tests for tidal volume (VT) ($p < 0.01$) at each percentage of $\dot{V}_{O_{2max}}$ with higher values during cycling. Breathing frequency was significantly higher ($p < 0.01$) on the treadmill than on the cycle ergometer test, except at $\dot{V}_{O_{2max}}$. Statistical analysis also revealed that MF were significantly higher on cycle ergometer than on treadmill ($p < 0.01$) at each percentage, except at $\dot{V}_{O_{2max}}$. The evolution pattern of ventilatory variables observed during the ergocycle test suggests that the respiratory control centers might then be more responsive to local metabolite changes occurring in the working muscles than they are during running and stimulate more efficiently the mechanisms responsible for VT adjustment than \dot{f} . During running on the other hand, the respiratory control centers might be more susceptible to the reflex muscle afferences produced by the forces acting on the lower limbs. The integration of the reflex muscle afferences by the respiratory control centers might elicit a more balanced influence on both \dot{f} and VT to obtain an adequate ventilation.

Key Words: Breathing frequency, testing, Ventilatory adaptation, Runners

INTRODUCTION

Breathing is a vital function under automatic as well as voluntary control. Because it is generated automatically, breathing rhythm has intrigued many and consequently hundreds of publications have been written to elucidate the structures and pathways involved in its generation. Therefore, central and peripheral mechanisms responsible for breathing rhythm generation have been identified and extensively studied.

Among the findings, it has been shown that central nervous system neurons situated in the nucleus of the solitary tract of the *medulla oblongata* have a firing pattern synchronous with phrenic nerves activity while others located in the vicinity of the *nucleus ambiguus* appears to be involved in expiration because their discharge happens between phrenic nerves activity (Duffin et al. 1995). Moreover these inspiratory and expiratory neurons are under the influence of other neurons located in the rostral ventrolateral *medulla oblongata* in a structure named the pre-Bötzinger complex that appears to be a rhythm generator (Smith et al. 1991). Numerous authors have also established that in response to various demands, the normal output of these neuronal groups is modulated by inputs from central (*e.g.* rostral brain areas) or peripheral (*e.g.* peripheral receptors) origins.

Exercise is a situation that requires rapid changes in breathing to adjust pulmonary ventilation to metabolic demands. In constant-load exercise for example, changes in ventilation are immediate and occur before metabolites formed in the exercising muscles even reach the circulation. For that reason, the immediate increase seen at the beginning of constant-load exercise is thought to be of neural origin (Helbling et al. 1997). After this initial increase, ventilation is adjusted to metabolic demands by a gradual increase up to a steady-state where pulmonary gas exchange matches metabolic rate. On the other hand, during incremental-load exercise ventilation increases in proportion to metabolic demand up to a point where ventilation and oxygen uptake are no longer proportional and depart from one another (Mateika & Duffin 1995).

The importance of the various control mechanisms involved in the regulation of breathing at rest have been studied during exercise. In an extensive review Mateika & Duffin (1995)

concluded that neither central nor peripheral chemoreceptors contribute to increased breathing during exercise but supported the idea that a central command generated in rostral areas of the brain and feedbacks relayed by receptors localised in exercising muscles have a role in promoting ventilation increase during physical work.

The evidence supporting the effect of central command upon ventilation is based on works performed both in humans and animals. For example, stimulation of the cat's paraventricular region of the hypothalamus results in parallel activation of locomotion and ventilation (Eldridge et al. 1981) whereas in humans it has been demonstrated that ventilation increases during mental simulation of exercise and that this increase is proportional to the amount of simulated exercise (Decety et al. 1993). A recent approach using positron emission tomography during and after exercise provided direct evidence that the increase in ventilation seen during exercise involves cortical and subcortical areas known to be associated with motor control of respiratory muscles (Fink et al. 1995).

Additional support for the involvement of central command in eliciting increases of ventilation during exercise may be gathered from studies monitoring muscle electrical activity (EMG) during both dynamic and isometric exercises. EMG monitoring of *m. vastus lateralis* during a dynamic exercise led Mateika & Duffin (1994) to the hypothesis that in such exercise an increase in ventilation might be mediated by an increase in neural activity originating from rostral brain regions. On the other hand, Vogiatzis et al. (Vogiatzis et al. 1996) concluded that the progressive increase in EMG activity during isometric exercise (in a simulated sailing test) was linked to the progressive hyperventilation measured.

In addition to publications reporting a relation between EMG activity and ventilation (Mateika & Duffin 1994; Nagata et al. 1981; Viitasalo et al. 1985; Vogiatzis et al. 1996), there are also numerous reports establishing that muscle receptors influence the ventilatory response during exercise. McCloskey & Mitchell (1972) demonstrated in decorticated anesthetized cats that ventral root stimulation of hindlimb muscles nerves induced ventilation increase that were abolished by application of a local anaesthetic. More recently Legramante et al. (2000) demonstrated that repetitive-twitch contractions of the *m. triceps surae* of anesthetized rabbits

significantly increased pulmonary ventilation and breathing frequency. Numerous reports have also demonstrated that in humans, increases in ventilation during exercise are induced by increments in movement speed. For instance, Barbeau et al. (1993) demonstrated with elite cyclists that, at fixed submaximal work loads, an increase in pedal speed elicited an increase in ventilation as well as increases in heart rate and oxygen uptake confirming previous results by Takano (Takano 1988). This effect of movement speed has also been demonstrated with treadmill exercise such that ventilation was proportional to limb movement as the treadmill speed was increased (Kelsey & Duffin 1992).

Different modes of exercise are routinely used in exercise tests, the more common being certainly treadmill running and ergometer cycling. These modes of exercise have very different motor patterns such that ergometer cycling involves a dominating use of the legs, at least in the initial stages of a test when upper body involvement is minimal, whereas treadmill running is a more generalized activity performed with a larger muscle mass. This is the reason put forward to explain that treadmill tests yield generally higher $\dot{V}O_{2\max}$ values than cycle ergometer tests. Exhaustion in these modes of testing is also perceived differently by subjects. After a cycle ergometer test, subjects that are not cyclists will often mention that they were unable to continue because of a localized fatigue in the knee extensor muscles whereas after a treadmill test subjects very often mention that they could not continue because they were out of breath.

Because both the central command to and the feedback from the exercising muscles should exhibit some differences in these two modes of exercise, there could be some differences between these tests in the way ventilation is matched to metabolic demands. Therefore the purpose of this study was to compare the pattern of adaptation in ventilatory variables such as ventilation, tidal volume and breathing frequency during incremental-load tests to exhaustion performed with treadmill running and ergometer cycling.

MATERIALS AND METHODS

Subjects

Eight male runners, aged 29.4 ± 7.3 years, gave their written informed consent (in compliance with Laval University's Ethics Committee regulations) to participate in this study. All subjects were active athletes and had been competing at the provincial and national levels for periods ranging from 2 to 25 years. Tests were performed during the general preparatory training phase. Some physical characteristics are presented in Table 1.

Maximal oxygen uptake test ($\dot{V}O_{2\max}$)

Subjects underwent continuous, incremental tests to volitional exhaustion on treadmill and cycle ergometer. These two maximal tests were carried out in random order with a minimal interval of two days and a maximal interval of seven days. Test protocols were designed to yield approximate similar test duration. The running test was conducted on a motor-driven treadmill at a constant 3% slope (Model Q45S90, Quinton Instruments, Seattle WA). After a 5 min warm-up at a speed of $7 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$, the initial speed was set at $12 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ and was increased by $1 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ every two min until exhaustion. The treadmill load (W_T) was computed according to the equation proposed by Meerghaeghe & De Coster (1986) (Appendix A). The ergocycle test was performed on an electromagnetically braked cycle ergometer (Model 400, Warren E. Collins, Braintree, MA). Subjects were asked to choose a familiar and comfortable pedaling rate equal or higher than 60 rpm and to maintain it through the test. After a 4 min warm-up period at 100 W workload, the test was initiated at an initial power output of 200 W and increments of 20 W were made at every 2 min until exhaustion.

Physiological measurements

During the tests, oxygen uptake ($\dot{V}O_2$), expiratory volume ($\dot{V}E$) and respiratory exchange ratio (RER) were continuously recorded with an automated open circuit gas analysis system using O_2 and CO_2 analyzers (Model S-3A and Anarad AR-400, Ametek, Pittsburgh, PA), and a turbine driven digital spirometer (Model S-430, Vacumetrics/Vacumed Ltd., Ventura, CA) with a 5.3L mixing chamber. To obtain breathing frequency (f), a vacuum sensor (Model Kldp, Ashcroft, Milford, CT) was instrumented on the breathing valve to continuously record

TABLE 1. *Athletic profile of subjects.*

Athletic profile							
Age (yrs)	Bodymass (kg)	Height (m)	Expertise (yrs)	Mean weekly volume of training (km)	Maximum weekly volume of training (km)	Weekly number of training ($>75\% \dot{V}O_{2 \max}$)	10 km Personal Best (min)
29.4 (7.3)	63.2 (5.4)	1.73 (6)	11.4 (7.5)	85.6 (10)	132.5 (25.6)	2.87 (0.35)	31.53 (1.11)
Mean \pm (SD)							

(50 Hz) the depression generated by inspiration. Heart rate was recorded by ECG in the CM5 position (Model M200, Burdick Corp., Milton, WI). Criteria for reaching $\dot{V}O_{2max}$ were plateauing or decreasing value in spite of an increase in speed or work rate and a respiratory exchange ratio value greater than 1.1. Heart rate (HR) at exhaustion was taken as maximal heart rate. Tidal volume (VT) was determined by dividing minute expiratory volume ($\dot{V}E$) by breathing frequency (\dot{f}).

Vital capacity (VT) was determined by using a Morgan 12 L spirowflow with a two-speed recorder (Model 133, Roxon Medi-Tech, Montreal, Canada) and helium analysis (Model 007, Roxon Medi-Tech, Montreal, Canada). Pulmonary function tests were performed one hour before maximal tests.

Ventilatory threshold (T_{vent}) was determined as the second breaking point using two different parameters: (a) the nonlinear increase in ventilation ($\dot{V}E$) relative to oxygen consumption ($\dot{V}O_2$) and (b) the nonlinear increase in the O_2 ventilatory equivalent ($\dot{V}E / \dot{V}O_2$) relative to $\dot{V}O_2$. The second abrupt change in linearity of $\dot{V}E$ on $\dot{V}O_2$ or $\dot{V}E / \dot{V}O_2$ on $\dot{V}O_2$ was computed as T_{vent} (Prud'Homme et al. 1984).

To evaluate gross mechanical efficiency (ME_G), the movement frequency (MF) (*i.e.* cycle or stride rate) was registered by a computer using the BioBench Software System 1.0 (National Instrument, Austin, TX) (sampling rate: 50 Hz, 12-bit A/D). The magnet was set on the right side of the crank gear to record cycle rate (RPM) while a strain gauge was placed on the right foot of the subject to record step impacts. Stride rate was calculated as the number of contacts divided by two. ME_G was calculated according to the equation described by Barbeau et al. (Barbeau et al. 1993) (Appendix B).

Statistical analysis

Firstly, a one-way analysis of variance was performed to look at mode of testing effects at $\dot{V}O_{2max}$ on ventilatory variables (VT, \dot{f} , $\dot{V}E$), gas exchange variables ($\dot{V}O_2$, $\dot{V}CO_2$) and HR, power output, ME_G and MF. Secondly, to compensate for differences in absolute performance levels between individuals and tests, physiological variables during the incremental tests were

interpolated at five relative intensities (from 50% to 90% of $\dot{V}O_{2max}$). The cardiorespiratory data were analyzed using a two-way (2 tests x 6 intensities) analysis of variance with repeated measures. Significant *F*-ratios were followed by post-hoc comparison using Tukey HSD test procedure. Homogeneity of variance was tested with the Levene procedures. For all statistical tests, a $P < 0.05$ was considered significant. All values are expressed as means \pm SD.

RESULTS

Table 1 presents anthropometric measures and athletic profile of the subjects. They had an average of 11 years of training expertise and showed a mean weekly volume of training reaching about 86 km. They represented a good cluster of competitive athletes with an average 10 km personal best of 31 min 53 s.

Maximal power output values obtained at exhaustion for both exercise tests are presented in Table 2. All subjects exhibited a significantly ($F_{1,7} = 7.01$; $p < 0.05$) higher absolute $\dot{V}O_{2max}$ on the treadmill (+6%) than on the cycle ergometer. Even if subjects differed substantially in absolute $\dot{V}O_{2max}$, with results ranging from 3.18 to 5.05 l.min⁻¹ for cycle ergometer, and from 3.73 to 5.39 l.min⁻¹ for treadmill, they displayed smaller variations in relative $\dot{V}O_{2max}$. Relative $\dot{V}O_{2max}$ (mlO₂.min⁻¹.kg^{-0.75}) also showed significant differences ($F_{1,7} = 6.11$; $p < 0.05$) between tests ranging from 173.9 to 208.0 for ergocycle and 183.2 to 225.4 for treadmill. Coefficient of variation (CV) were higher in absolute $\dot{V}O_{2max}$, with values of 10.2% and 12.6% for cycle ergometer and treadmill, respectively, whereas relative $\dot{V}O_{2max}$ CV reached 5.8% and 7.4% for cycle ergometer and treadmill, respectively.

Maximal heart rate, $\dot{V}e$, $\dot{V}CO_2$, \dot{f} , W_T , W_E and MF values were not significantly different between both tests. Test duration were also not significantly different between tests. Maximal tidal volume was significantly different ($F_{1,7} = 15.00$; $p < 0.01$) between tests, reaching higher mean values on the cycle ergometer than on the treadmill even if the highest individual value was reached on treadmill. Cycle ergometer values ranged from 2.39 to 3.65 l.min⁻¹ and treadmill values ranged from 2.25 to 3.69 l.min⁻¹. Ventilatory threshold values were

TABLE 2. Maximal physiological responses to cycle ergometer and treadmill.

Mode of testing	Duration (min)	HR _{max} (beat·min ⁻¹)	$\dot{V}E_{max}$ (l·min ⁻¹)	$\dot{V}O_{2\ max}$ (l·min ⁻¹)	$\dot{V}CO_{2\ max}$ (l·min ⁻¹)	$\dot{V}O_{2\ max}$ (ml·min ⁻¹ ·kg ^{-0.75})	f (beat·min ⁻¹)	VT (l·min ⁻¹)	Tvent (%)	Watt (J·sec ⁻¹)	MGE (%)	MF (cycle·min ⁻¹)
Cycle ergometer	15.5 (1.2)	187 (9)	165.3 (16.7)	4.34* (0.44)	4.61 (0.47)	193.98* (11.26)	57.5 (8.1)	2.92* (0.48)	77.5* (7.0)	332 (40)	21.7* (1.4)	92.8 (5.1)
Treadmill	15.5 (1.3)	188 (11)	153.2 (19.7)	4.62 (0.58)	4.99 (0.51)	205.37 (15.19)	56.2 (7.5)	2.76 (0.48)	89.4 (2.8)	323 (37)	19.8 (1.2)	92.5 (3.6)

Mean ± (SD).

*Mode effect ($P < 0.05$).

significantly different ($F_{1,7} = 19.80$; $p < 0.01$) with lower cycle ergometer (77.5%) than treadmill values (89.4%). Gross mechanical efficiency showed a significant difference between tests ($F_{1,7} = 16.66$; $p < 0.01$), being higher on cycle ergometer (21.7%) than on treadmill (19.8%) (Results not shown).

Figure 1 depicts \dot{V}_{O_2} , \dot{V}_{CO_2} , HR and workload while figure 2 shows \dot{V}_E , VT, \dot{f} and MF respectively, plotted against fixed percentages of $\dot{V}_{O_{2max}}$. ANOVA revealed significant differences between both tests ($F_{1,7} = 7.01$; $p < 0.05$) on \dot{V}_{O_2} . *Post-Hoc* analysis showed that those differences appeared at each percentage, except at 50%. No differences between tests were found for \dot{V}_{CO_2} , HR and workload at any percentage of $\dot{V}_{O_{2max}}$. ANOVA also revealed significant differences between tests ($F_{1,7} = 20.11$; $p < 0.01$) for VT with higher values on the cycle ergometer at each percentage of $\dot{V}_{O_{2max}}$. Breathing frequencies showed a significant difference between tests at each percentage except at $\dot{V}_{O_{2max}}$ ($F_{1,7} = 15.00$; $p < 0.01$), \dot{f} was higher during the treadmill than during the cycle ergometer test. Statistical analysis also revealed that MF were significantly higher on the cycle ergometer than on the treadmill ($F_{1,7} = 16.66$; $p < 0.01$) with *post-hoc* analysis showing that those differences appeared at each percentage, except at $\dot{V}_{O_{2max}}$. Movement frequency decreased slightly during the ergocycle test while it increased by a small amount during the running test. However, these changes were not statistically significant ($P = 0.52$).

Figure 3 presents some of the data on ventilatory variables for each test separately. Panel A presents results for the ergocycle test while panel B presents the values obtained during the treadmill test. The graphs clearly show that during the treadmill test, the \dot{V}_E increase pattern is almost similar to the pattern observed for \dot{f} and VT exhibits a linear pattern that is almost identical to the evolution of \dot{V}_{O_2} up to the maximum. During the ergocycling test, \dot{f} is significantly lower and consequently VT has to be higher to reach the same \dot{V}_E .

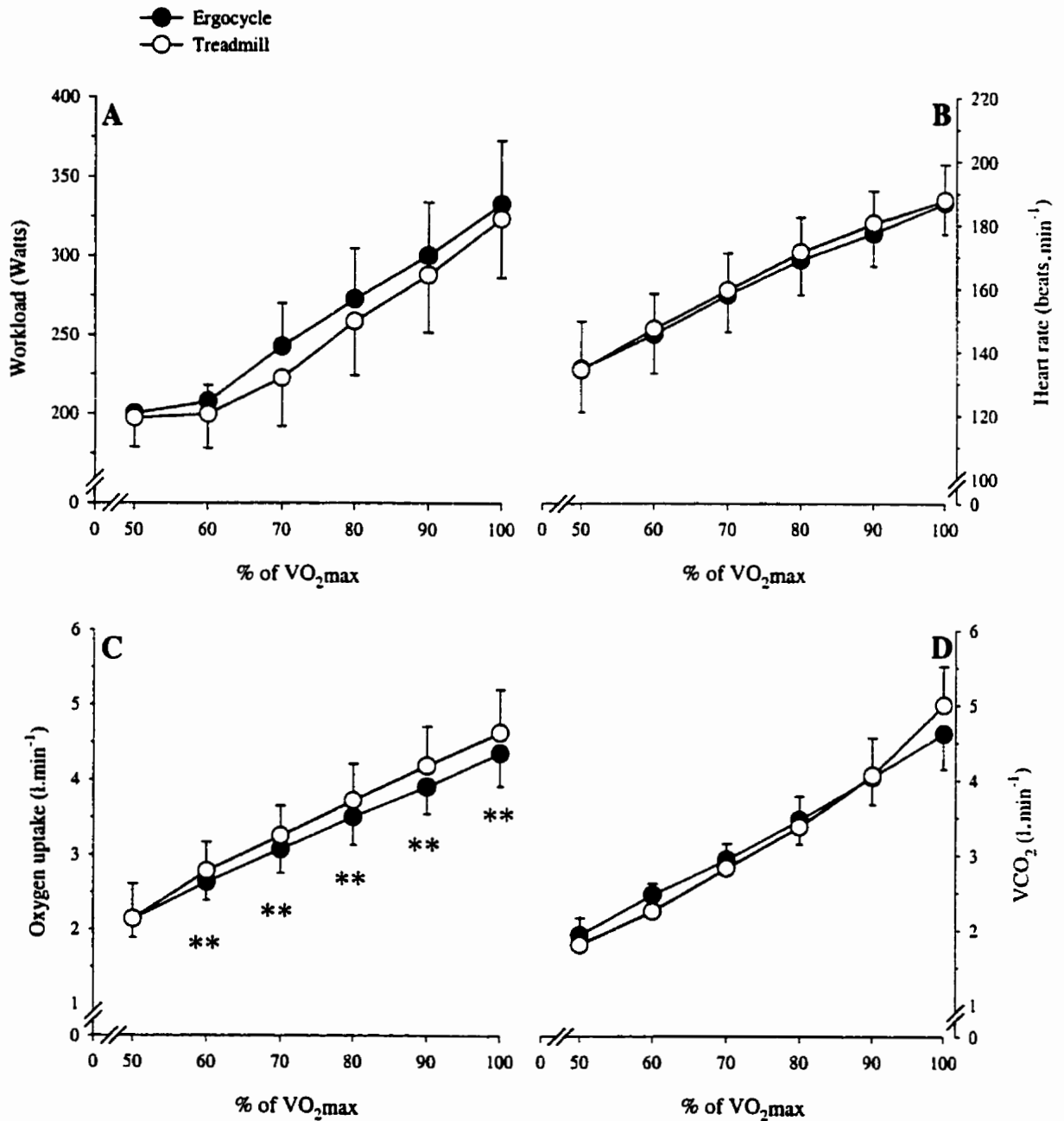


Figure 1: Workload (A), heart rate (B), maximal oxygen uptake (C) and carbon dioxide output (D) plotted against fixed percentage of maximal oxygen uptake in the two performance tests.

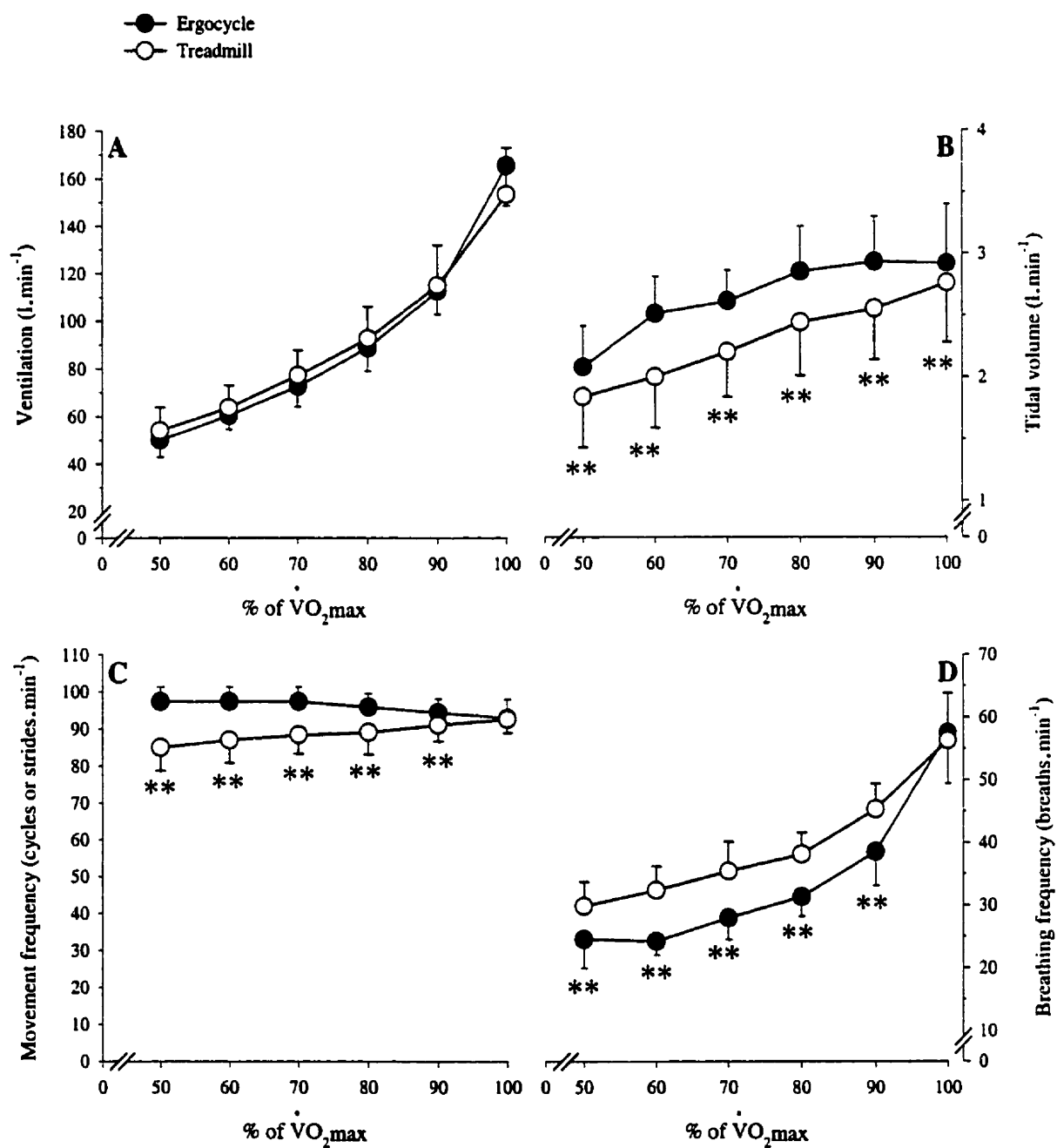


Figure 2: Minute ventilation (A), tidal volume (B), movement frequency (C) and breathing frequency (D) plotted against fixed percentage of maximal oxygen uptake in the two performance tests.

Figure 4 presents the relationships between \dot{f} and MF. This figure shows that during the treadmill test, \dot{f} was positively related to MF and that the relation between these two variables during the cycle ergometer test was negative. Both relations were highly significant ($p < 0.01$) and adequately described by polynomial quadratic equations : $y = 13619 - 278.9 x + 1.43 x^2$ on cycle ergometer and $y = 3152 - 73.6 x + 0.43 x^2$ for treadmill.

DISCUSSION

The present study was designed to compare breathing frequency pattern during two modes of exercise test. It was hypothesized that because of the specificity of training adaptations, well trained runners would exhibit less dyspnea during a treadmill running test than during an ergometer cycling test. Some experimental precautions were taken in order to have comparable tests. First of all, the tests used in the present protocol were designed: (a) to generate similar work rate increases between stages and (b) to yield similar test duration. Secondly, results were reported against fixed percentages of $\dot{V}O_{2max}$ to take into account the expected $\dot{V}O_{2max}$ difference between tests. The expression of work intensity in a relative form has definitive merits because it provides the means to compare modes of testing or groups with very different characteristics (Basset & Boulay 2000). Finally, to ensure sample homogeneity, subjects had to display a consistent training history. In fact they represented a fairly homogenous group of competitive athletes cumulating mean and maximum weekly volumes comparable to those reported in the literature for athletes of the same discipline (Londeree 1986).

Maximal oxygen uptake

Maximal oxygen uptake was 9% higher on the treadmill than on the cycle ergocycle. These results are in agreement with previous studies confirming that absolute $\dot{V}O_{2max}$ is dependent upon the mode of exercise and the specific training of a subject (Basset & Boulay 2000; Bouchard et al. 1979; Hermansen & Saltin 1969; Kohrt et al. 1987; Martinez et al. 1993; McArdle & Magel 1970; McConnell et al. 1984; Schneider et al. 1990). The higher $\dot{V}O_{2max}$ on treadmill is attributed to a muscle mass effect because running is a more generalized activity than cycling. One can also postulate that this finding might be related to the training

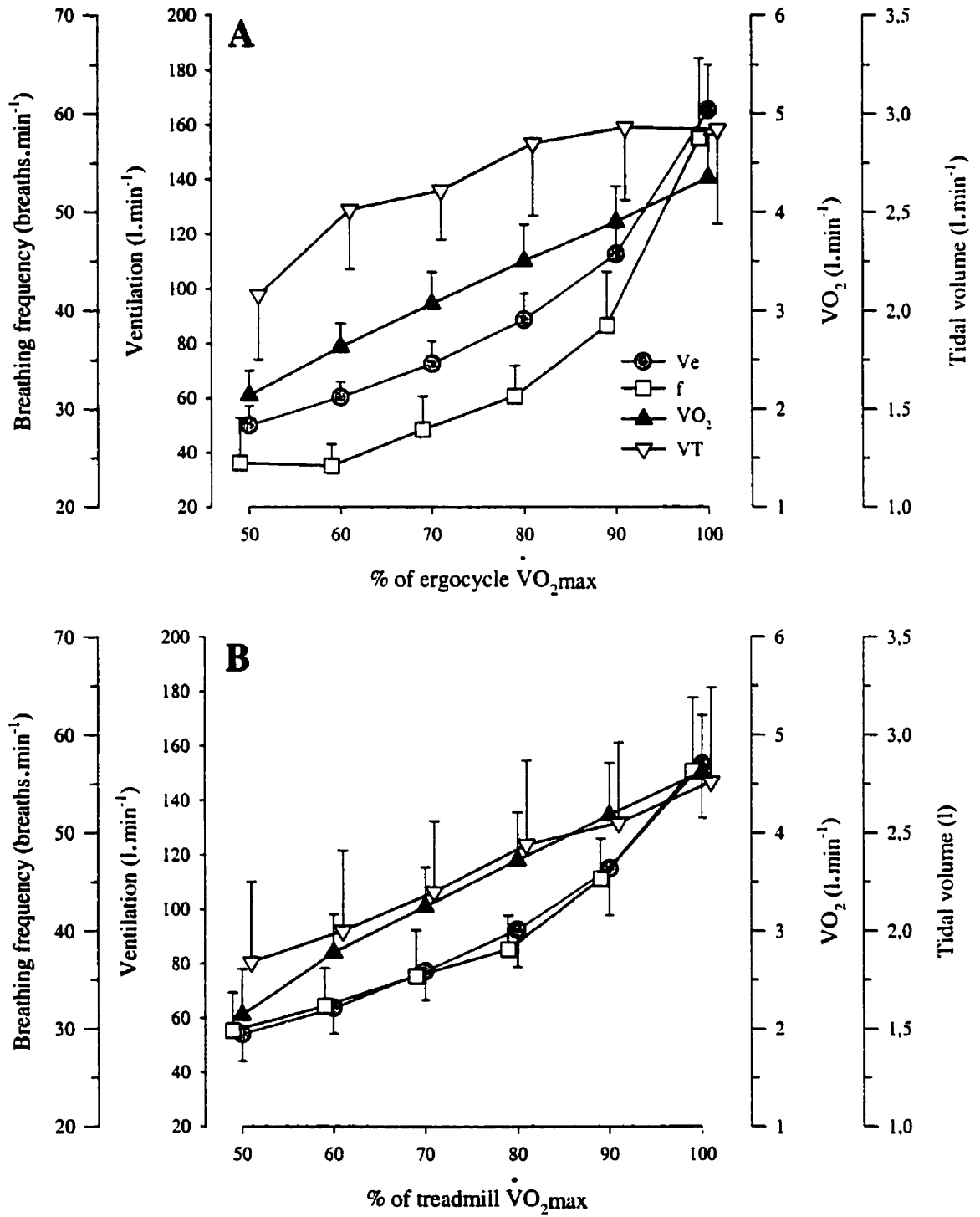


Figure 3: Evolution of ventilation variables for cycle ergometer (A) and treadmill (B) plotted against fixed percentages of maximal oxygen uptake.

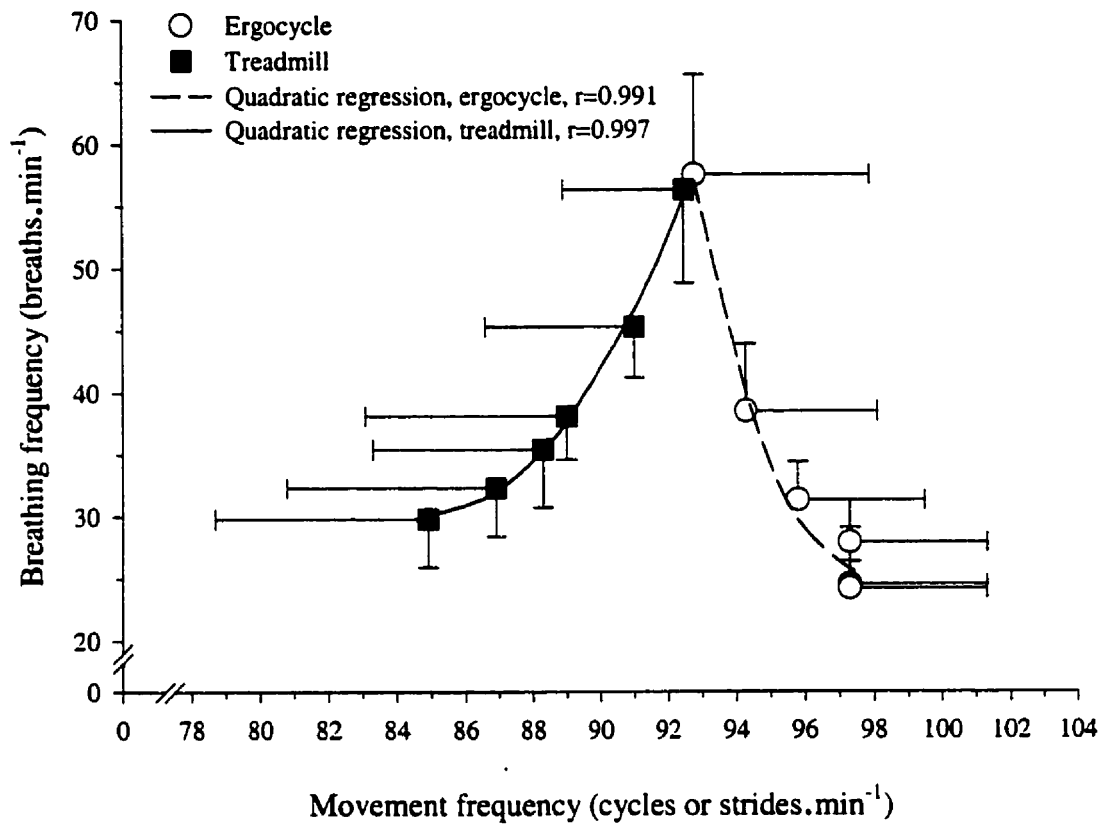


Figure 4: Relationships between breathing frequency and movement frequency.

specificity that causes local adaptations in active muscles, which then may induce a specific enhancement of mechanical work efficiency in subjects using running almost exclusively whereas triathletes, who use running and cycling in their training program, showed smaller differences between these two modes of testing (Basset & Boulay 2000). This might also be the reason why trained cyclists demonstrated similar or almost similar absolute $\dot{V}O_{2\max}$ values on treadmill and cycle ergometer (Basset & Boulay 2000; Ricci & Léger 1983). It is interesting to observe that, in the present study, the runners displayed less variability on the cycle ergometer than on the treadmill. There were higher coefficients of variation in absolute than in relative $\dot{V}O_{2\max}$ values (10.2% versus 5.8% for cycle ergometer; 12.6% versus 7.4% for treadmill).

Other cardiorespiratory and work variables

At sub-maximal and maximal work rates, no differences between tests were found for HR, $\dot{V}E$, $\dot{V}CO_2$, W_T or W_E (Figures 1 and 2). HR_{\max} values were similar to some reported previously (Hermansen & Saltin 1969; Kohrt et al. 1987; Moreira-Da-Costa et al. 1989; Schneider et al. 1990) but differed from others in which significant differences were reported (Basset & Boulay 2000; Martinez et al. 1993; McArdle & Magel 1970; Medelli et al. 1993; Schneider & Pollack 1991; Zhou et al. 1997). The similarity between tests for many variables might be due to the fact that, even though the subjects of the present study were well-trained runners more at ease in running than cycling, they could reach a maximal exertion rate in each mode of exercise. One can speculate that well-trained athletes such as these subjects are in a position to evaluate very precisely their rate of exertion and reach a truly maximal test in both modes because they can cope with the physiological and psychological distress of high intensity work.

Results for $\dot{V}E_{\max}$ are congruent with Bonsignore et al. (1998) and Hue et al. (2000) who did not find significant differences between cycle ergometer and running treadmill $\dot{V}E_{\max}$ in well-trained athletes. On the other hand, Smith et al. (1994) showed that $\dot{V}E$ during submaximal exercise was significantly higher for cycling and rowing than for treadmill running in recreational and trained subjects but no significant differences were found between modes of exercise in elite oarsmen. It thus seems that $\dot{V}E$ is rather independent of testing mode

but is related to the degree of fitness and cardio-respiratory adaptations of the performers. Lucia et al. (1999) had also showed that $\dot{V}E_{\max}$ did not differ between professional and elite cyclists who displayed similar physiological parameters with the exception that professional cyclists exhibited a longer expiration time at high exercise intensities.

Movement and breathing frequencies

Coupling of breathing and locomotion rhythms has been frequently reported in the literature for birds, mammals and humans and it has been frequently suggested that this coordination might be advantageous in assisting breathing (Banzett and al. 1992). Rowing is a sport that impose some constraints on the mechanical aspects of breathing because lung volume might be compromised in the forward position. Therefore it might not be surprising that Szal & Schoene (1989) found a 1:1 ratio of \dot{f} to stroke rate at sub-maximal intensity. However, at higher work rates, that ratio climbed to 1.5:1 indicating that when metabolic rate increased to higher levels, ventilation responded to metabolic demand and was dissociated from mechanical coupling. The coupling between MF and breathing in rowing appears to be specific to this sport because it was absent when the same oarswomen were tested on a cycle ergometer (Szal & Schoene 1989).

In the present study, there were significant sub-maximal differences for MF (higher values measured on the ergocycle) and \dot{f} (higher values observed on the treadmill) while the maximal values were similar in both tests. Bonsignore et al. (1998) also found that while $\dot{V}E$ did not differ among tests, the \dot{f} increase in the first half of a progressive test was higher in treadmill running than ergometer cycling. These authors argued that these results were a consequence of a slower exercise rhythm in ergometer cycling compared with treadmill running because the between tests difference in the \dot{f} was no longer present at high loads. In the present study, the cycling test MF was constant and maintained between 97 and 93 rpm from the beginning to the end of the test. Work increase was thus solely performed by generating a greater force of contraction to overcome the greater resistance applied to the flywheel. During the treadmill running test, MF was also constant varying from 85 to 93 strides \cdot minute⁻¹ and runners mainly adjusted to the increasing belt speed by lengthening their

stride and applying greater support forces to the treadmill as recently reported by Weygand et al. (2000). Therefore, \dot{f} increases from sub-maximal to maximal exertion rate cannot be explained by a coupling to MF since there was no significant MF changes. Moreover, the \dot{f} different patterns of increase between the tests cannot be explained by a MF effect either since the direction of MF changes in the two tests (albeit non-significant) were in opposite directions.

The mechanical independence of breathing and MF observed in the present study is congruent with results from many publications. Banzett et al. (1992) reported that out of their five subjects, three spontaneously entrained stepping and breathing while the two other did not. They concluded that in walking and running about 1-2% of the flow at the mouth was associated with the stride, a proportion considered too small to be of any significance. Two other publications frequently cited to support the presence of entrainment of breathing to locomotion in humans showed some equivocal results. Paterson et al. (1987) reported experiments performed at altitude in the Annapurna region with six male subjects and in a laboratory at sea level with three male and four female subjects. Although they concluded to the presence of significant entrainment of breathing during running, they reported that stride frequency remained constant whereas a significant increase was observed in \dot{f} . Bechbache & Duffin (1977) also reported entrainment of breathing and pedalling speed during tests on ergocycle. However, this might have been an effect unrelated to pedalling speed because at 50 rpm eight of their fifteen subjects showed entrainment when the speed was kept constant with a metronome but only three demonstrated such an effect when a speedometer was used for the same purpose. The entrainment between \dot{f} and pedalling speed observed with the metronome trial was probably independent of MF because breathing can be entrained to many kinds of rhythmic events unrelated to the respiratory system such as finger tapping (Paterson et al. 1987). Finally a recent publication (Rassler & Kohl 2000) reported that out of 18 subjects performing walking tests with spontaneous breathing, four demonstrated no periods of coordination between breathing and walking and only two demonstrated periods of coordination occurring at all loads.

In exercising dogs and horses, Ainsworth and co-workers (1997) denied a significant role for forces related to limb movements in the generation of exercise hyperpnea. Even though they reported that limb movements were coupled to \dot{V} , analysis of respiratory muscle EMG and esophageal pressure provided evidence that the exercise hyperpnea was determined by respiratory neuromuscular events. These authors concluded that although a small portion of the work of breathing may be shared by locomotor muscles, direct physiological measures of respiratory muscle activities in chronically-instrumented animals studied over a wide range of breathing frequencies and gaits, provided conclusive evidence that the exercise hyperpnea was mediated by neural drives. This conclusion emphasizing the importance of neural signaling in the generation of exercise hyperpnea is corroborated by the fact that the initial abrupt increase of ventilation at the start of exercise takes place before metabolites formed in the exercise limbs reach arterial or central chemoreceptors (Helbling et al. 1997). Moreover, the importance of chemoreceptors, either central or peripheral, in the ventilatory response to exercise is considered questionable (Mateika & Duffin 1995).

Influence of muscle afferents on breathing dynamics

On the other hand, it is also generally accepted that activation of neural afferents originating from contracting muscles may elicit an increase in ventilation during exercise (Mateika & Duffin 1995). The dorsal root is composed of many different fibers that upon entering the spinal cord reorganize in a modality segregation (Stewart et al. 1999) as nerve fibers carrying different sensations make up separate pathways into and through the central nervous system. Among those coming from muscle receptors, type Ia and type II fibers originating from muscle spindles and carrying information determining proprioception and type Ib originating in the Golgi tendon organs implicated in the perception of force applied to tendons are situated in the medial part of the dorsal root and do not appear to be involved directly in ventilation control (Mateika & Duffin 1995; McCloskey & Mitchell 1972). In contrast to types I and II fibers which are heavily myelinated, thinly myelinated and unmyelinated muscle afferent fibers classified as types III and IV enter the dorsal horn in a lateral position and terminate principally in Rexed's laminae I and IIa (Parent 1996). These relatively slow conducting fibers originating in free nerve endings may carry nociceptive and thermal stimuli (Parent 1996), information about muscular movement (Kaufman et al. 1982) and information related to

distension of the vascular bed (Adreani & Kaufman 1998; Haouzi et al. 1999). Type III and type IV fibers have been implicated in the control of ventilation during exercise (Adreani & Kaufman 1998; Haouzi et al. 1999; Mateika & Duffin 1995; McCloskey & Mitchell 1972).

The muscle contractions occurring in the two test modes show some fundamental differences. In cycling, the major propulsive force lasts about 50% of a cycle (Cavanagh & Sanderson 1986) which means that at 90 rpm the muscle contractions last about 330 ms and are concentric during the propulsive phase of the pedaling cycle (mainly from top dead center to bottom dead center). In running, however, the contact of the foot with the ground is short (~100 ms at 14 km·h⁻¹) (Weyand et al. 2000) and the muscle contractions are much shorter and present eccentric (~ first 1/3 of the contact phase) and concentric (~ last 2/3 of contact phase) portions (Kram et al. 1998). Cycling movements are thus smoother than running movements and convey to the performer a strong perception of intramuscular pressure, specially at high work loads, while running imply a violent impact that must be absorbed before the application of a propulsive force. Muscle spindles could be more stimulated with the treadmill type of movement (stretching and subsequent shortening) than with the ergocycle type. The different breathing patterns observed between treadmill running and ergometer cycling might be related to differences in the perception of the forces acting on the lower limbs. During the incremental cycling test, the gradually increasing intramuscular pressure generated to cope with the increasing resistance could be transported by types III and IV afferent fibers to the spinal cord and higher brain centers by ascending spinothalamic tracts to generated the growing pain sensation typical of ergocycle test with a minimal input from muscle spindles and tendon organs. During running, however, the signals coming from muscle spindles and tendon organs are much more important as the runner needs the information to stay literally in touch with the ground. The intramuscular pressure is also perceived and transmitted to the spinal cord by types III and IV afferent fibers but the wiring of neurons in the dorsal horn might play a role in diminishing the impact of these stimuli. To explain the fact that pain can be reduced by simultaneous activity in types I and II afferent fibers, Melzack & Wall (1965) proposed a hypothesis implicating collaterals of these fibers. Their gate theory of pain proposes that simultaneously excited types I and II afferent fibers send stimulatory collaterals to interneurons that inhibit neurons projecting to the spinothalamic tract, thus attenuating or

suppressing the pain signals. This hypothetical influence might be stronger in running as types I and II afferent fibers might play a greater role in attenuating the perception coming by way of types III and IV afferent fibers. This might explain why \dot{f} increase pattern during the treadmill test appears more tightly coupled to \dot{V}_E and VT more tightly coupled to $\dot{V}O_2$ than during the ergocycle test. The evolution pattern of ventilatory variables observed during the ergocycle test suggests that the respiratory control centers might then be more responsive to local metabolite changes occurring in the working muscles than they are during running and stimulate more efficiently the mechanisms responsible for VT adjustment than \dot{f} . During running on the other hand, the respiratory control centers might be more susceptible to the reflex muscle afferences produced by the forces acting on the lower limbs. The integration of the reflex muscle afferences by the respiratory control centers might elicit a more balanced influence on both \dot{f} and VT to obtain an adequate ventilation. This hypothesis remains to be demonstrated in situations where the peripheral perception is modified such as during a local anesthesia or during an exercise performed during a bout of muscle soreness. It also remains to be investigated if such a difference in breathing mechanics is a specific adaptation to a runner's training or if it exists in athletes from a discipline such as triathlon that should have similar respiratory adjustments in both running and cycling tests.

REFERENCES

Adreani CM, Kaufman MP (1998) Effect of arterial occlusion on responses of group III and IV afferents to dynamic exercise. *J Appl Physiol* 84:1827-1833

Ainsworth DM, Smith CA, Eicker SW, Ducharme NG, Henderson KS, Snedden K, Dempsey JA (1997) Pulmonary-locomotory interactions in exercising dogs and horses. *Respir Physiol* 110:287-94

Banzett RB, Mead J, Reid MB, Topulos GP (1992) Locomotion in men has no appreciate mechanical effect on breathing. *J Appl Physiol* 72:1922-1926

Barbeau P, Serresse O, Boulay MR (1993) Using maximal and submaximal aerobic variables to monitor elite cyclists during a season. *Med Sci Sports Exerc* 25:1062-1069

Basset F, Boulay MR (2000) Specificity of treadmill and ergocycle tests in triathletes, runners and cyclists. *Eur J Appl Physiol* 81:214-221

Bechbache RR, Duffin J (1977) The entrainment of breathing frequency by exercise rhythm. *J Physiol (Lond)* 272:553-561

Bonsignore MR, Morici G, Abate P, Romano S, Bonsignore G (1998) Ventilation and entrainment of breathing during cycling and running in triathletes. *Med Sci Sports Exerc* 30:239-345

Bouchard C, Godbout P, Mondor JC, Leblanc C (1979) Specificity of maximal aerobic power. *Eur J Appl Physiol* 40:85-93

Cavanagh PR, Sanderson DJ (1986) The biomechanics of cycling: Studies of the pedaling mechanics of elite pursuit riders. In: Burke ER (ed) *Science of Cycling*. Human Kinetics, Champaign, IL, pp 91-122

Decety J, Jeannerod M, Durozard D, Baverel G (1993) Central activation of autonomic effectors during mental simulation of motor actions in man. *J Physiol (Lond)* 461:549-563

- Duffin J, Ezure K, Lipski J (1995) Breathing rhythm generation: Focus on the rostral ventrolateral medulla. *News Physiol Sci* 10:133-140
- Eldridge FL, Milhorn DE, Waldrop TG (1981) Exercise hyperpnea and locomotion: parallel activation from the hypothalamus. *Science* 211:844-846
- Fink GR, Adams L, Watson JDG, Innes JA, Wuyan B, Kobayashi I, Corfield DR, Murphy K, Jones T, Frackowiak RSJ, Guz A (1995) Hyperpnoea during and immediately after exercise in man: evidence of motor cortical involvement. *J Physiol* 489:663-675
- Haouzi P, Hill JM, Lewis BK, Kaufman MP (1999) Responses of group III and IV muscle afferents to distension of the peripheral vascular bed. *J Appl Physiol* 87:545-553
- Helbling D, Boutellier U, Spengler CM (1997) Modulation of the ventilatory increase at the onset of exercise in humans. *Respir Physiol* 109:219-229
- Hermansen L, Saltin B (1969) Oxygen uptake during maximal treadmill and bicycle exercise. *J Appl Physiol* 26:31-37
- Hue O, Le Gallais D, Chollet D, Prefaut C (2000) Ventilatory threshold and maximal oxygen uptake in present triathletes. *Can J Appl Physiol* 25:102-113
- Kaufman MP, Iwamoto GA, Longhurst JC, Mitchell JH (1982) Effects of capsaicin and bradykinin on afferent fibers with ending in skeletal muscle. *Circ Res* 50:133-139
- Kelsey CJ, Duffin J (1992) Changes in ventilation in response to ramp changes in treadmill exercise load. *Eur J Appl Physiol* 65:480-484
- Kohrt WM, Morgan DW, Bates B, Skinner J (1987) Physiological responses of triathletes to maximal swimming, cycling, and running. *Med Sci Sports Exerc* 19:51-55
- Kram R, Griffin TM, Donelan JM, Chang YH (1998) Force treadmill for measuring vertical and horizontal ground reaction forces. *J Appl Physiol* 85:764-769

- Legramante JM, Raimondi G, Adreani CM, Sacco S, Iellamo F, Peruzzi G, Kaufman MP (2000) Group III muscle afferents evoke reflex depressor responses to repetitive muscle contractions in rabbits. *Am J Physiol: Heart Circ Physiol* 278:H871-H877**
- Londeree BR (1986) The use of laboratory test results with long distance runners. *Sports Med* 3:201-213**
- Lucia A, Carvajal A, Calderon FJ, Alfonso A, Chicharro JL (1999) Breathing pattern in highly competitive cyclists during incremental exercise. *Eur J Appl Physiol* 79:512-521**
- Martinez ML, Modrego A, Ibanez Santos J, Grijalba A, Santesteban MD, Gorostiaga EM (1993) Physiological comparison of roller skating, treadmill running and ergometer cycling. *Int J Sports Med* 14:72-77**
- Mateika JH, Duffin J (1994) Coincidental changes in ventilation and electromyographic activity during consecutive incremental exercise tests. *Eur J Appl Physiol* 68:54-61**
- Mateika JH, Duffin J (1995) A review of the control of breathing during exercise. *Eur J Appl Physiol* 71:1-27**
- McArdle WD, Magel JR (1970) Physical work capacity and maximum oxygen uptake in treadmill and bicycle exercise. *Med Sci Sports Exerc* 2:118-123**
- McCloskey DI, Mitchell JH (1972) Reflex cardiovascular and respiratory responses originating in exercising muscle. *J Physiol (London)* 224:173-186**
- McConnell TR, Swett DD, Jeresaty RM, Missiri JC, Al-Hani AJ (1984) The hemodynamic and physiologic differences between exercise modalities. *J Sports Med Phys Fitness* 24:238-245**
- Medelli J, Maingourd Y, Bouferrache B, Bach V, Freville M, Libert JP (1993) Maximal oxygen uptake and aerobic-anaerobic transition on treadmill and bicycle in triathletes. *Jap J Physiol* 43:347-360**

- Meerghaeghe A, De Coster A (1986) Les épreuves d'effort en pratique pneumologique. *Rev Mal Resp* 3:413-420
- Melzack R, Wall PD (1965) Pain mechanisms: a new theory. *Science* 150:971-979
- Moreira-Da-Costa M, Russo AK, Picarro IC, Barros Neto TL, Silva AC, Tarasantchi J (1989) Oxygen consumption and ventilation during constant-load exercise in runners and cyclists. *J Sports Med Phys Fitness* 29:36-44
- Nagata A, Muro M, Moritani T, Yoshida T (1981) Anaerobic threshold determination by blood lactate and myoelectric signals. *Jap J Physiol* 31:585-597
- Parent A (1996) *Carpenter's Human Neuroanatomy*. Williams & Wilkins, Baltimore
- Paterson DJ, Wood GA, Marshall RN, Morton AR, Harrison AB (1987) Entrainment of respiratory frequency to exercise rhythm during hypoxia. *J Appl Physiol* 62:1767-1771
- Prud'homme D; Bouchard C; Leblanc C; Landry F; Lortie G; Boulay MR (1984) Reliability of assessments of ventilatory thresholds. *J Sports Sci* 2: 489-493
- Rassler B, Kohl J (2000) Coordination-related changes in the rhythms of breathing and walking in humans. *Eur J Appl Physiol* 82:280-288
- Ricci J, Léger L (1983) $\dot{V}O_{2max}$ of cyclists from treadmill, bicycle ergometer and velodrome tests. *Eur J Appl Physiol* 50:283-289
- Schneider DA, Lacroix KA, Atkinson GR, Troped PJ, Pollack J (1990) Ventilatory threshold and maximal oxygen uptake during cycling and running in triathletes. *Med Sci Sports Exerc* 22:257-264
- Schneider DA, Pollack P (1991) Ventilatory threshold and maximal oxygen uptake during cycling and running in female triathletes. *Int J Sports Med* 12:379-383
- Smith JC, Ellenberger HH, Ballanyi K, Richter DW, Feldman JL (1991) Pre-Bötzinger complex: a brainstem region that may generate respiratory rhythm in mammals. *Science* 254:726-729

Smith TB, Hopkins WG, Taylor NA (1994) Respiratory responses of elite oarsmen, former oarsmen, and highly trained non-rowers during rowing, cycling and running. *Eur J Appl Physiol* 69:44-49

Stewart HCH, Hsiao SS, Bushnell MC (1999) Somatic sensation. In: Zigmond MJ, Bloom FE, Landis SC, Roberts JL, Squire LR (eds) *Fundamental Neuroscience*. Academic Press, San Diego (CA), pp 761-789

Szal SE, Schoene RB (1989) Ventilatory response to rowing and cycling in elite oarswomen. *J Appl Physiol* 67:264-269

Takano N (1988) Effects of pedal rate on respiratory responses to incremental bicycle work. *J Physiol (London)* 396:389-397

Viitasalo JT, Luhtanen P, Rahkila P, Rusko H (1985) Electromyographic activity related to aerobic and anaerobic threshold in ergometer bicycling. *Acta Physiol Scand* 124:287-293

Vogiatzis I, Spurway NC, Jennett S, Wilson J, Sinclair J (1996) Changes in ventilation related to changes in electromyograph activity during repetitive bouts of isometric exercise in simulated sailing. *Eur J Appl Physiol* 72:195-203

Weyand PG, Sternlight DB, Bellizzi MJ, Wright S (2000) Faster top running speeds are achieved with greater ground forces not more rapid leg movements. *J Appl Physiol* 89:1991-1999

Zhou S, Robson SJ, Davie AJ (1997) Correlations between short-course triathlon performance and physiological variables determined in laboratory cycle and treadmill tests. *J Sports Med Phys Fitness* 37:122-130

Appendix A

The treadmill mechanical workload (W) was computed according to the equation proposed by Meergaeghe & Coster (1986) as follow:

$$W = \left[\frac{5.2 + V(2.05 + 0.29G) - 5.8 - \left(\frac{151}{Kg} \right)}{10.3} \right] \times Kg$$

where Kg = subject's body mass; V = running velocity in km.h⁻¹; G = grade in degree.

Appendix B

For both tests, gross mechanical efficiency (MGE) was calculated as being the ratio between mechanical work output and input of energy. MGE was computed according to the following equation described by Barbeau et al. (1993):

$$MG_E = \left[\frac{W \times s^{-1} \times 0.102}{\dot{V}O_2 \times TE \times 426.4} \right] \times 100$$

where W = workload in watts; s^{-1} = 60 s duration ; $\dot{V}O_2$ = oxygen uptake in $l \cdot \text{min}^{-1}$;

TE = thermal equivalent of $\dot{V}O_2$; 0.102 and 426.4 = constants to transform respectively joules and kcal in kgm.

CHAPITRE VI**DOES TRAINING PROFILE ACCOUNT FOR TIME TO EXHAUSTION
PERFORMANCE?**

(Soumis à *European Journal of Applied Physiology*)

Fabien A. Basset

Richard Chouinard

and

Marcel R. Boulay

Kinesiology Division
Department of social and preventive medicine
Faculty of Medicine
Laval University, Ste-Foy (Quebec)
Canada G1K 7P4



Marcel R. Boulay, Ph.D., MBA
Kinesiology Division, PEPS 2148
Department of social and preventive medicine
Faculty of Medicine
Laval University, Ste-Foy (Quebec)
Canada G1K 7P4
Telephone: (418) 656-2939
Fax: (418) 656-3044

E-mail : marcel.boulay@kin.msp.ulaval.ca

RÉSUMÉ

Cette étude avait pour objectif de comparer le temps d'épuisement limite (T_{lim}) à vitesse aérobie maximale chez des coureurs de demi-fond et des coureurs de fond. La vitesse aérobie maximale ($v\dot{V}O_{2max}$) a été obtenue lors d'un test de course continu et progressif [University of Montreal Track Test (UMTT)]. Selon l'hypothèse soutenue, les coureurs de demi-fond, grâce à une plus grande efficacité de leur système anaérobie lactique, devaient atteindre un temps d'épuisement limite plus important que les coureurs de fond. Cinq coureurs de demi-fond (MDR) et cinq coureurs de fond (LDR), âgés de $28.1 \text{ ans} \pm 6.6$, ont participé à l'étude. Au moment des tests, les sujets suivaient en moyenne un entraînement structuré depuis 10.6 ans et participaient à un circuit compétitif reconnu. Ils ont été soumis à un test progressif à l'effort sur tapis, au UMTT et à un test de T_{lim} . Premièrement, les variables cardiorespiratoires [e.g., fréquence cardiaque ($\dot{F}c$), consommation maximale d'oxygène ($\dot{V}O_{2max}$), dioxyde de carbone expiré ($\dot{V}CO_2$), volume d'air expiré/minute ($\dot{V}E$)] ont été recueilli. Deuxièmement, la $v\dot{V}O_{2max}$ et les valeurs de $\dot{F}c$ ont été obtenues lors du UMTT. Troisièmement, le T_{lim} et les valeurs maximales de $\dot{F}c$ ont été déterminés lors d'un effort sur piste. La vitesse aérobie maximale atteinte sur le tapis était significativement moins élevée ($p < 0.01$) que celle obtenue au UMTT (12%). De plus, le T_{lim} était significativement plus long chez les MDR (23%) que chez les LDR ($p < 0.01$). Les résultats de la présente étude démontrent que lorsque la $v\dot{V}O_{2max}$ est déterminée par des tests à palier court, le profil d'entraînement des coureurs de demi-fond et des coureurs de fond joue un rôle majeur dans l'expression des performances obtenues au T_{lim} . De plus, la capacité du système anaérobie des coureurs et/ou les adaptations spécifiques induits par le régime d'entraînement des coureurs de demi-fond pourraient avoir été la variable la plus importante dans l'expression du T_{lim} .

ABSTRACT

The objective of this study was to compare the time to exhaustion (T_{lim}) at maximal aerobic speed (MAS) elicited by the University of Montreal Track Test (UMTT) in middle and long-distance runners. Our hypothesis was that even with similar $\dot{V}O_{2max}$ middle-distance runners would demonstrate longer T_{lim} than long-distance runners mainly because of a greater efficiency of their anaerobic energy productions system. Five middle-distance (MDR) and five long-distance male runners (LDR), aged 28.1 ± 6.6 years, all with 10.6 years of serious training and still involved in racing were tested running on a treadmill, with the UMTT and on a time to exhaustion track test. During laboratory test, cardio-respiratory variables [*e.g.*, heart rate (HR), maximal oxygen consumption ($\dot{V}O_{2max}$), carbon dioxide output ($\dot{V}CO_2$), minute ventilation] were assessed. Secondly, running velocity at $\dot{V}O_{2max}$ ($v \dot{V}O_{2max}$) during the UMTT was determined and HR values were recorded and finally, maximal heart rate (HR_{max}) and time to exhaustion were determined on the track. The maximal velocity reached at the end of the treadmill test was significantly slower ($p < 0.01$) compared to that obtained with the UMTT (12%). A significant difference was found between groups for T_{lim} ($p < 0.01$). MDR showed a 23% longer running time than LDR. The results of the present investigation demonstrated that the training profile of middle-distance and long-distance runners played a major role in T_{lim} performance when $v \dot{V}O_{2max}$ was obtained during tests with short stages duration. Moreover, the anaerobic capacity of the runners or the specific adaptation induced in middle-distance runners by their training regime might have been the most important variable influencing T_{lim} performance.

Key Words: Time-to-Exhaustion, Maximal oxygen uptake, Training profile, Runners

INTRODUCTION

In addition to maximal oxygen uptake, running velocity at $\dot{V}O_{2\max}$ ($v \dot{V}O_{2\max}$) has been recognized as one of the most important determinants for middle and long-distance running. This parameter has been defined as the minimum speed required to reach $\dot{V}O_{2\max}$ (Daniels et al. 1984). Some authors have explained $v \dot{V}O_{2\max}$ as the interplay of $\dot{V}O_{2\max}$ and running economy (Morgan et al. 1989) and have proposed this variable as a good indicator to discriminate aerobic performance among runners. Thus, Noakes et al. (1990) showed that the maximal running velocity reached during treadmill testing was a better performance indicator than $\dot{V}O_{2\max}$ for all distances between 10 and 90 km. Scott & Houmard (1994) have also proposed $v \dot{V}O_{2\max}$ as a useful variable for prescribing and monitoring training of middle and long-distance runners.

Since Monod & Scherrer's work (1965), several authors have investigated the relationship between the maximal velocity reached during an incremental exercise test, (*i.e.* $v \dot{V}O_{2\max}$) and the time to exhaustion (T_{lim}) at this velocity (Billat et al. 1994a; Faina et al. 1997; Lacour et al. 1991). Nevertheless, the T_{lim} range at $\dot{V}O_{2\max}$ (from 2 min. 30 to 11 min. 30) has raised controversies (Hill & Rowell 1996a, McLellan et al. 1995). The determination of T_{lim} at $v \dot{V}O_{2\max}$ seems to be dependent on multiple aspects of running such as athlete level, $\dot{V}O_{2\max}$ *per se*, lactate tolerance and running economy. These controversies appear to stem from of the $\dot{V}O_{2\max}$ measurement protocol that can influence both the $\dot{V}O_{2\max}$ value and the speed at which $\dot{V}O_{2\max}$ is reach. Velocities, grades and stage increases during the tests used by different authors have been responsible for $v \dot{V}O_{2\max}$ value differences among studies (Billat et al. 1994a, 1994b; Cunningham 1990; Daniels et al. 1984; Di Prampero 1986; Lacour et al. 1990, 1991; Morgan et al. 1989; Noakes 1988; Noakes et al. 1990; Scrimgeour et al. 1986). From these results, it appears difficult to draw a general conclusion for training prescriptions. As reported by Hill & Rowell (1996a), this situation might indicate that the various $v \dot{V}O_{2\max}$ definitions of different parameters rather than different methods of determining one parameter.

Many middle and long-distance coaches frequently build their training programs according to results of a $\dot{V}O_{2max}$ determination test to obtain a maximum aerobic speed (MAS) (Billat et al. 1996, 1999; Kachouri et al. 1996). Many track tests exist but one of the most popular is the University of Montreal Track Test (UMTT) which is highly correlated ($r^2=0.98$) to $\dot{V}O_{2max}$ (Léger & Boucher 1980). The velocity reached at the last stage of the UMTT is considered equivalent to MAS (Kachouri et al. 1996) and is used to prescribe and monitor training paces (Babineau & Léger 1996).

Billat et al. (1996) examined the influence of the stage duration and velocity increase on $v \dot{V}O_{2max}$ generated by three different protocols including UMTT and two treadmill tests. Despite a high inter-individual variability, any difference was observed between treadmill tests for $v \dot{V}O_{2max}$ and T_{lim} . On the other hand, $v \dot{V}O_{2max}$ determined during the UMTT was 4.7% slower than during treadmill tests. This result was interpreted as the consequence of an aerodynamic component, perceptual difficulties associated with treadmill running and variation of the belt speed with each foot plant. In opposite, Lacour et al. (1991) have shown a significant higher UMTT $v \dot{V}O_{2max}$ compared to the treadmill $v \dot{V}O_{2max}$.

Recent studies have focused on the anaerobic components of $v \dot{V}O_{2max}$ by trying to determine the anaerobic contribution in T_{lim} measurement (Billat et al. 1994b; Mebdo & Tabata 1989; Nummela et al. 1995, 1996a, 1996b). It has been hypothesized that although T_{lim} at MAS is mainly supplied by aerobic processes, the contribution of the anaerobic energy system seems to play an important role. For example, Lacour et al. (1990) found in male elite middle-distance runners that $v \dot{V}O_{2max}$ was similar to the 3000 m velocity while Billat & Koralsztein (1996) reported at $v \dot{V}O_{2max}$ a distance limit of 2008.7 ± 496 m in sub-elite male long-distance runners. An inverse relationship has been shown between $\dot{V}O_{2max}$ or $v \dot{V}O_{2max}$ and T_{lim} (Billat et al. 1994a) although the significant correlation coefficients were low and represented a common variance of about 12-13%. This is an indication that all determinants of T_{lim} are not known and that anaerobic energy production might be an important factor. Little is known for example, about the influence of training profile on time to exhaustion and consequently on $v \dot{V}O_{2max}$.

Training profile could be defined as an athlete's characteristic training. For example, it is well known that middle-distance runners (MDR) generally work out at higher percentages of their $\dot{V}O_{2max}$ (above 90%) than long-distance runners (LDR) who generally train below 90% of $\dot{V}O_{2max}$. MDR also include very high intensity workouts in their training to improve the efficiency of the glycolytic pathway, which plays a predominant role in their performance.

Therefore, the purpose of this study was to compare the time to exhaustion at MAS elicited by the UMTT in middle and long-distance runners. Our hypothesis was that with similar $\dot{V}O_{2max}$ middle-distance runners would demonstrate longer time to exhaustion than long-distance runners because of a greater efficiency of their anaerobic energy productions system.

MATERIALS AND METHODS

Subjects

Five middle-distance (MDR) and five long-distance male runners (LDR), aged 28.1 ± 6.6 years, gave their written informed consent (in compliance with Laval University's Ethics Committee regulations) to participate in this study. All subjects were active athletes and had been competing at the provincial and national levels for periods ranging from two to 25 years. Tests were performed during the general preparatory training phase. Some physical characteristics are presented in Table 1.

Maximal oxygen uptake test ($\dot{V}O_{2max}$)

Subjects underwent continuous, incremental testing to volitional exhaustion on a motor-driven treadmill at a constant 3% slope (Model Q45S90, Quinton Instruments, Seattle WA). After a five min warm-up at a speed of seven $\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$, the initial speed was set at 12 $\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$ and was increased by one $\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$ every two min until exhaustion.

TABLE 1. Athletic profile of subjects.

	Age (years)	Body mass (kg)	Height (m)	Expertise (years)	Mean volume of training (km·week ⁻¹)	Maximal volume of training (km·week ⁻¹)	High intensity training bouts ² (number·week ⁻¹)	10 km Personal Best (min:s)
LDR	31.8 (7) ¹	62.9 (5)	1.74 (5)	12.2 (10)	90 (10)	141 (30)	2.8 (0.4)	32:12 (1:4)
MDR	24 (3)	63.4 (5)	1.72 (6)	9 (3)	80 (4)	109 (10)	2.6 (0.5)	32:09 (1:2)
All groups	28.1 (7)	63.2 (5)	1.73 (6)	10.6 (7)	85 (9)	125 (27)	2.7 (0.5)	32:10 (1:3)

¹ Mean ± (SD)

² Intensity >75% $\dot{V}O_{2\max}$

Determination of $v \dot{V}O_{2\max}$

The running velocity at $\dot{V}O_{2\max}$ ($v \dot{V}O_{2\max}$) was determined by the University of Montreal Track Test. The test was preceded by a 15 min running warm-up and speed drills. It was performed on an indoor 200 m track with marks every 50 m. The running pace was given by sounds emitted through a speaker controlled by computer software developed by the investigators for the purpose of precise control of speed by sound timing. The precision of sound intervals was one millisecond. At each signal, subjects had to be within three meters from a mark. Two investigators conducted the test to ensure that subjects ran at the appropriate velocity until they were exhausted and unable to follow the imposed rhythm. The velocity reached at the end of the test was taken as $v \dot{V}O_{2\max}$ if the subject ran at least 30 s in a stage, otherwise $v \dot{V}O_{2\max}$ was the previous stage velocity.

Time to exhaustion track test

The test was conducted on the same indoor track and with the same set-up used for the UMTT. It consisted of continuous running to exhaustion at 100% of MAS reached on the UMTT test. The running pace was kept constant up to the end of the exercise and subjects were asked to reach the landmarks as specified during the UMTT. One investigator controlled the emitted sound while two others examined the subjects' running to ensure the respect of the criterion. The test was stopped when subjects were unable to keep the required pace.

The three maximal tests were carried out during a minimum interval of seven days and a maximal interval of three weeks, beginning with the laboratory test and ending with the T_{lim} test. Subjects were required not to train during the 12 h preceding each test but light training (60-70% $\dot{V}O_{2\max}$) was allowed 12-24 h beforehand. The subjects were instructed to consume their normal high carbohydrate diets between test sessions. All testing took place between 13:00 h and 17:00 h.

Physiological measurements

During the laboratory test, oxygen uptake ($\dot{V}O_2$), expiratory volume ($\dot{V}E$) and respiratory exchange ratio (RER) were continuously recorded with an automated open circuit gas analysis system using O_2 and CO_2 analyzers (Model S-3A and Anarad AR-400, Ametek, Pittsburgh,

PA), and a turbine driven digital spirometer (Model S-430, Vacumetrics/Vacumed Ltd., Ventura, CA) with a 5.3l mixing chamber. Heart rate was recorded by ECG in the CM6 position (Model M200, Burdick Corp., Milton, WI). Criteria for reaching $\dot{V}O_{2max}$ were plateauing in spite of an increase in speed or work rate and a respiratory exchange ratio value greater than 1.1. Heart rate at exhaustion was taken as maximal heart rate. During the track tests, heart rate was recorded with Polar Vantage XL heart rate monitor (PolarElectro, Kempele, Finland). UMTT scores were multiplied by $3.5 \text{ mlO}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ (1 Met) to obtain maximal oxygen uptake equivalents.

Ventilatory threshold (T_{vent}) during the laboratory test was determined as the second breaking point using two different graphs: (a) the nonlinear increase in ventilation ($\dot{V}E$) relative to oxygen consumption ($\dot{V}O_2$) and (b) the nonlinear increase in the O_2 ventilatory equivalent ($\dot{V}E / \dot{V}O_2$) relative to $\dot{V}O_2$. The second abrupt change in linearity of $\dot{V}E$ on $\dot{V}O_2$ or $\dot{V}E / \dot{V}O_2$ on $\dot{V}O_2$ was computed as T_{vent} (Prud'homme et al. 1984). The treadmill and UMTT mechanical workload (W) was computed according to the equation proposed by Meerghaeghe & Coster (1986) (Appendix A).

Statistical analysis

Firstly, one way (two groups) analysis of variance (ANOVA) was used to test significant differences between groups in dependent variables among maximal treadmill test. Secondly, two-way (two groups x two tests) analysis of variance (ANOVA) with repeated measures was performed on $\dot{V}O_{2max}$, $v \dot{V}O_{2max}$ and power for treadmill and UMTT tests. Finally, two-way (two groups x three tests) analysis of variance (ANOVA) with repeated measures was performed to look at the mode of testing and group effects on HR_{max} for the three tests. For all statistical tests, a $P < 0.05$ was considered significant. All values are expressed as means \pm SD, unless otherwise specified.

RESULTS

Table 1 presents anthropometric measures and training profile of the subjects. MDR were younger and had lower mean and maximum weekly volume than LDR. Results during the

TABLE 2. Maximal physiological responses to treadmill test for middle-distance and long-distance runners.

Groups	Duration (min ¹)	HR _{max} (beat·min ⁻¹)	$\dot{V}E_{max}$ (l·min ⁻¹)	$\dot{V}O_{2max}$ (l·min ⁻¹)	$\dot{V}CO_{2max}$ (l·min ⁻¹)	$\dot{V}O_{2max}$ (ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	Tvent (%)	Watt (J·s ⁻¹)	RER	$v\dot{V}O_{2max}$ (m·s ⁻¹)
LDR	14.0 ¹ (2.1)	187 (8)	149.3 (17.0)	4.62 (0.53)	5.06 (0.62)	73.35 (4.6)	86.6 (4.4)	321.4 (36.0)	1.09 (0.03)	5.27 (0.20)
MDR	16.2 (3.8)	194 (9)	153.4 (23.1)	4.62 (0.60)	4.99 (0.60)	72.66 (5.62)	90.0 (0.5)	320.0 (33.9)	1.08 (0.02)	5.22 (0.23)
All Groups	15.1 (3.1)	191 (7.7)	151.3 (19.3)	4.62 (0.54)	5.02 (0.58)	73.01 (4.85)	88.6 (3.6)	320.7 (33.4)	1.09 (0.02)	5.25 (0.20)

¹ Mean ± (SD).

TABLE 3. Maximal parameters of treadmill test, UMTT and Time to Exhaustion for middle-distance and long-distance runners.

Groups	Treadmill				UMTT				Time to Exhaustion	
	$\dot{V}O_2 \text{ max}$ (ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	$\dot{V}O_2 \text{ max}$ (l·min ⁻¹)	HR _{max} (beats·min ⁻¹)	Watt (J·s ⁻¹)	$\dot{V}O_2 \text{ max}$ (ml·min ⁻¹ ·kg ⁻¹)	$\dot{V}O_2 \text{ max}$ (l·min ⁻¹)	HR _{max} (beats·min ⁻¹)	Watt (J·s ⁻¹)	HR _{max} (beats·min ⁻¹)	T _{lim} (s)
LDR	73.35 [†] (4.6)	5.27 (0.20)	187 (8)	321.4 (36.0)	71.57 (1.89)	5.96 (0.15)	188 (7)	250.6 (25.1)	182 (7)	160.0** (13.3)
MDR	72.66 (5.62)	5.22 (.23)	194 (9)	320.0 (33.9)	71.22 (2.80)	5.93 (0.22)	194 (9)	251.5 (27.4)	191 (9)	210.0 (19.3)
All groups	73.01 (4.85)	5.25** (0.20)	191 (7.7)	320.7** (33.4)	71.40 (2.27)	5.94 (0.18)	191 (7)	251.1 (24.8)	187** (9)	185.0 (30.6)

[†] Mean ± (SD).

**Group effect ($P < 0.01$); ** Mode effect ($P < 0.01$).

treadmill running test are presented in Table 2. No significant difference was found between groups on these physiological variables at the end of this test. Comparative results to the treadmill, UMTT and time to exhaustion tests are presented in Table 3.

Figure 1 presents maximal values obtained during the treadmill, UMTT and T_{lim} tests. The three panels of this figure show maximal oxygen uptake in $\text{mlO}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ (panel A), $v \dot{V}O_{2max}$ (panel B), mechanical power (panel C) for treadmill test and UMTT, respectively. Figure 2 presents mean maximal heart rate (HR_{max}) for all tests (panel A) and T_{lim} (panel B). UMTT maximal oxygen uptake estimates, although 2% slower, were not significantly different than $\dot{V}O_{2max}$ measured on treadmill. The $v \dot{V}O_{2max}$ reached at the end of the treadmill test and UMTT were significantly different ($p < 0.01$). Maximal velocity was 12% slower on the treadmill test compared to that obtained with the UMTT. Maximal power showed a significant difference between modes of testing ($p < 0.01$) but not between groups. UMTT power represented respectively 77 and 78% of treadmill maximal power for LDR and MDR. Significant differences ($p < 0.01$) were also found between tests for mean HR_{max} (Figure 2, panel A). *Post-hoc* analysis indicated that HRs were different between T_{lim} test and the two other tests. HR_{max} during the T_{lim} test were lower than during the treadmill test by 5 $\text{beats} \cdot \text{min}^{-1}$ and 3 $\text{beats} \cdot \text{min}^{-1}$ for LDR and MDR, respectively. Finally a significant difference was found between groups for T_{lim} ($p < 0.01$), MDR showing a 23% longer running time than their LDR counterparts (Figure 2, panel B).

DISCUSSION

The aim of this study was to look at the training profile contribution to time-to-exhaustion at $v \dot{V}O_{2max}$. The idea underlying this work was mainly related to the difference in the contribution of the anaerobic energy production systems in the performances of two types of runners. For example, middle-distance runners dedicate a great part of their training sessions to short intermittent exercises (up to 90% $\dot{V}O_{2max}$) in order to improve their anaerobic energy system (alactic and lactic components) whereas to increase the efficiency of the aerobic energy supplying system, long-distance runners do more fundamental endurance training and much less anaerobic intervals. The runners of the present study were homogenous in terms of

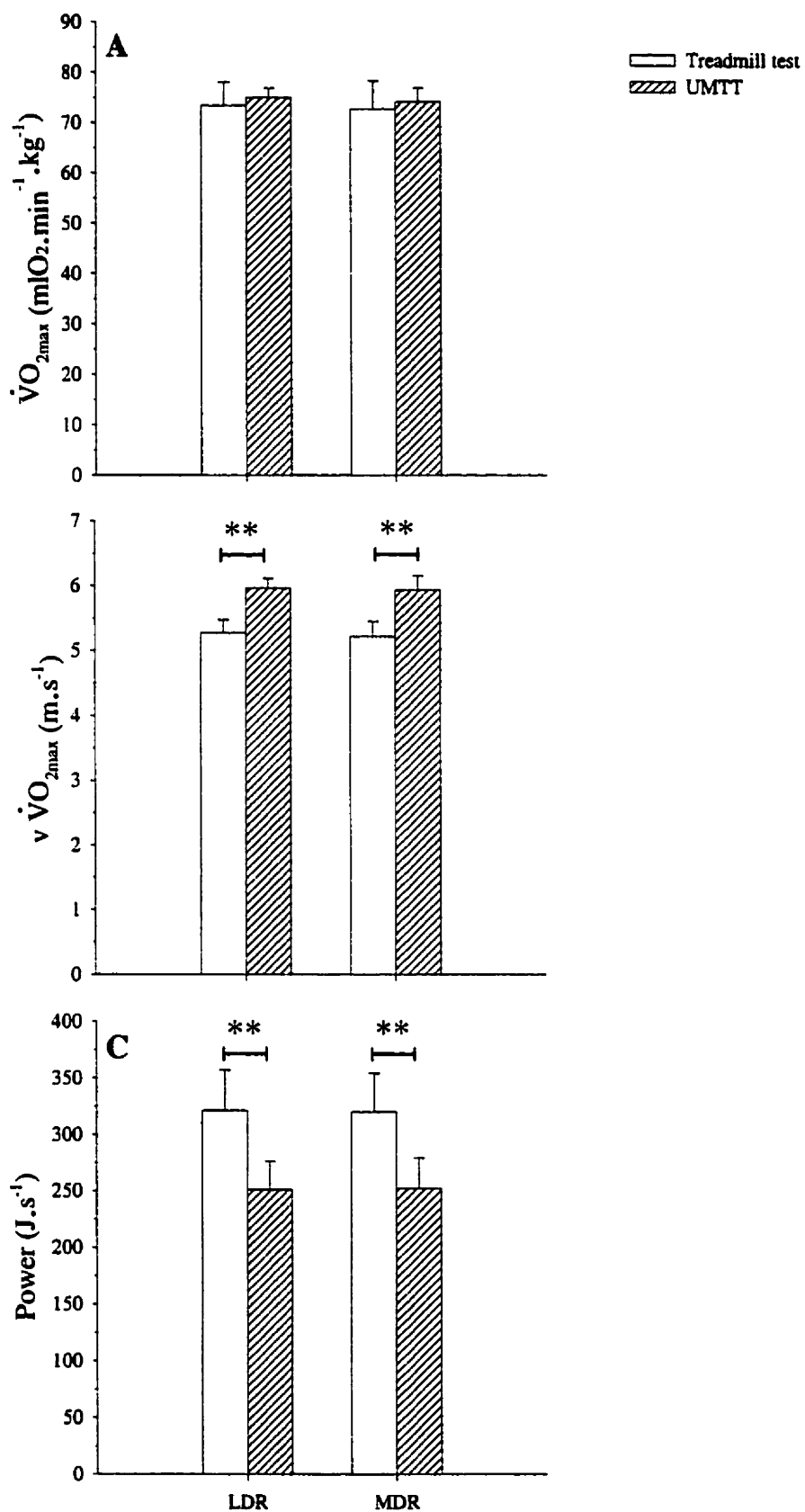


Figure 1: Maximal oxygen uptake (A), maximal aerobic speed (B), power (c), for treadmill and UMTT, respectively, for middle-distance and distance runners.

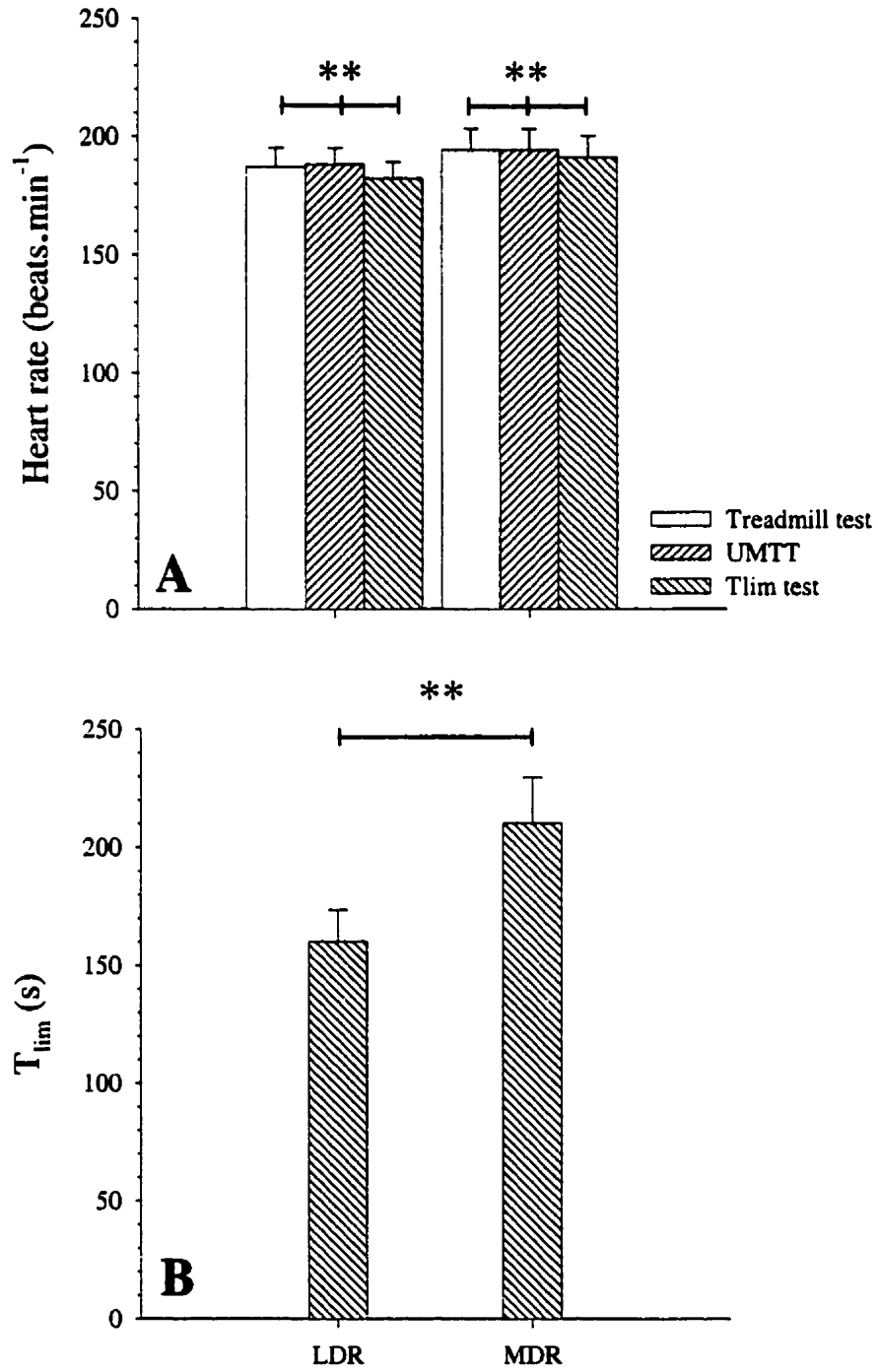


Figure 2: Mean maximal heart rate for all tests (A) and time to exhaustion (B) for middle-distance and distance runners, respectively.

traditional physiological variables measured on the treadmill such as $\dot{V}O_{2max}$, $\dot{V}CO_{2max}$, $\dot{V}E_{max}$, RER, $v \dot{V}O_{2max}$, T_{vent} , workload, and test durations (Table 2). These runners displayed some differences in their athletic history (Table 1) but nevertheless represented a good cluster of competitive athletes with a mean 10 km personal best (PB) of 32 min 10 s. They had at least a 10-year training expertise but LDR showed a wider range of expertise than MDR. MDR were younger and had lower mean and maximum weekly volumes of training than LDR. Even though MDR spent a substantial amount of training time on high intensity training, endurance training adaptations might have played a major role in the performance capacity of both groups because MDR had also high weekly volume of training (90 km). The physiological homogeneity of these subjects was confirmed by the maximal physiological responses to the treadmill test that showed no significant difference between groups.

Performance tests and $\dot{V}O_{2max}$

Léger & Boucher (1980) developed a multistage track test (UMTT) to obtain a so-called maximal aerobic speed used to predict $\dot{V}O_{2max}$. The UMTT is considered valid and reliable to estimate $\dot{V}O_{2max}$ of trained as well as untrained subjects. These authors have found high correlation between $\dot{V}O_{2max}$ measured on treadmill and UMTT estimated $\dot{V}O_{2max}$ ($r = 0.98$). Therefore it appeared justified to use the simple linear equation developed by Léger & Mercier (1984) to estimate $\dot{V}O_{2max}$ values from UMTT results. In the present study, UMTT equivalents were slightly slower (2%) than treadmill $\dot{V}O_{2max}$ but this difference was not significant. Our findings thus confirm that both protocols yielded statistically similar $\dot{V}O_{2max}$ values although the treadmill protocol of the present study used a 3% slope component to avoid an entrainment effect from the belt speed.

In spite of this similarity between measured and predicted $\dot{V}O_{2max}$, estimated mechanical power at maximal velocity during the UMTT yielded only 77-78% of the power calculated in the treadmill test. Meerghaeghe & Coster's equation (1986) takes into account the subject's body mass, the grade and the running speed. Because the subject's body mass was identical in the two tests and the speed attained during the treadmill test was about 88% of the speed

observed in the UMTT, it appears that both the speed of running and the treadmill grade contributed equally to this difference.

Protocol design has been shown to influence $\dot{V}O_{2max}$ values as speed and grade are factors responsible for different $v \dot{V}O_{2max}$ values (Billat & Koralsztein 1996, Hill & Rowell 1996a). Results of our investigation showed that the velocities reached at the last stage of UMTT and treadmill test were significantly different. The UMTT 12% faster speed is congruent with Lacour's findings (Lacour et al. 1991) who reported that MDR had a significant higher velocity with the UMTT than during a treadmill running test with a grade but differs from others in which LDR reached higher velocity during a flat treadmill running test (+4.7%) (Billat et al. 1996). This confirms that small differences in running test protocols might yield significant differences in the calculated $v \dot{V}O_{2max}$ as mentioned by Billat & Koralsztein (1996). Despite a significant difference between tests, Lacour et al. (1991) found a high correlation ($r = 0.89$) between UMTT and treadmill velocities while in the present study, the correlation coefficient was somewhat lower ($r = 0.73$) but nevertheless significant ($p < 0.05$) and in the same range (results not shown).

$v \dot{V}O_{2max}$ and T_{lim}

In the present study, T_{lim} were in the lower range of those reported in the literature (mean values from 2.9 to 8.7 min according to Billat & Koralsztein, (1996)). Moreover, T_{lim} interindividual variability appears to be quite high. Villeneuve (1996) for example, mentioned that individual values published in the literature varied from 2.2 to 10.5 min while Billat & Koralsztein (1996) reported a coefficient of variation reaching 25% with a mean duration of 6 min. Methodological differences are probably involved in this T_{lim} variability as the determination of $v \dot{V}O_{2max}$ is highly variable from one study to another. In a survey of the literature, Villeneuve (1996) reported that T_{lim} and stage duration during the test used to determine $v \dot{V}O_{2max}$ were highly correlated ($r = 0.81$). Although Villeneuve (1996) reported a Pearson correlation coefficient, the relationship appears to be curvilinear and the correlation might even have been stronger if a curvilinear relation had been investigated. Thus a significant proportion of T_{lim} variability at $v \dot{V}O_{2max}$ appears to be a consequence of the test

conditions prevailing while measuring $v \dot{V}O_{2max}$. This sounds logical since a shorter stage duration would permit to attain a higher running speed before reaching $\dot{V}O_{2max}$, consequently this higher $v \dot{V}O_{2max}$ could be tolerated for a shorter period during the T_{lim} test. This conclusion that T_{lim} is highly dependent of the methodology used to measure $v \dot{V}O_{2max}$ suggests that it is of little value to compare T_{lim} between studies and it also suggests that T_{lim} measurement might be of little practical value unless the conditions for the determination of $v \dot{V}O_{2max}$ are strictly standardised.

T_{lim} in middle distance runners

The main findings of this investigation showed that MDR had a 23.8% longer T_{lim} than LDR (Figure 2) with approximately the same variability (CV of 8.3% and 9.2%, respectively). Although no anaerobic physiological indicators have been collected in the present study, the difference between MDR and LDR might be related to their anaerobic capacity because all runners were quite homogenous in terms of $\dot{V}O_{2max}$ and $v \dot{V}O_{2max}$ on UMTT. Significant relationships between T_{lim} at $v \dot{V}O_{2max}$ and the anaerobic capacity (Billat et al. 1994a) or between T_{lim} at $v \dot{V}O_{2max}$ and oxygen deficit (Hill & rowell 1996b) have been noted before although Hill & Rowell (1996b) concluded that T_{lim} at $v \dot{V}O_{2max}$ cannot be used to estimate anaerobic capacity.

The difference between MDR and LDR might be related to specific training adaptations in the anaerobic components of middle distance running. Some studies (Nummela et al. 1996a, 1996b; Rusko & Nummela 1996) have precisely shown that in comparison to athletes from purely endurance activities (e.g. long distance runners), athletes from lactic anaerobic sports (e.g. 400-m runners, power athletes) are able to reach higher workloads without a maximal oxygen uptake increase, the additional work being seemingly sustained by anaerobic energy production. Medbo & Tabata (1989) have also shown that both aerobic and anaerobic energy productions play a significant role in exhausting exercise lasting between 30 s to 3 min as the contribution of the anaerobic energy production declined with exercise duration from respectively 60%, 50% and 35% of total energy release during exercises lasting 30 s, 1 min and 2 min. Moreover, Faina et al. (1997) comparing anaerobic energy system in three different

sport activities, confirmed a tendency, in the middle-distance swimmers, to complete the time-to-exhaustion test with the highest proportion of anaerobic contribution while cyclists displayed the highest $\dot{V}O_{2\max}$ but the lowest T_{lim} . The results of the present study confirmed previous results as time-to-exhaustion were independent from $\dot{V}O_{2\max}$. On the other hand, mean HR_{\max} obtained during the T_{lim} test were significantly lower than during the two other tests. These lower HR_{\max} were probably related to the duration of the tests as the T_{lim} test was too short to reach maximal heart rate values.

With regards to the definition of T_{lim} at $v \dot{V}O_{2\max}$, the similarities between MDR and LDR in traditional physiological measures ($\dot{V}O_{2\max}$, $\dot{V}CO_{2\max}$, $\dot{V}E$, RER, T_{vent} and $v \dot{V}O_{2\max}$) during the incremental treadmill running test as well as similar MAS during the UMTT should in theory translate into similar performance in a T_{lim} test. In spite of these physiological similarities, MDR had a longer T_{lim} at $v \dot{V}O_{2\max}$ suggesting that some inherent differences not measured by a performance test or differences in the adaptation induced by their training program might be responsible for that increased performance. Indeed, it has been demonstrated many years ago that MDR and LDR have slightly different muscle characteristics such as muscle fibers proportions and enzymatic activities. For instance, Costill et al. (1976) reported that slow twitch fibers represented about 50% of *gastrocnemius* muscle in seven MDR in comparison to about 69% in five LDR whereas in the *m. vastus lateralis*, Howald (1982) reported values reaching 63% and 78% in MDR and LDR respectively. It has also been shown that proportions of fiber types are responsive to the type of training even in well-trained individuals. Jansson et al. (1978) had four LDR trained for 11 weeks with an anaerobic training program (interval training at 90-100% of $\dot{V}O_{2\max}$) and subsequently with an aerobic training program (70-80% of $\dot{V}O_{2\max}$) for 18 weeks. The proportion of type I muscle fibers in the *m. vastus lateralis* increased from 52% following the first program to 69% after the second indicating that a specific training regime induced different adaptation. Muscle biochemical characteristics are also modified by interval training program similar to the training program used by MDR. Roberts et al. (1982) reported that human *gastrocnemius* muscle phosphorylase, phosphofructokinase (PFK) and lactate dehydrogenase (LDH) increased relatively more after an interval-training program than aerobic enzymes such as

glyceraldehyde phosphate dehydrogenase (GAPDH), succinate dehydrogenase (SDH) or malate dehydrogenase (MDH). An increase in the training intensity from the 75-80% of $\dot{V}O_{2max}$ such as generally used by LDR to the 95-100% frequently used by MDR has also important effects on the kinetics of NADH. Schantz (1986) calculated that increasing work intensity from 75-80% to 100% of $\dot{V}O_{2max}$ increase the rate of glycolytic NADH production by about 80% and the rate of NADH oxidation via the LDH reaction by 160%. Anaerobic interval training also increased the buffer capacity of skeletal muscle as McKenzie et al. (1983) showed that MDR have a higher muscle buffer capacity than LDR. This local muscle adaptation thus gives the interval trained muscle the capacity to buffer the higher lactate concentrations observed in muscle when the work intensity increases from 75-80% to 100% of $\dot{V}O_{2max}$ (Schantz 1986). These muscle adaptations induced by interval training might therefore be one of the reasons for the enhanced T_{lim} performance of MDR.

CONCLUSION

In conclusion, the results of the present investigation demonstrated that T_{lim} was independent from $\dot{V}O_{2max}$ and that training profile of middle-distance and long-distance runners played a major role in T_{lim} performance when $v \dot{V}O_{2max}$ was obtained with test stages of short duration. Moreover, the anaerobic capacity of the runners or the specific adaptation induced in middle-distance runners by their training regime might have been a more important variable influencing T_{lim} performance than $\dot{V}O_{2max}$.

REFERENCES

Babineau C, Léger L (1997) Physiological response of 5/1 intermittent aerobic exercise and its relationship to 5 km endurance performance. *Int J Sports Med* 18: 13-19

Billat VL, Blondel N, Berthoin S (1999) Determination of the velocity associated with the longest time to exhaustion at maximal oxygen uptake. *Eur J Appl Physiol* 80: 159-161

Billat VL, Hill DW, Pinoteau J, Petit B, Koralsztein JP (1996) Effect of protocol on determination of velocity at $\dot{V}O_{2\max}$ and on its time to exhaustion. *Arch Physiol Biochem* 104: 313-321

Billat VL, Koralsztein JP (1996) Significance of the velocity at $\dot{V}O_{2\max}$ and time to exhaustion at this velocity. *Sports Med* 22: 90-108

Billat VL, Renoux JC, Pinoteau J, Petit B, Koralsztein JP (1994a) Times to exhaustion at 100% of velocity at $\dot{V}O_{2\max}$ and modelling of the time-limit/velocity relationship in elite long-distance runners. *Eur J Appl Physiol* 69: 271-273

Billat VL, Renoux JC, Pinoteau J, Petit B, Koralsztein JP (1994b) Reproducibility of running time to exhaustion at $\dot{V}O_{2\max}$ in subelite runners. *Med Sci Sports Exerc* 26: 254-257

Costill DL, Daniels J, Evans W, Fink W, Krahenbuhl G, Saltin B (1976) Skeletal muscle enzymes and fiber composition in male and female track athletes. *J Appl Physiol* 40: 149-154

Cunningham LN (1990) Relationship of running economy, ventilatory threshold, and maximal oxygen consumption to running performance in high school females. *Res Q Exerc Sport* 61: 369-374

Daniels J, Scardina N, Hayes J (1984) Elite and subelite female middle- and long-distance runners. In: Landers DM (ed) Sport and elite performance, Human Kinetics, Champaign, pp 57-72.

Di Prampero P (1986) The energy cost of human locomotion on land and in water. *Int J Sports Med* 7: 55-72

Faina M, Billat VL, Squadrone R, De Angelis M, Koralsztein JP, Dal Monte A (1997) Anaerobic contribution to the time to exhaustion at the minimal exercise intensity at which maximal oxygen uptake occurs in elite cyclists, kayakers and swimmers. *Eur J Appl Physiol* 76: 13-20

Hill DW, Rowell AL (1996a) Running velocity at $\dot{V}O_{2\max}$. *Med Sci Sports Exerc* 28: 114-119

Hill DW, Rowell AL (1996b) Significance of time to exhaustion during exercise at the velocity associated with $\dot{V}O_{2\max}$. *Eur J Appl Physiol* 72: 383-386

Howald H (1982) Training-induced morphological and functional changes in skeletal muscles. *Int J Sports Med* 3: 1-12

Jansson E, Sjodin B, Tesch P (1978) Changes in muscle fibre type distribution after physical training. *Acta Physiol Scand* 104: 235-237

Kachouri M, Vandewalle H, Huet M, Thomaidis M, Jousselein E, Monod H (1996) Is the exhaustion time at maximal aerobic speed an index of aerobic endurance? *Arch Physiol Biochem* 104: 330-336

Lacour JR, Padilla-Magunacelaya S, Barthélémy JC, Dormois D (1990) The energetics of middle-distance running. *Eur J Appl Physiol* 60: 38-43

Lacour JR, Padilla-Magunacelaya S, Chatard JC, Arsac L, Barthélémy JC (1991) Assessment of running velocity at maximal oxygen uptake. *Eur J Appl Physiol* 62: 77-82

Léger L, Boucher R (1980) An indirect continuous running multistage field test: the Université de Montreal track test. *Can J Appl Sport Sci* 5: 77-84

Léger L, Mercier D (1984) Gross energy cost of horizontal treadmill and track running. *Sports Med* 1: 270-277

McKenzie D, Parkhouse W, Rhodes E, Hochacka P, Ovalle W, Monsensen T, Shinn S (1983) Skeletal muscle buffering capacity in elite athletes. In: Knuttgen H, Vogel J, Poortmans J (eds) *Biochemistry of exercise, Human Kinetics, Champaign*, pp 584-589.

McLellan TM, Cheung SS, Jacobs I (1995) Variability of time to exhaustion during submaximal exercise. *Can J Appl Physiol* 20: 39-51

Medbo JI, Tabata I (1989) Relative importance of aerobic and anaerobic energy release during short-lasting exhausting bicycle exercise. *J Appl Physiol* 67: 1881-1886

Meerghaeghe A, De Coster A (1986) Les épreuves d'effort en pratique pneumologique. *Rev Mal Resp* 3: 413-420

Monod H, Scherrer J (1965) The work capacity of synergy muscular group. *Ergonomics* 8: 329-338

Morgan DW, Baldini FD, Martin PE, Kohrt WM (1989) Ten kilometer performance and predicted velocity at $\dot{V}O_{2\max}$ among well-trained male runners. *Med Sci Sports Exerc* 21: 78-83

Noakes TD (1988) Implications of exercise testing for prediction of athletic performance: a contemporary perspective. *Med Sci Sports Exerc* 20: 319-330

Noakes TD, Myburgh KH, Schall R (1990) Peak treadmill running velocity during the $\dot{V}O_{2max}$ test predicts running performance. *J Sports Sci* 8: 35-45

Nummela A, Rusko H (1995) Time course of anaerobic and aerobic energy expenditure during short-term exhaustive running in athletes. *Int J Sports Med* 16: 522-527

Nummela A, Mero A, Stray-Gundersen J, Rusko H (1996a) Important determinants of anaerobic running performance in male athletes and non-athletes. *Int J Sports Med* 17: S91-96

Nummela A, Alberts M, Rijntjes RP, Luhtanen P, Rusko H (1996b) Reliability and validity of the maximal anaerobic running test. *Int J Sports Med* 17: S97-102

Prud'homme D, Bouchard C, Leblanc C, Landry F, Lortie G, Boulay MR (1984) Reliability of assessments of ventilatory thresholds. *J Sports Sci* 2: 489-493

Roberts AD, Billeter R, Howald H (1982) Anaerobic muscle enzyme changes after interval training. *Int J Sports Med* 3: 18-21

Rusko HK, Nummela A (1996) Measurement of maximal and submaximal anaerobic performance capacity: concluding chapter. *Int J Sports Med* 17: S125-129

Schantz PG (1986) Plasticity of human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 128: 1-62

Scott BK, Houmard JA (1994) Peak running velocity is highly related to distance running performance. *Int J Sports Med* 15: 504-507

Scrimgeour AG, Noakes TD, Adams B, Myburgh K (1986) The influence of weekly training distance on fractional utilization of maximum aerobic capacity in marathon and ultramarathon runners. *Eur J Appl Physiol* 55: 202-209

Villeneuve A (1996) Mesure de la durée d'un exercice à une puissance de 100% du $\dot{V}O_{2max}$.
Mémoire de maîtrise. Université de Montréal, Montréal, pp 132

APPENDIX A

The treadmill mechanical workload (W) was computed according to the equation proposed by Meergaeghe and Coster (1986) as follow:

$$W = \left[\frac{5.2 + V(2.05 + 0.29G) - 5.8 - \left(\frac{151}{Kg} \right)}{10.3} \right] \times Kg$$

where Kg = subject's body mass; V = running velocity in km.h⁻¹; G = grade in degree.

CHAPITRE VII

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le contrôle de l'entraînement implique que la plupart des facteurs d'influence puissent être quantifié le plus précisément possible. Il devient alors impératif pour l'atteinte du niveau optimal de performance qu'à chaque étape du cycle d'entraînement les qualités fonctionnelles soient évaluées de façon spécifique. Le lien entre l'état fonctionnel du sportif et la charge d'entraînement prévue est le problème central de la programmation de l'entraînement sportif. Werchoschanski (1992) l'identifie comme *«le maillon le plus faible dans la chaîne du système de commande du processus d'entraînement»*. Les processus d'adaptation déterminés par la nature, les dimensions et l'orientation de la charge d'entraînement, mettent en jeu une série de mécanismes régulateurs répondant à la spécificité du geste sportif. Ce paramètre constitue donc un facteur important qui doit être pris en compte lors de l'évaluation des fonctions organiques. L'évaluation du sportif doit analyser les coordinations musculaires, solliciter les filières énergétiques et stimuler les réactions neuro-végétatives propres à l'activité sportive et finalement reproduire le plus fidèlement possible les caractéristiques externes du mouvement.

Bien que les adaptations de la capacité de performance aérobie soient spécifiques au type d'entraînement, les réponses physiologiques revêtent un certain degré de généralité. Ainsi, les modifications de l'appareil contractile cardiaque provoquées par la surcharge de travail peuvent être reproduites par divers type d'exercice qui amènent des réponses cardiaques équivalentes. Les relations entre la charge de travail et la consommation d'oxygène d'un côté, et la charge de travail et la fréquence cardiaque de l'autre, permettent l'utilisation de cette dernière comme indicateur du niveau d'activation des processus aérobie. La première étude avait donc pour objectif de vérifier la possibilité d'utiliser, la fréquence cardiaque mesurée à des valeurs sous-maximales de la $\dot{V}O_{2max}$ lors d'un test progressif à l'effort pour prescrire les séances d'exercice en course à pied et à bicyclette. Les résultats démontrent que les triathlètes, les coureurs et les cyclistes peuvent utiliser les valeurs de fréquence cardiaque obtenues

indifféremment à la course ou sur ergocycle et indépendamment des valeurs absolues de la $\dot{V}O_{2max}$, comme variable de référence pour contrôler l'intensité des séances d'entraînement effectuées à la course et/ou à la bicyclette. Ces résultats sont particulièrement intéressants pour les sports multidisciplinaires tels que le triathlon ou le duathlon parce qu'ils offrent la possibilité: (1) de n'utiliser qu'un des deux tests d'évaluation de la consommation d'oxygène ; (2) de contrôler les aspects de densité de l'entraînement grâce à un indicateur multimodal.

L'émergence des sports multidisciplinaires comme le triathlon a conduit les athlètes et les entraîneurs à rechercher un indicateur physiologique fidèle et valide pour le contrôle de la charge de travail au cours d'une année d'entraînement. La fréquence cardiaque, en plus des indicateurs traditionnels tels que la vitesse de déplacement, la consommation d'oxygène et la perception de l'effort, semble un outil tout indiqué pour quantifier l'entraînement de la course et de la bicyclette telle que le montre la première étude. Aussi, les différentes modalités utilisées au cours des séances d'entraînement provoquent-elles, à long terme, des adaptations cardiovasculaires qui dans le cadre des disciplines cycliques s'expriment par une réponse cardiaque équivalente. La deuxième étude de cette thèse s'est intéressée à l'adaptation cardiaque à long terme et avait pour objectif de vérifier la possibilité d'utiliser les variables cardiorespiratoires sous-maximales mesurées lors d'un test progressif à l'effort pour la prescription d'exercice au cours d'une année d'entraînement en course à pied et à bicyclette chez huit triathlètes de niveau national et provincial. Les résultats de l'étude montrent que les triathlètes peuvent, en fonction de la forte relation obtenue d'une part, entre la fréquence cardiaque et les pourcentages de la $\dot{V}O_{2max}$ au test sur le cycle ergomètre ou sur le tapis roulant et d'autre part, entre les fréquences cardiaques de chaque test, utiliser cette dernière, indépendamment des valeurs absolues de la $\dot{V}O_{2max}$, comme variable de référence pour contrôler l'intensité des séances d'entraînement effectuées à la course et à bicyclette à toutes les étapes du cycle annuel.

Au cours d'un exercice cyclique, les chémorécepteurs centraux et périphériques répondent à l'activation musculaire par une augmentation de la ventilation afin de rencontrer les besoins accrus en oxygène. Les mécanismes de contrôle de la respiration semblent dépendre des modalités de l'exercice. Aussi, en plus de l'intensité, de la durée, de la masse musculaire

engagée et de la fatigue, le mode d'exercice, statique ou dynamique, stimulerait différemment les centres respiratoires. L'engagement musculaire (amplitude, fréquence et type de contraction) qui varie en fonction du type de locomotion peut-il affecter la réponse ventilatoire? La troisième étude de cette thèse avait pour objectif de comparer le patron d'adaptation des variables ventilatoires lors de tests d'effort progressif sur cycle ergomètre et tapis roulant chez huit coureurs. Les différences de patrons ventilatoires observées entre tests suggèrent que les centres de contrôle de la respiration seraient: (1) plus sensibles à l'apparition des résidus métaboliques au niveau musculaire lors du test sur cycle ergomètre, et (2) plus réceptifs aux afférences réflexes d'origine musculaire produites par les forces agissant sur les membres du train inférieur lors du test sur tapis roulant. L'intégration de ces afférences réflexes par les centres de contrôle de la respiration s'exprimerait, sur le tapis, par la modulation équilibrée de \dot{f} et VC pour la génération d'une ventilation adéquate tandis qu'au cours d'un test sur ergocycle, le système nerveux privilégie l'augmentation du VC au détriment de la \dot{f} .

Dans le cadre de l'évaluation de terrain, le concept de puissance critique, basé sur la relation vitesse-durée, a souvent servi d'estimateur de l'endurance aérobie. Par contre, la diversité des protocoles utilisés pour déterminer la vitesse minimale permettant d'atteindre la $\dot{V}O_{2max}$ a provoqué une très grande hétérogénéité dans les résultats obtenus. La grande variabilité de la mesure a rendu impossible la généralisation d'un test pour l'évaluation d'un index d'endurance. Le profil d'entraînement de l'athlète, c'est-à-dire le type de travail réalisé dans les séances d'entraînement, semble être un facteur non négligeable de la performance réalisée au temps d'épuisement limite. La dernière étude de cette thèse avait pour objectif de comparer le temps d'épuisement limite (T_{lim}) à vitesse aérobie maximale chez des coureurs de demi-fond et des coureurs de fond. Selon l'hypothèse avancée, les coureurs de demi-fond devraient obtenir un temps d'épuisement limite plus long que les coureurs de fond en raison d'une plus grande efficacité de leur système anaérobie lactique. Les résultats de cette étude démontrent que lorsque la $v \dot{V}O_{2max}$ est déterminée par des tests à palier court, le profil d'entraînement des coureurs de demi-fond et des coureurs de fond joue un rôle majeur dans les performances obtenues au T_{lim} . De plus, la capacité du système anaérobie des coureurs et/ou des adaptations

spécifiques induites par le régime d'entraînement des coureurs de demi-fond pourraient avoir été une variable plus importante dans l'expression du T_{lim} que la $\dot{V}O_{2max}$.

Les études de cette thèse raffinent le principe de spécificité de l'entraînement. Premièrement, par la mise en évidence d'une adaptation généralisée des facteurs cardiaques face aux exigences des exercices multimodaux. Effectivement, les adaptations physiologiques provoquent une réponse cardiaque qui n'est pas uniquement le reflet d'un travail musculaire mais aussi de l'état d'entraînement du sportif. L'exploitation plus efficace du potentiel biologique et moteur chez les athlètes d'élite leur permet d'uniformiser les réponses à l'effort. Deuxièmement, par une intégration des modalités d'entraînement qui mène à une spécialisation fonctionnelle plus large. Ainsi, l'adaptation des triathlètes face aux exigences des programmes d'entraînement multimodaux peut être vue comme une optimisation du potentiel biologique, une recherche d'économie. Troisièmement, par une modulation des facteurs de variations cardiorespiratoires pour le contrôle de la respiration. La modulation du volume courant et de la fréquence respiratoire permet une plasticité fonctionnelle du système cardiorespiratoire qui peut ainsi générer une réponse ventilatoire similaire lorsque soumis à différentes modalités d'exercice. Quatrièmement, par la différenciation des profils d'entraînement en raison de l'efficacité de la filière anaérobie lactique chez les athlètes qui obtiennent une puissance critique plus élevée.

BIBLIOGRAPHIE

Adreani CM, Hill JM, Kaufman MP (1997) Responses of group III and IV muscle afferents to dynamic exercise. *J Appl Physiol* 82:1811-1817

Adreani CM, Kaufman MP (1998) Effect of arterial occlusion on responses of group III and IV afferents to dynamic exercise. *J Appl Physiol* 84:1827-1833

Ainsworth DM, Smith CA, Eicker SW, Ducharme NG, Henderson KS, Snedden K, Dempsey JA (1997) Pulmonary-locomotory interactions in exercising dogs and horses. *Respir Physiol* 110:287-294

Andersen KL, Bolstad A, Loyning A, Irving L (1960) Physical fitness of arctic indians. *J Appl Physiol* 15:645-648

Babineau C, Léger L (1997) Physiological response of 5/1 intermittent aerobic exercise and its relationship to 5 km endurance performance. *Int J Sports Med* 18:13-19

Balke B (1963) A simple field test for the assessment of physical fitness. Civil Aeromedical Research Institute Report 63-18. Federal Aviation Agency, Oklahoma City (OK)

Bangsbo J (1998) Quantification of anaerobic energy production during intense exercise. *Med Sci Sports Exerc* 30:47-52

Barbeau P, Serresse O, Boulay MR (1993) Using maximal and submaximal aerobic variables to monitor elite cyclists during a season. *Med Sci Sports Exerc* 25:1062-1069

Bassett DR, Howley ET (1997) Maximal oxygen uptake: "classical" versus "contemporary" viewpoints. *Med Sci Sports Exerc* 29:591-603

- Bassett DR, Howley ET (2000) Limiting factors for maximum oxygen uptake and determinants of endurance performance. *Med Sci Sports Exerc* 32:70-84
- Bergh U, Ekblom B, Astrand PO (2000) Maximal oxygen uptake "classical" versus "contemporary" viewpoints. *Med Sci Sports Exerc* 32:85-88
- Berthoin S, Gerbeaux M, Turpin E, Guerpin F, Lensele-Corbeil G, Vandendorpe F (1994) Comparison of two field tests to estimate maximum aerobic speed. *J Sports Sci* 12:355-362
- Billat LV, Koralsztejn JP (1996a) Significance of the velocity at $\dot{V}O_{2max}$ and time to exhaustion at this velocity. *Sports Med* 22:90-108
- Billat V, Faina M, Sardella F, Marini C, Fanton F, Lupo S, Faccini P, de Angelis M, Koralsztejn JP, Dalmonte A (1996b) A comparison of time to exhaustion at $\dot{V}O_{2max}$ in elite cyclists, kayak paddlers, swimmers and runners. *Ergonomics* 39:267-277
- Billat V, Renoux JC, Pinoteau J, Petit B, Koralsztejn JP (1994a) Cinétiques des variables cardio-pulmonaires et métaboliques au cours d'épreuves exhaustives (temps limites) à 90, 100 et 105% de la vitesse maximale aérobie chez 16 coureurs élites. *Sci & Sports* 1:30-42
- Billat V, Renoux JC, Pinoteau J, Petit B, Koralsztejn JP (1994b) Reproducibility of running time to exhaustion at $\dot{V}O_{2max}$ in subelite runners. *Med Sci Sports Exerc* 26:254-257
- Billat V, Renoux JC, Pinoteau J, Petit B, Koralsztejn JP (1994c) Times to exhaustion at 100% of velocity at $\dot{V}O_{2max}$ and modelling of the time-limit/velocity relationship in elite long-distance runners. *Eur J Appl Physiol* 69:271-273
- Billat VL, Blondel N, Berthoin S (1999) Determination of the velocity associated with the longest time to exhaustion at maximal oxygen uptake. *Eur J Appl Physiol* 80:159-161

Billat VL, Hill DW, Pinoteau J, Petit B, Koralsztein JP (1996c) Effect of protocol on determination of velocity at $\dot{V}O_{2max}$ and on its time to exhaustion. *Arch Physiol Biochem* 104:313-321

Bonsignore MR, Morici G, Abate P, Romano S, Bonsignore G (1998) Ventilation and entrainment of breathing during cycling and running in triathletes. *Med Sci Sports Exerc* 30:239-245

Bouchard C, Boulay MR, Dionne FT, Pérusse L, Thibault MC, Simoneau JA (1990a) Genotype, aerobic performance and response to training. In: Beunen G, Ghesquiere J, Reybrouck T, Claessens AL (eds), *Children and Exercise*. Ferdinand Verlag, Stuttgart, pp 124-135

Bouchard C, Boulay MR, Simoneau JA, Lortie G, Pérusse L (1988) Heredity and trainability of aerobic and anaerobic performances. An update. *Sports Med* 5:69-73

Bouchard C, Dionne FT, Simoneau JA, Boulay MR (1992) Genetics of aerobic and anaerobic performances. In: Holloszy JO (ed), *Exerc Sport Sci Rev*, vol 20. Williams & Wilkins, Baltimore, pp 27-58

Bouchard C, Godbout P, Mondor JC, Leblanc C (1979) Specificity of maximal aerobic power. *Eur J Appl Physiol* 40:85-93

Bouchard C, Lesage R, Lortie G, Simoneau JA, Hamel P, Boulay MR, Pérusse L, Thériault G, Leblanc C (1986a) Aerobic performance in brothers, dizygotic and monozygotic twins. *Med Sci Sports Exerc* 18:639-646

Bouchard C, Lortie G (1984) Heredity and endurance performance. *Sports Med* 1:38-64

Bouchard C, Lortie G, Simoneau JA, Leblanc C, Thériault G, Tremblay A (1984) Submaximal power output in adopted and biological siblings. *Ann Hum Biol* 11:303-309

Bouchard C, Malina RM (1983) Genetics of physiological fitness and motor performance. Exerc Sport Sci Rev 11:306-339

Bouchard C, Pérusse L, Boulay MR, Dionne FT, Thibault MC, Després JP, Prud'homme D, Simoneau JA, Thériault G, Tremblay A (1990b) Genetics and adaptation to training New horizons of human movements. In: Proceedings of the Seoul Olympic Scientific Congress, pp 56-61

Bouchard C, Simoneau JA, Lortie G, Boulay MR, Marcotte M, Thibault MC (1986b) Genetic effects in human skeletal muscle fiber type distribution and enzyme activities. Can J Physiol Pharmacol 64:1245-1251

Boulay MR (1995) Physiological monitoring of elite cyclists. Sports Med 20(1):1-11

Boulay MR, Ama PF, Bouchard C (1988) Racial variation in work capacities and powers. Can J Sport Sci 13:127-135

Boulay MR, Hamel P, Simoneau JA, Lortie G, Prud'homme D, Bouchard C (1984) A test of aerobic capacity: description and reliability. Can J Sport Sci 9 (3):122-126

Boulay MR, Lortie G, Simoneau JA, Bouchard C (1986) Sensitivity of maximal aerobic power and capacity to anaerobic training is partly genotype dependent. In: Malina RM, Bouchard C (eds), Sports and Human Genetics. Human Kinetics, Champaign, IL, pp 173-182

Boulay MR, Simoneau JA, Lortie G, Bouchard C (1997) Monitoring high-intensity endurance exercise with heart rate and thresholds. Med Sci Sports Exerc 29 (1):125-132

Bruce EN, Cherniack NS (1987) Central chemoreceptors. J Appl Physiol 62:389-402

Busse MW, Scholz J, Maassen N (1992a) Plasma potassium and ventilation during incremental exercise in humans: modulation by sodium bicarbonate and substrate availability. *Eur J Appl Physiol* 65:340-346

Busse MW, Scholz J, Saxler F, Maassen N, Boning D (1992b) Relationship between plasma potassium and ventilation during successive periods of exercise in men. *Eur J Appl Physiol* 64:22-25

Camus G, Thys H (1991) [Relationship between oxygen deficit and $\dot{V}O_{2max}$ in supramaximal running]. *Arch Int Physiol Biochim Biophys* 99:199-203

Carré F (1994) Hypertrophie cardiaque d'adaptation du sportif: les limites physiologiques. *Sci & Sports* 9:73-80

Casey K, Duffin J, Kelsey CJ, McAvoy GV (1987) The effect of treadmill speed on ventilation at the start of exercise in man. *J Physiol (Lond)* 391:13-24

Cooper K (1968) A mean of assessing maximal oxygen intake. *JAMA* 203:201-204

Costill DL, Thomason H, Roberts E (1973) Fractional utilization of aerobic capacity during distance running. *Med Sports Sci* 5:248-252

Costill DL, Daniels J, Evans W, Fink W, Krahenbuhl G, Saltin B (1976) Skeletal muscle enzymes and fiber composition in male and female track athletes. *J Appl Physiol* 40:149-154

Daniels J, Daniels N (1992) Running economy of elite male and elite female runners. *Med Sci Sports Exerc* 24:483-489

Daniels J, Scardina N, Hayes J (1984) Elite and subelite female middle- and long-distance runners. In: Landers DM (ed), *Sport and Elite Performance*, vol 3. Human Kinetics, Champaign, IL., pp 57-72

Decety J, Jeannerod M, Durozard D, Baverel G (1993) Central activation of autonomic effectors during mental simulation of motor actions in man. *J Physiol (Lond)* 461:549-563

Dejours P (1963) The regulation of breathing during muscular exercise in man: a neuro-humoral theory. In: Cunningham D, Lloyd B (eds), *The Regulation of Human Respiration*. Black-Well, Oxford, pp 535-547

Di Prampero PE (1999) A brief comment on the factors limiting maximal oxygen uptake in humans. *Eur J Appl Physiol* 80:516-517

Di Prampero PE (1992) An analysis of the factors limiting maximal oxygen consumption in healthy subjects. *Chest* 101:188S-191S

Douglas PS (1989) Cardiac considerations in the triathlete. *Med Sci Sports Exerc* 21:S214-18

Douglas PS, O'Toole ML, Hiller WD, Reichek N (1986) Left ventricular structure and function by echocardiography in ultraendurance athletes. *Am J Cardiol* 58:805-809

Douglas PS, O'Toole ML, Hiller WD, Reichek N (1990) Different effects of prolonged exercise on the right and left ventricles. *J Am Coll Cardiol* 15:64-69

Dowell RT (1983) Cardiac adaptations to exercise. *Exerc Sport Sci Rev* 11:99-117

Duffin J, McAvoy GV (1988) The peripheral-chemoreceptor threshold to carbon dioxide in man. *J Physiol (Lond)* 406:15-26

Eldridge FL, Gill-Kumar P, Millhorn DE (1981) Input-output relationships of central neural circuits involved in respiration in cats. *J Physiol (Lond)* 311:81-95

Eldridge FL, Millhorn DE, Kiley JP, Waldrop TG (1985) Stimulation by central command of locomotion, respiration and circulation during exercise. *Respir Physiol* 59:313-337

Enoka RM, Stuart DG (1992) Neurobiology of muscle fatigue. *J Appl Physiol* 72:1631-1648

Faina M, Billat V, Squadrone R, De Angelis M, Koralsztein JP, Dal Monte A (1997) Anaerobic contribution to the time to exhaustion at the minimal exercise intensity at which maximal oxygen uptake occurs in elite cyclists, kayakers and swimmers. *Eur J Appl Physiol* 76:13-20

Fink GR, Adams L, Watson JD, Innes JA, Wuyam B, Kobayashi I, Corfield DR, Murphy K, Jones T, Frackowiak RS, et al. (1995) Hyperpnoea during and immediately after exercise in man: evidence of motor cortical involvement. *J Physiol (Lond)* 489:663-675

Fitts RH (1994) Cellular mechanisms of muscle fatigue. *Journal of Applied Physiology* 74:49-94

Fitzgerald R, Lahiri S (1986) Reflex responses to chemoreceptor stimulation. In: Fishman A, Cherniak N, Widdicombe J (eds), *Handbook of Physiology: The Respiratory System*, vol 2. American Physiological Society, Bethesda, pp 313-362

Foster C, Costill DL, Daniels JT, Fink WJ (1978) Skeletal muscle enzyme activity, fiber composition and $\dot{V}O_{2max}$ in relation to distance running performance. *Med Sports Sci* 11:338-344

Gibson TM, Harrison MH, Wellicome RM (1979) An evaluation of a treadmill work test. *Br J Sports Med* 13:6-11

Gleser MA, Vogel JA (1973) Effects of acute alterations in $\dot{V}O_{2max}$ on endurance capacity of men. *J Appl Physiol* 34:443-447

Golberg ND (1985) [Changes in the activity and isoenzymic spectrum of skeletal muscle and brain hexokinase under organism adaptation to intensive physical exercise.]. *Ukr Biokhim Zh* 57:46-51

Gray J (1946) The multiple factor theory of the control of respiratory ventilation. *Science* 103:739

Hanninen O, Airaksinen O, Karipohja M, Manninen K, Sihvonon T, Pekkarinen H (1989) On-line determination of anaerobic threshold with rms-EMG. *Biomed Biochim Acta* 48:S493-503

Haouzi P, Hill JM, Lewis BK, Kaufman MP (1999) Responses of group III and IV muscle afferents to distension of the peripheral vascular bed. *J Appl Physiol* 87:545-553

Harms CA, Babcock MA, McClaran SR, Pegelow DF, Nickle GA, Nelson WB, Dempsey JA (1997) Respiratory muscle work compromises leg blood flow during maximal exercise. *J Appl Physiol* 82:1573-1583

Helal JN, Guezennec CY, Goubel F (1987) The aerobic-anaerobic transition: re-examination of the threshold concept including an electromyographic approach. *Eur J Appl Physiol* 56:643-649

Helbling D, Boutellier U, Spengler CM (1997) Modulation of the ventilatory increase at the onset of exercise in humans. *Respir Physiol* 109:219-229

Hermansen L, Andersen KL (1965) Aerobic work capacity in young Norwegian men and women. *J Appl Physiol* 20:425-431

Hermansen L, Saltin B (1969) Oxygen uptake during maximal treadmill and bicycle exercise. *J Appl Physiol* 26:31-37

- Herr MD, Imadojemu V, Kunselman AR, Sinoway LI (1999) Characteristics of the muscle mechanoreflex during quadriceps contractions in humans. *J Appl Physiol* 86:767-772
- Hickson RC, Foster C, Pollock ML, Galassi TM, Rich S (1985) Reduced training intensities and loss of aerobic power, endurance, and cardiac growth. *J Appl Physiol* 58:492-499
- Hickson RC, Kanakis C, Jr., Davis JR, Moore AM, Rich S (1982) Reduced training duration effects on aerobic power, endurance, and cardiac growth. *J Appl Physiol* 53:225-229
- Hickson RC, Rosenkoetter MA (1981) Reduced training frequencies and maintenance of increased aerobic power. *Med Sci Sports Exerc* 13:13-16
- Hill A, Lupton H (1923) Muscular exercise, lactic acid, and the supply and utilization of oxygen. *Q J Med* 16:135-171
- Hill DW (1993) The critical power concept. A review. *Sports Med* 16:237-254
- Hill DW, Rowell AL (1996a) Running velocity at $\dot{V}O_{2max}$. *Med Sci Sports Exerc* 28:114-119
- Hill DW, Rowell AL (1996b) Significance of time to exhaustion during exercise at the velocity associated with $\dot{V}O_{2max}$. *Eur J Appl Physiol* 72:383-6
- Hochstetler S, Rejeski W, Best D (1985) The influence of sex-role orientation on ratings of perceived exertion. *Sex Roles* 12:825-835
- Holloszy JO, Coyle EF (1984) Adaptations of skeletal muscle to endurance exercise and their metabolic consequences. *J Appl Physiol* 56:831-8
- Holloszy JO, Hansen PA (1996a) Regulation of glucose transport into skeletal muscle. In: Holloszy JO (ed), *Review of Physiology Biochemistry and Pharmacology*, vol 128. Springer Verlag, Berlin, pp 268

Holloszy JO, Kohrt WM (1996b) Regulation of carbohydrate and fat metabolism during and after exercise. *Annu Rev Nutr* 16:121-138

Holstege G (1987) Some anatomical observations on the projections from the hypothalamus to brainstem and spinal cord: an HRP and autoradiographic tracing study in the cat. *J Comp Neurol* 260:98-126

Hopkins WG (1991) Quantification of training in competitive sports. Methods and applications. *Sports Med* 12:161-183

Housh DJ, Housh TJ, Bauge SM (1989) The accuracy of the critical power test for predicting time to exhaustion during cycle ergometry. *Ergonomics* 32:997-1004

Howald H (1982) Training-induced morphological and functional changes in skeletal muscle. *Int J Sports Med* 3:1-12

Howley ET, Bassett DR, Welch HG (1995) Criteria for maximal oxygen uptake: review and commentary. *Med Sci Sports Exerc* 27:1292-1301

Iellamo F, Massaro M, Raimondi G, Peruzzi G, Legramante JM (1999) Role of muscular factors in cardiorespiratory responses to static exercise: contribution of reflex mechanisms. *J Appl Physiol* 86:174-180

James DV, Doust JH (2000) Time to exhaustion during severe intensity running: response following a single bout of interval training. *Eur J Appl Physiol* 81:337-345

Jansson E, Sjodin B, Tesch P (1978) Changes in muscle fibre type distribution after physical training. *Acta Physiol Scand* 104:235-237

Kachouri M, Vandewalle H, Huet M, Thomaidis M, Jousselein E, Monod H (1996) Is the exhaustion time at maximal aerobic speed an index of aerobic endurance? *Arch Physiol Biochem* 104:330-336

Katch VL, Sady SP, Freedson P (1982) Biological variability in maximum aerobic power. *Med Sci Sports Exerc* 14:21-25

Kelsey CJ, Duffin J (1992) Changes in ventilation in response to ramp changes in treadmill exercise load. *Eur J Appl Physiol* 65:480-484

Keul J, Konig D, Huonker M, Halle M, Wohlfahrt B, Berg A (1996) Adaptation to training and performance in elite athletes. *Res Q Exerc Sport* 67:29-36

Knight DR, Schaffartzik W, Poole DC, Hogan MC, Bebout DE, Wagner PD (1993) Effects of hyperoxia on maximal leg O₂ supply and utilization in men. *J Appl Physiol* 75:2586-2594

Kohrt WM, Morgan DW, Bates B, Skinner J (1987) Physiological responses of triathletes to maximal swimming, cycling, and running. *Med Sci Sports Exerc* 19:51-55

Kohrt WM, O'Connor JS, Skinner JS (1989) Longitudinal assessment of responses by triathletes to swimming, cycling, and running. *Med Sci Sports Exerc* 21:569-575

Komi PV, Karlsson J (1979) Physical performance, skeletal muscle enzyme activities, and fibre types in monozygous and dizygous twins of both sexes. *Acta Physiol Scand* 462:1-28

Komi PV, Rusko H, Vos J, Vihko V (1977a) Anaerobic performance capacity in athletes. *Acta Physiol Scand* 100:107-114

Komi PV, Viitasalo JH, Havu M, Thorstensson A, Sjodin B, Karlsson J (1977b) Skeletal muscle fibres and muscle enzyme activities in monozygous and dizygous twins of both sexes. *Acta Physiol Scand* 100:385-392

Koutedakis Y (1995) Seasonal variation in fitness parameters in competitive athletes. *Sports Med* 19:373-392

Krough A, Lindhard J (1913) The regulation of respiration and circulation during initial stage of muscular work. *J Physiol (Lond)* 47:112-136

Lacour J, Montmayeur A, Dormois D (1989) Validation of the UMTT test in a group of elite middle-distance runners. *Sci Mot* 7:3-8

Lacour JR, Padilla-Magunacelaya S, Barthelemy JC, Dormois D (1990) The energetics of middle-distance running. *Eur J Appl Physiol* 60:38-43

Lacour JR, Padilla-Magunacelaya S, Chatard JC, Arsac L, Barthelemy JC (1991) Assessment of running velocity at maximal oxygen uptake. *Eur J Appl Physiol* 62:77-82

Lavoie N, Mercer T (1987) Incremental and constant-load determinations of $\dot{V}O_{2max}$ and maximal constant-load performance time. *Can J Sports Sci* 12:229-232

Lee H, Banzett R (1997) Mechanical links between locomotion and breathing: can you breathe with your legs? *News Physiol Sci* 12:273-278

Léger L, Boucher R (1980) An indirect continuous running multistage field test: the Université de Montreal track test. *Can J Appl Sport Sci* 5:77-84

Léger L, Mercier D (1984) Gross energy cost of horizontal treadmill and track running. *Sports Med* 1:270-277

Legramante JM, Raimondi G, Adreani CM, Sacco S, Iellamo F, Peruzzi G, Kaufman MP (2000) Group III muscle afferents evoke reflex depressor responses to repetitive muscle contractions in rabbits. *Am J Physiol Heart Circ Physiol* 278:H871-877

Lesage R, Simoneau JA, Jobin J, Leblanc J, Bouchard C (1985) Familial resemblance in maximal heart rate, blood lactate and aerobic power. *Hum Heredity* 35:182-189

Lindinger MI, Sjogaard G (1991) Potassium regulation during exercise and recovery. *Sports Med* 11:382-401

Lipski J, Bektas A, Porter R (1986) Short latency inputs to phrenic motoneurons from the sensorimotor cortex in the cat. *Exp Brain Res* 61:280-290

Londeree BR (1986) The use of laboratory test results with long distance runners. *Sports Med* 3:201-213

Lortie G, Simoneau J, Boulay M, Bouchard C (1986) Muscle fiber type composition and enzyme activities in brothers and monozygotic twins. In: Malina R, Bouchard C (eds), *Sports and Human Genetics*. Human Kinetics, Champaign, IL., pp 147-153

Lucia A, Carvajal A, Calderon FJ, Alfonso A, Chicharro JL (1999) Breathing pattern in highly competitive cyclists during incremental exercise. *Eur J Appl Physiol* 79:512-521

Marieb E, Mallatt J (1992) *Human anatomy and physiology*. The Benjamin/Cummings, Redwood

Martin DE, Coe PN (1991) *Training distance runners*. Human Kinetics, Champaign

Martinez ML, Modrego A, Ibanez Santos J, Grijalba A, Santesteban MD, Gorostiaga EM (1993) Physiological comparison of roller skating, treadmill running and ergometer cycling. *Int J Sports Med* 14:72-77

Mateika JH, Duffin J (1994a) Coincidental changes in ventilation and electromyographic activity during consecutive incremental exercise tests. *Eur J Appl Physiol* 68:54-61

Mateika JH, Duffin J (1994b) The ventilation, lactate and electromyographic thresholds during incremental exercise tests in normoxia, hypoxia and hyperoxia. *Eur J Appl Physiol* 69:110-118

Mateika JH, Duffin J (1995) A review of the control of breathing during exercise. *Eur J Appl Physiol* 71:1-27

McArdle WD, Katch FI, Pechar GS (1973) Comparison of continuous and discontinuous treadmill and bicycle tests for max $\dot{V}O_2$. *Med Sci Sports* 5:156-160

McArdle WD, Magel JR (1970) Physical work capacity and maximum oxygen uptake in treadmill and bicycle exercise. *Med Sci Sports Exerc* 2:118-123

McArdle WD, Magel JR, Delio DJ, Toner M, Chase JM (1978) Specificity of run training on $\dot{V}O_{2max}$ and heart rate change during running and swimming. *Med Sci Sports Exerc* 10:16-20

McConnell TR (1988) Practical considerations in testing of $\dot{V}O_{2max}$ in runners. *Sports Med* 5:57-68

McConnell TR, Swett DD, Jeresaty RM, Missiri JC, Al-Hani AJ (1984) The hemodynamic and physiologic differences between exercise modalities. *J Sports Med Phys Fitness* 24:238-245

McKenzie D, Parkhouse W, Rhodes E, Hochacka P, Ovalle W, Monsensen T, Shinn S (1983) Skeletal muscle buffering capacity in elite athletes. In: Knuttgen H, Vogel J, Poortmans J (eds), *Biochemistry of Exercise. Human Kinetics, Champaign, IL.*, pp 584-589

McLellan TM, Cheung KSY (1992) A comparative evaluation of the individual anaerobic threshold and the critical power. *Med Sci Sports Exerc* 24:543-550

McLellan TM, Cheung SS, Jacobs I (1995) Variability of time to exhaustion during submaximal exercise. *Can J Appl Physiol* 20:39-51

Medbo JI, Mohn AC, Tabata I, Bahr R, Vaage O, Sejersted OM (1988) Anaerobic capacity determined by maximal accumulated O₂ deficit. *J Appl Physiol* 64:50-60

Medbo JI, Tabata I (1989) Relative importance of aerobic and anaerobic energy release during short-lasting exhausting bicycle exercise. *J Appl Physiol* 67:1881-1886

Mercier D, Léger L (1986) Prédiction de la performance en course à pied à partir de la puissance aérobie maximale. *STAPS* 7:14-28

Mitchell J, Sproule B, Chapman C (1958) The physiological meaning of the maximal oxygen intake test. *J Clin Invest* 37:538-547

Monod H, Scherrer J (1965) The work capacity of synergy muscular group. *Ergonomics* 8:329-338

Moreira-Da-Costa M, Russo AK, Picarro IC, Barros Neto TL, Silva AC, Tarasantchi J (1989) Oxygen consumption and ventilation during constant-load exercise in runners and cyclists. *J Sports Med Phys Fitness* 29:36-44

Moreira-Da-Costa M, Russo AK, Picarro IC, Silva AC, Leite-De-Barros-Neto JK (1984) Maximal oxygen uptake during exercise using trained or untrained muscles. *Braz J Med Biol Res* 17:197-202

Morgan DW, Baldini FD, Martin PE, Kohrt WM (1989) Ten kilometer performance and predicted velocity at $\dot{V}O_{2max}$ among well-trained male runners. *Med Sci Sports Exerc* 21:78-83

Morgan DW, Bransford DR, Costill DL, Daniels JT, Howley ET, Krahenbuhl GS (1995) Variation in the aerobic demand of running among trained and untrained subjects. *Med Sci Sports Exerc* 27:404-409

Morgan DW, Craib M (1992) Physiological aspects of running economy. *Med Sci Sports Exerc* 24:456-461

Morgan W, Raven P, Drinkwater B, Horvath S (1973) Perceptual and metabolic responsiveness to standard bicycle ergometry following various hypnotic suggestions. *Int J Clin Exp Hypn* 21:86-101

Morton RH, Billat V (2000) Maximal endurance time at $\dot{V}O_{2max}$. *Med Sci Sports Exerc* 32:1496-1504

Noakes TD (1988) Implications of exercise testing for prediction of athletic performance: a contemporary perspective. *Med Sci Sports Exerc* 20:319-330

Noakes TD (1997) 1996 J.B. Wolfe Memorial Lecture. Challenging beliefs: ex Africa semper aliquid novi. *Med Sci Sports Exerc* 29:571-590

Noakes TD (1998) Maximal oxygen uptake: "classical" versus "contemporary" viewpoints: a rebuttal [comment]. *Med Sci Sports Exerc* 30:1381-1398

Noakes TD, Myburgh KH, Schall R (1990) Peak treadmill running velocity during the $\dot{V}O_{2max}$ test predicts running performance. *J Sports Sci* 8:35-45

Nummela A, Alberts M, Rijntjes RP, Luhtanen P, Rusko H (1996a) Reliability and validity of the maximal anaerobic running test. *Int J Sports Med* 17 Suppl 2:S97-102

Nummela A, Mero A, Stray-Gundersen J, Rusko H (1996b) Important determinants of anaerobic running performance in male athletes and non-athletes. *Int J Sports Med* 17 Suppl 2:S91-6

Nummela A, Rusko H (1995) Time course of anaerobic and aerobic energy expenditure during short-term exhaustive running in athletes. *Int J Sports Med* 16:522-527

Oelberg DA, Evans AB, Hrovat MI, Pappagianopoulos PP, Patz S, Systrom DM (1998) Skeletal muscle chemoreflex and pH_i in exercise ventilatory control. *J Appl Physiol* 84:676-682

O'Toole M (1989) Gender differences in the cardiovascular response to exercise. In: Clinics C (ed), *Heart disease in women*, vol 19. Davis Company, Philadelphia, pp 17-33

O'Toole ML, Douglas PS (1995) Applied physiology of triathlon. *Sports Med.* 19:251-267

O'Toole ML, Hiller WDB, Dougals PS, Smith RA (1987) Relation of physiological and training variables to triathlon race performance. *Med Sci Sports Exerc* 19: S48

Pandolf KB (1978) Influence of local and central factors in dominating rated perceived exertion during physical work. *Percep mot skills* 46:683-698

Pandolf KB (1982) Differentiated ratings of perceived exertion during physical exercise. *Med Sci Sports Exerc* 14:397-405

Parlebas P (1981) *Contribution à un lexique commenté en science de l'action motrice*. INSEP, Paris

Paterson DJ (1992) Potassium and ventilation in exercise. *J Appl Physiol* 72:811-820

Pechar GS, McArdle WD, Katch FI, Magel JR, De Luca J (1974) Specificity of cardiorespiratory adaptation to bicycle and treadmill training run. J Appl Physiol 36:753-756

Péronnet F, Thibault G (1989) Mathematical analysis of running performance and world running records. J Appl Physiol 67:453-465

Pette D, Vrbova G (1992) Adaptation of mammalian skeletal muscle fibers to chronic electrical stimulation. Rev Physiol Biochem Pharmacol 120:115-202

Pierrot-Deseilligny E, Mazieres L (1984b) [Reflex circuits of the spinal cord in man. Control during movement and their functional role (1)]. Rev Neurol 140:605-614

Pierrot-Deseilligny E, Mazieres L (1984a) [Reflex circuits of the spinal cord in man. Control during movement and functional role (2)]. Rev Neurol 140:681-694

Prabhakar NR (2000) Oxygen sensing by the carotid body chemoreceptors. J Appl Physiol 88:2287-2295

Pugh (1970) Oxygen intake in track and treadmill running with observations on the effect of air resistance. J Physiol (Lond) 207:823-825

Raimondi G, Legramante JM, Iellamo F, Cassarino S, Peruzzi G (1996a) Cardiorespiratory response patterns to afferent stimulation of muscle nerves in the rabbit. J Appl Physiol 81:266-273

Raimondi G, Legramante JM, Iellamo F, Frisardi G, Cassarino S, Peruzzi G (1996b) Noxious stimuli do not determine reflex cardiorespiratory effects in anesthetized rabbits. J Appl Physiol 81:2421-2427

Rejeski J (1985) Perceived exertion: an active or passive process? J Sport Psychol 7:371-378

Richard D, Orsal D (1994) *Neurophysiologie: motricité et grandes fonctions du système nerveux central*, vol 2. Nathan, Paris

Richardson RS, Harms CA, Grassi B, Hepple RT (2000) Skeletal muscle: master or slave of the cardiovascular system? *Med Sci Sports Exerc* 32:89-93

Richardson RS, Leigh JS, Wagner PD, Noyszewski EA (1999) Cellular PO₂ as a determinant of maximal mitochondrial O₂ consumption in trained human skeletal muscle. *J Appl Physiol* 87:325-331

Roberts AD, Billeter R, Howald H (1982) Anaerobic muscle enzyme changes after interval training. *Int J Sports Med* 3:18-21

Roe SM, Nolan P, O'Regan RG, McNicholas WT, McLoughlin P (1997) Potassium and ventilation during exercise above and below the ventilatory threshold. *Respir Physiol* 109:117-126

Rowell LB (1974) Human cardiovascular adjustments to thermal stress. In: Patton HD, Fuchs AF, Hille B (eds), *Textbook of Physiology*, vol 2. Saunders, Philadelphia, pp 967-1024

Rusko HK (1996a) Measurement of maximal and submaximal anaerobic power: an introduction. *Int J Sports Med* 17 Suppl 2:S89-90

Rusko HK, Nummela A (1996b) Measurement of maximal and submaximal anaerobic performance capacity: concluding chapter. *Int J Sports Med* 17 Suppl 2:S125-129

Schantz PG (1986) Plasticity of human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 128:1-62

Schneider DA, Lacroix KA, Atkinson GR, Troped PJ, Pollack J (1990) Ventilatory threshold and maximal oxygen uptake during cycling and running in triathletes. *Med Sci Sports Exerc* 22:257-264

Schneider DA, Pollack P (1991) Ventilatory threshold and maximal oxygen uptake during cycling and running in female triathletes. *Int J Sports Med* 12:379-383

Scott BK, Houmard JA (1994) Peak running velocity is highly related to distance running performance. *Int J Sports Med* 15:504-7

Sharkey BJ (1988) Specificity of training. In: Grana WA, Lombardo JA, Sharkey BJ, Stone JA (eds), *Advances in Sports Medecine and Fitness*. Years Book Medical Publishers, Chicago, pp 25-43

Shephard RJ (1969) A non-linear solution of the oxygen conductance equation. Applications to performance at sea-level and at altitude of 7350 ft. *Int Zeits fur Ang Physiol* 27:212-225

Siegmund GP, Edwards MR, Moore KS, Tiessen DA, Sanderson DJ, McKenzie DC (1999) Ventilation and locomotion coupling in varsity male rowers. *J Appl Physiol* 87:233-242

Simoneau JA, Bouchard C (1995) Genetic determinism of fiber type proportion in human skeletal muscle. *FASEB J* 9:1091-1095

Sleivert GG, Rowlands DS (1996) Physical and physiological factors associated with success in the triathlon. *Sports Med* 22:8-18

Sleivert GG, Wenger HA (1993) Physiological predictors of short-course triathlon performance. *Med Sci Sports Exerc* 25:871-876

Smith TB, Hopkins WG, Taylor NA (1994) Respiratory responses of elite oarsmen, former oarsmen, and highly trained non-rowers during rowing, cycling and running. *Eur J Appl Physiol* 69:44-49

Snell PG, Mitchell JH (1984) The role of maximal oxygen uptake in exercise performance. *Clin Chest Med* 5:51-62

Spengler CM, Knopfli-Lenzin C, Birchler K, Trapletti A, Boutellier U (2000) Breathing pattern and exercise endurance time after exhausting cycling or breathing. *Eur J Appl Physiol* 81:368-374

Steals D, Victor R (1991) Regulation of muscle sympathetic nerve activity during exercise in humans. In: Holloszy J (ed), *Exercise and Sport Sciences Reviews*, vol 19. Williams & Wilkins, Baltimore, pp 313-349

Sutton JR (1992) Limitations to maximal oxygen uptake. *Sports Med* 13:127-133

Szal SE, Schoene RB (1989) Ventilatory response to rowing and cycling in elite oarswomen. *J Appl Physiol* 67:264-269

Taylor H, Buskirk E, Henschel A (1955) Maximum oxygen intake as an objective measure of cardio-respiratory performance. *J Appl Physiol* 8:73-80

Thériault G, Diano R, Leblanc C, Pérusse L, Landry F, Bouchard C (1986) The role of heredity in cardiac size: an echocardiographic study on twins, brothers and sisters, and sibs by adoption. *Med Sci Sports Exerc* 18:S51

Vandewalle H, Vautier JF, Kachouri M, Lechevalier JM, Monod H (1997) Work-exhaustion time relationships and the critical power concept. *J Sports Med Phys Fitness* 37:89-102

Villeneuve A (1996) Mesure de la durée d'un exercice à une puissance de 100% du $\dot{V}O_{2max}$. Mémoire de maîtrise. Université de Montréal, Montréal, pp 132

Viru A (1984) The mechanism of training effects: a hypothesis. *Int J Sports Med* 5:219-227

Viru A (1993) Mobilization of the possibilities of the athlete's organism: a problem. *J Sports Med Phys Fitness* 33:413-425

Viru A, Viru M (1993) The specific nature of training on muscle: a review. *Sports Med Train Rehab* 4:79-98

Wagner P (2000) New ideas on limitations to $\dot{V}O_{2max}$. *Exerc Sport Sci Rev* 28:10-14

Waldrop TG, Mullins DC, Millhorn DE (1986) Control of respiration by the hypothalamus and by feedback from contracting muscles in cats. *Respir Physiol* 64:317-328

Wasserman K, Beaver WL, Whipp BJ (1990) Gas exchange theory and the lactic acidosis (anaerobic) threshold. *Circulation* 81:14-30

Weltman A, Snead D, Seip R, Schurrer R, Weltman J, Ruttand R, Rogol A (1990) Percentages of maximal heart rate, heart rate reserve and $\dot{V}O_{2max}$ for determining endurance training intensity in male runners. *Int J Sports Med* 11:218-222

Werchoschanski J (1992) *L'entraînement efficace*. Presse Universitaire Française, Paris

Weyand PG, Lee CS, Martinez-Ruiz R, Bundle MW, Bellizzi MJ, Wright S (1999) High-speed running performance is largely unaffected by hypoxic reductions in aerobic power. *J Appl Physiol* 86:2059-2064

Whipp B, Ward S, Wasserman K (1992) The effect of work intensity on the proportional contribution of the peripheral chemoreceptors in the exercise hyperpnoea in humans. *J Physiol* 446:577