

**Direction des bibliothèques**

**AVIS**

Ce document a été numérisé par la Division de la gestion des documents et des archives de l'Université de Montréal.

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

**NOTICE**

This document was digitized by the Records Management & Archives Division of Université de Montréal.

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

Sélection des substrats au cours d'un exercice de marche à basse intensité  
avant et après une randonnée hivernale de 20 jours sur le Lac Winnipeg

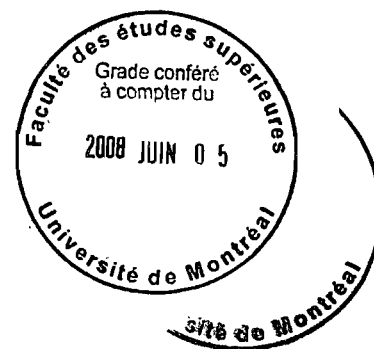
par

Mohamed Abdellaoui

Département de kinésiologie

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures  
en vue de l'obtention du grade  
de M.Sc. en Sciences de l'activité physique

mars 2008



© Mohamed Abdellaoui, 2008

Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:

Sélection des substrats au cours d'un exercice de marche à basse intensité  
avant et après une randonnée hivernale de 20 jours sur le Lac Winnipeg

présenté par :

Mohamed Abdellaoui

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Olivier Birot  
président-rapporteur

François Péronnet  
directeur de recherche

Yan Burelle  
membre du jury

## Résumé

L'oxydation des protéines, des lipides et des glucides, ainsi que l'oxydation du glucose exogène ingéré, du glucose libéré par le foie et du glucose libéré par le muscle et oxydé directement ou par l'intermédiaire de la navette du lactate a été mesuré chez cinq sujets en bonne santé ( $36.0 \pm 4.7$  yo;  $182 \pm 6.0$  cm;  $87.3 \pm 12.5$  kg; moyenne  $\pm$  SE) au cours de 120 min de marche sur tapis roulant avec une traction vers l'arrière (tethered treadmill walking) par une masse de 3.5 kg avec l'aide de bâtons de ski (3.7 km/h, 0 % de pente: consommation d'oxygène  $\sim 1.12$  L/min; fréquence cardiaque  $\sim 85$ -95 bpm) après un petit-déjeuner de  $\sim 500$  kcal consommé trois heures avant le début de l'exercice et en ingérant 1.5 g/kg de  $^{13}\text{C}$ -glucose pendant la période d'exercice. Les mesures ont été faites avant et après une randonnée hivernale à ski de 415 km parcourus en 20 jours (dépense énergétique  $\sim 5000$  kcal/d) en utilisant une méthode de traçage isotopique combiné à la calorimétrie indirecte respiratoire corrigée pour l'oxydation des protéines à partir de l'excrétion d'urée dans l'urine, en utilisant les échanges gazeux respiratoires et la production de  $^{13}\text{CO}_2$  à la bouche, et le rapport  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  du glucose du plasma. Avant la randonnée à ski, au cours des dernières 90 min d'exercice, l'oxydation des protéines ( $9.5 \pm 0.3$  g) a contribué pour 8.3 % à la fourniture de l'énergie alors l'oxydation des lipides et des glucides ( $105.7 \pm 7.5$  and  $9.1 \pm 2.3$  g) en ont fourni 75.6 et 15.9 %, respectivement. Le glucose du plasma a été la principale source de glucose oxydé ( $75.8 \pm 7.2$  g, fournissant 55.1 % de l'énergie), et l'oxydation du glucose exogène ( $39.0 \pm 3.0$  g et 28.2 % de la dépense énergétique), du glucose libéré par le foie ( $36.8 \pm 7.4$  g et 26.9 % de la dépense énergétique) et à partir du glycogène musculaire ( $36.6 \pm 4.9$  g and 25.2 % of EE) ont été semblables. À la suite de la randonnée de ski les contributions des protéines, des lipides et des glucides n'ont pas été significativement modifiées ( $9.2 \pm 1.0$ ,  $7.9 \pm 1.8$  and  $96.5 \pm 4.4$  g fournissant 8.7, 15.5 et 75.7 % de la dépense énergétique, respectivement). L'oxydation du glucose exogène a aussi été semblable ( $37.3 \pm 2.7$  g fournissant 29.3 % de la dépense énergétique). Toutefois, une forte réduction de l'oxydation du glucose du plasma a été observée ( $53.5 \pm 2.6$  g fournissant 42.1 % de la dépense énergétique), en raison d'une diminution importante de l'oxydation du glucose libéré par le foie ( $16.2 \pm 2.1$  g fournissant

12.8 % de la dépense énergétique), tandis que l'oxydation du glucose libéré à partir du glycogène musculaire a augmenté ( $43.0 \pm 3.5$  g fournissant 33.6 % de la dépense énergétique). Avant comme après la randonnée à ski, en réponse à l'ingestion de glucose la concentration de glucose du plasma a augmenté (valeur finale:  $6.8 \pm 0.3$  et  $6.6 \pm 0.4$  mmol/L, respectivement), tandis que les concentrations des acides gras libres du plasma et du glycérol ont diminué. La réponse de la concentration plasmatique d'insuline à l'ingestion du glucose a été plus basse après qu'avant la randonnée à ski. Ces données montrent 1) que la sélection des substrats énergétiques à l'exercice prolongé de basse puissance réalisé par des sujets nourris et qui ingèrent du glucose pendant l'exercice est très différente de celle observée chez des sujets à jeun et qui n'ingèrent pas de glucose pendant l'exercice (Romijn et al. Am J Physiol 265:E380,1993) avec une contribution majeure de l'oxydation des glucides provenant à la fois des sources endogènes et exogène; et 2) que dans cette situation, à la suite d'une période de ~3 semaines d'exercice prolongé à basse puissance, la sélection des substrats énergétiques est légèrement modifiée avec une augmentation de l'utilisation du glycogène musculaire (peut-être en raison d'une augmentation des réserves de glycogène musculaire) et une réduction de l'utilisation du glucose libéré par le foie (peut-être en raison d'une réduction de la glycogénolyse hépatique suite à une augmentation de la sensibilité du foie à l'insuline).

**Mots clés :** Exercice de basse puissance; Glucose; Insuline; Exercice chronique; Nutrition; Calorimétrie indirecte respiratoire; Traçage isotopique; Glycogène musculaire; Glucose plasmatique.

## Summary

The oxidation of proteins, fat, carbohydrates (CHO), plasma and exogenous glucose, glucose released by the liver, and muscle glycogen was measured in five healthy male subjects ( $36.0 \pm 4.7$  yo;  $182 \pm 6.0$  cm;  $87.3 \pm 12.5$  kg; mean  $\pm$  SE) during a 120-min period of tethered treadmill walking (3.5 kg) with ski poles (3.7 km/h, 0 % slope:  $\text{VO}_2 \sim 1.12$  L/min; heart rate  $\sim 85$ -95 bpm) following a  $\sim 500$ -kcal breakfast and with ingestion of 1.5 g/kg of  $^{13}\text{C}$ -glucose during the exercise. Measurements were made before and after a 20-day 415-km ski trek (energy expenditure [EE]  $\sim 5000$  kcal/day) using a tracer technique combined with indirect respiratory calorimetry, from urea excretion in urine, gas exchanges at the mouth, and  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  in expired  $\text{CO}_2$  and in plasma glucose. Before the ski trek, over the last 90 min of exercise, protein oxidation ( $9.5 \pm 0.3$  g) contributed 8.3 % to the EE, while fat and CHO oxidation ( $105.7 \pm 7.5$  and  $9.1 \pm 2.3$  g) provided 75.6 and 15.9 %, respectively. Plasma glucose was the main source of CHO oxidized ( $75.8 \pm 7.2$  g, providing 55.1 % of EE), and the oxidation of exogenous glucose ( $39.0 \pm 3.0$  g and 28.2 % of EE), glucose released from the liver ( $36.8 \pm 7.4$  g and 26.9 % of EE) and muscle glycogen ( $36.6 \pm 4.9$  g and 25.2 % of EE) were similar. Following the ski trek the contributions of protein, fat and CHO oxidation were not significantly modified ( $9.2 \pm 1.0$ ,  $7.9 \pm 1.8$  and  $96.5 \pm 4.4$  g and 8.7, 15.5 and 75.7 % of EE). Exogenous glucose oxidation was also similar ( $37.3 \pm 2.7$  g and 29.3 % of EE). However, a reduction in the oxidation of plasma glucose ( $53.5 \pm 2.6$  g and 42.1 % of EE), due to a marked reduction in the oxidation of glucose released from the liver ( $16.2 \pm 2.1$  g and 12.8 % of EE), was observed, while the oxidation of muscle glycogen increased ( $43.0 \pm 3.5$  g and 33.6 % of EE). Both before and after the ski trek, in response to glucose ingestion plasma glucose concentration increased (final value:  $6.8 \pm 0.3$  and  $6.6 \pm 0.4$  mmol/L), while plasma FFA and glycerol concentrations decreased. The response of plasma insulin concentration to the glucose load was blunted after the ski trek. These results show 1) that fuel selection during prolonged exercise at low workload performed in fed subjects with ingestion of glucose during the exercise period is markedly different from that observed in the fasted state (Romijn et al. Am J Physiol 265:E380,1993) with a major contribution of CHO oxidation both from exogenous and endogenous origin;

and 2) that in this situation following a ~3-week period of prolonged low intensity exercise, fuel oxidation is slightly modified with an increase in muscle glycogen oxidation (possibly because of higher muscle glycogen stores) and a reduction in the oxidation of glucose released from the liver (possibly because of an inhibition of liver glycogenolysis due to an increased insulin sensitivity).

**Key words** : Low intensity exercise; Glucose; Insulin; Chronic exercise ;; Nutrition; Indirect respiratory calorimetry ; Isotopes ; Muscle glycogen ; Plasma glucose.

## Table des matières

Résumé et mots clés en français.....	iii
Résumé et mots clés en anglais.....	v
Liste des tableaux .....	ix
Liste des figures .....	xii
Dédicace .....	xvi
Remerciements .....	xvii
INTRODUCTION.....	1
1. Dépense énergétique, puissance et durée de l'exercice.....	2
2. Sélection des substrats.....	4
2.1. Définition.....	4
2.2. Méthodes d'investigation de la sélection des substrats.....	5
2.3. Importance de la sélection des substrats.....	5
3. Étude expérimentale.....	7
CHAPITRE1 : REVUE DE LITTÉRATURE.....	9
1. Dépense énergétique à l'exercice prolongé à basse intensité.....	10
1.1. Méthodes de mesure.....	10
1.1.1. Introduction.....	10
1.1.2. Méthode factorielle.....	16
1.1.3. Méthode de la balance énergétique.....	16
1.1.4. Méthode de l'eau doublement marquée.....	17
1.1.5. Classification des exercices très prolongés de basse intensité.....	19
1.2. Les activités de subsistances.....	19
1.3. Les activités sportives.....	26
1.3.1. Introduction.....	26
1.3.2. Course cycliste à étapes.....	26
1.3.3. Course.....	33
1.3.4. La natation.....	35
1.3.5. Le soccer.....	37
1.3.6. Autres types d'activités sportives.....	39



1.4. Les activités de plein air.....	39
1.4.1. Course croisière.....	39
1.4.2. Alpinisme.....	45
1.4.3. Randonnée pédestre.....	48
1.5. Les activités de type militaire.....	50
1.6. Les aventures extrêmes.....	58
2. Sélection des substrats à exercices prolongés à basse puissance.....	62
2.1. Exercices de courte durée (60min) .....	62
2.2. Exercices prolongés à jeun ou non.....	69
2.3. Exercice avec ingestion de glucose marquée.....	74
2.4. Études avec traçage isotopique.....	83
CHAPITRE2 : Sélection des substrats au cours d'un exercice de marche à basse intensité avant et après une randonnée hivernale de 20 jours sur le Lac Winnipeg .....	90
1. Introduction.....	91
2. Méthode.....	93
2.1. Sujets.....	93
2.2. Protocole expérimental.....	94
2.3. Calculs et mesures.....	95
2.4. Statistiques.....	97
3. Résultats.....	98
4. Discussion.....	107
4.1. Sélection globale des substrats.....	107
4.2. Disponibilité des glucides et sélection des substrats.....	110
4.3. Oxydation du glucose exogène.....	115
4.4. Glucose du plasma vs glycogène musculaire.....	118
4.5. Effet de la randonnée à ski.....	120
BIBLIOGRAPHIE.....	123

## Liste des tableaux

Tableau 1: Étude de la dépense énergétique dans des exercices prolongés de basse puissance en utilisant la méthode de l'eau doublement marquée .....	11
Tableau 2: Dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée selon le sexe et la classe d'âge dans des sociétés industrialisées (Méta-analyse de Black et al. (Black et al. 1996)) .....	21
Tableau 3: Dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée selon la catégorie d'occupation en Chine (selon Yao et al (Yao et al. 2002)) .....	23
Tableau 4: Dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée dans différents pays pour des activités de subsistance (selon Heini et al. (Heini et al. 1996)).....	25
Tableau 5: Dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée selon le sexe et la classe d'âge chez des pasteurs de Bolivie (selon l'étude de Kashiwazaki et al. (Kashiwazaki et al. 1995)).....	27
Tableau 6: Dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée et de la balance énergétique chez des coureurs du Tour de France (Données de Westerterp et al. (Westerterp et al. 1986)).....	28
Tableau 7: Analyse factorielle de la dépense énergétique au cours du Tour de France calculée à partir du coût énergétique du cyclisme de di Prampero (di Prampero 1985).....	30
Tableau 8: Dépense énergétique chez des cyclistes par la méthode de la balance énergétique (Données de Gabel et al. (Gabel et al. 1995), Saris et al. (Saris et al. 1989) et Martin et al. (Martin et al. 2002)) .....	32
Tableau 9: Dépense énergétique chez des coureurs à pied par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Hill et al. (Hill and Davies 2001) et de Edwards et al. (Edwards et al. 1993) (Edwards 1993)).....	34

Tableau 10: Dépense énergétique chez des nageurs par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Jones et al. (Jones and Leitch 1993), et de Ébine et al. (Ebine et al. 2000)) .....	36
Tableau 11: Dépense énergétique chez des joueurs de soccer par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Rico-Sanz et al. (Rico-Sanz et al. 1998), et Ébine et al. (Ebine et al. 2002)).....	38
Tableau 12: Dépense énergétique chez des skieurs de fond et des rameuses par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Sjödin et al. (Sjodin et al. 1994) et de Hill et al. (Hill and Davies 2002)).....	40
Tableau 13: Dépense énergétique en course croisière par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Branth et al. (Branth et al. 1996) .....	41
Tableau 14: Dépense énergétique en course croisière par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Fogelholm et al. (Fogelholm 1991a) et Bigard et al. (Bigard et al. 1998)) .....	44
Tableau 15: Dépense énergétique en alpinisme par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Westerterp et al (Westerterp et al. 1992; Westerterp et al. 1994) et Pulfrey et al. (Pulfrey and Jones 1996)).....	46
Tableau 16 : Dépense énergétique en randonnée pédestre par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données d'Ainslie et al. (Ainslie et al. 2002)) . .....	49
Tableau 17: Dépense énergétique par la méthode factorielle dans des activités de type militaire (données de DeLany et al. (DeLany et al. 1989)) .....	51
Tableau 18 : Dépense énergétique dans des activités de type militaire par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Forbes–Ewan et al. (Forbes-Ewan et al. 1989)) .....	53
Tableau 19 : Dépense énergétique dans des activités de type militaire par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée	

(données de Hoyt et al. (Hoyt et al. 2006)).....	55
Tableau 20 : Dépense énergétique dans des activités de type militaire par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Hoyt et al 2006 (Hoyt et al. 2006)).....	56
Tableau 21 : Dépense énergétique dans des activités de type militaire par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Mudambo et al (Mudambo et al. 1997) (Mudambo 1997) et Hoyt et al (Hoyt et al. 1991) (Hoyt 1991)).....	57
Tableau 22 : Dépense énergétique dans des activités de lutte contre le feu de forêt par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Ruby et al. (Ruby et al. 2002)) .....	59
Tableau 23 : Dépense énergétique dans des aventures extrêmes par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Stroud et al. (Stroud et al. 1993; Stroud et al. 1997) et Frykman et al. (Frykman et al. 2003) .....	61
Tableau 24: Études de la sélection des substrats énergétiques à l'exercice prolongé de basse puissance .....	67
Tableau 25 : Sélection des substrats énergétiques à l'exercice prolongé de basse puissance avec ingestion de glucose marquée au <sup>13</sup> C .....	76

## Liste des figures

Figure 1 : Puissance et dépense énergétique selon la durée d'exercices jusqu'à épuisement (d'après Péronnet et Bourdon (Péronnet and Bourdon 2007)).....	3
Figure 2 : Distribution de la dépense énergétique et du niveau de PAL selon le sexe dans des sociétés industrialisées (d'après Black et al. (Black et al. 1996)).....	22
Figure 3 : Comparaison de la dépense énergétique mesurée par la méthode la balance énergétique et par la méthode de l'eau doublement marquée dans trois études conduites lors d'aventures-extrêmes (voir tableau 23 pour les références).....	63
Figure 4 : Dépense énergétique et sélection des substrats en fonction de la vitesse de marche (d'après Willis et al. (Willis et al. 2005)).....	65
Figure 5 : Consommation d'oxygène et quotient d'échanges gazeux respiratoires au cours d'un exercice de marche prolongé (d'après Engels et al. (Engels and Haymes 1992)).....	66
Figure 6 : Contribution de l'oxydation des différents substrats à la fourniture d'énergie au cours d'exercice de marche prolongée dans diverses conditions environnementales et nutritionnelle (C = contrôle ; J = jeûne de 36 heures; N = nourris) (D'après Weller et al. (Weller et al. 1998; Weller et al. 1997a, b)).....	70
Figure 7 : Contribution de l'oxydation des glucides (CHO) et des lipides (fat) à la fourniture de l'énergie au cours d'une longue randonnée en fonction des conditions nutritionnelles (D'après Ainslie et al. (Ainslie et al. 2002a)).....	72
Figure 8 : Quotient d'échanges gazeux respiratoires et oxydation des glucides et des lipides au cours d'une longue randonnée (d'après Ainslie et al. (Ainslie et al. 2002b)).....	73
Figure 9 : Contribution de l'oxydation des glucides (carbohydrates), des lipides (lipids) et des protéines (proteins) à la fourniture de l'énergie au cours d'une marche prolongée sans et avec inhibition de la lipolyse (D'après Gautier et al. (Gautier et al. 1993)).....	75

Figure 10 : Contributions de l'oxydation du glucose exogène (colonnes avec des points), des glucides endogènes (colonnes grises), des glucides totaux (colonnes avec des points + colonnes grises), et des lipides (colonnes blanches) à la fourniture de l'énergie au cours d'un exercice prolongé avec ingestion de glucose dans une situation contrôle et lorsque les réserves de glycogène ont été déplétées (d'après Ravussin et al. (Ravussin et al. 1979)).....	78
Figure 11 : Contributions de l'oxydation du glucose exogène (colonnes avec des points), des glucides endogènes (colonnes grises), des glucides totaux (colonnes avec des points + colonnes grises), et des lipides (colonnes blanches) à la fourniture de l'énergie au cours d'un exercice prolongé avec ingestion de glucose chez des sujets de poids normal et des sujets obèses (d'après Ravussin et al. (Ravussin et al. 1980)).....	79
Figure 12 : Contributions de l'oxydation du glucose exogène (exogenous glucose), des glucides endogènes (endogenous carbohydrates), des lipides (lipids) et des protéines (proteins) à la fourniture de l'énergie au cours d'un exercice prolongé à 22 et 39 % du $VO_2$ max (d'après Pirnay et al. (Pirnay et al. 1982)).....	81
Figure 13 : Taux d'oxydation des différents substrats au cours d'un exercice prolongé avec ingestion de glucose avant et après une période d'entraînement (d'après Krzentowski et al. (Krzentowski et al. 1984b)).....	82
Figure 14 : Sélection des substrats au cours de l'exercice prolongé à 25 % du $VO_2$ max chez des sujet masculins (d'après Romijn et al. (Romijn et al. 1993)).....	85
Figure 15 : Sélection des substrats au cours de l'exercice prolongé à 25 % du $VO_2$ max chez des sujets féminins (panneau du bas) calculée d'après les données du tableau du panneau du haut (d'après Romijn et al. (Romijn et al. 2000)).....	88
Figure 16 : Sélection des substrats au cours de l'exercice prolongé à 40 % du $VO_2$ max chez des sujets masculins (d'après Van Loon et al. (van Loon et al. 2001)).....	89

## Liste des abréviations

$\mu\text{mol/L}$  : Micromoles par litre.

$^{\circ}\text{C}$  : Degré Celsius.

$^{12}\text{C}$  : Carbone 12.

$^{13}\text{C}$  : Carbone 13.

$^{14}\text{C}$  : Carbone 14.

cm : centimètre.

$\text{CO}_2$  : Gaz carbonique.

d : Jours.

$\text{D}_2$  : deutérium.

Endo : Endogène.

éq. : Équation.

Exo : Exogène.

g : Gramme.

g/min : Gramme par minute.

h : Heure.

$\text{H}_2^{18}\text{O}$  : Eau marquée par l'oxygène 18.

k : Volume de  $\text{CO}_2$  produit par l'oxydation complète d'un gramme de glucose.

kcal : Kilocalorie.

$\text{kcal.kg}^{-1}\text{km}^{-1}$  : Kilocalorie par kilogramme par kilomètre.

kcal/d : Kilocalorie par jour.

kcal/g : Kilocalorie par gramme.

kg : Kilogramme.

km : Kilomètre.

km/ d : Kilomètre par jour.

m : Mètre.

min : Minute.

mL : Millilitre.

mmol/L : Millimoles par litre.

PAL : Physical Activity level (niveau d'activité physique).

$\text{PDB}_1$  : Standard Pee Dee Belemnite de Chicago dont la composition isotopique équivaut à 1,1237%  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ .

PM : Après midi.

R : Composition isotopique exprimée en ‰<sup>13</sup>C/C, ‰<sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C ou en ‰ δ<sup>13</sup>C-PDB<sub>1</sub>.

Réch : Composition isotopique de l'échantillon.

RER : Quotient d'échanges gazeux respiratoire.

Rexo : Composition isotopique du glucose exogène.

Rexp : Composition isotopique du CO<sub>2</sub> expiré.

Rréf : Composition isotopique du CO<sub>2</sub> au repos avant l'ingestion de <sup>13</sup>C-Glucose.

Rstd : Composition isotopique du standard Pee Dee Belemnite = 1,1237‰<sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C.

SE : Écart type de la moyenne.

T : Durée de travail en minute.

VCO<sub>2</sub> : Volume de gaz carbonique.

VO<sub>2</sub> : Volume d'oxygène.

VO<sub>2</sub>max : Consommation maximale d'oxygène.

W : Watt.



Dédicace

Je dédie ce mémoire à mes très chers parents.

À toi ma chère maman et à toi mon cher papa.

Ainsi qu'à tous mes frères et sœurs et leurs enfants sans exception.

## Remerciements

À chaque début il ya une fin.

Après des années de travail et d'efforts, voila, la ligne d'arrivée est là, et à ce moment on oublie toutes les périodes difficiles qu'on a affronté et tous les sentiments de haut et de bas.

Merci à tous nos professeurs qui nous ont donné de leur meilleur et sur leur tête mon cher ami, professeur et directeur de recherche François Péronnet : Merci pour tout ce que tu as fait pour moi et avec moi, et tout ce temps qu'on a passé ensemble.

J'avoue que je n'étais pas toujours stable et de bonne humeur et que j'étais stressé à cause de la vie et des conditions un peu spéciales à Montréal tout en ayant des projets en parallèle avec ce mémoire, mais tout passe et on devient fier en surmontant les obstacles et en s'affirmant.

Merci à tous les membres de ma famille pour leurs patiences et leurs encouragements constants.

Merci aussi à mes amis qui ont montré du respect et de la patience tout en m'offrant des conditions agréables pour travailler.

Merci à tous ce qui ont participé de façon directe ou indirecte à réaliser ce mémoire.

## **Introduction**

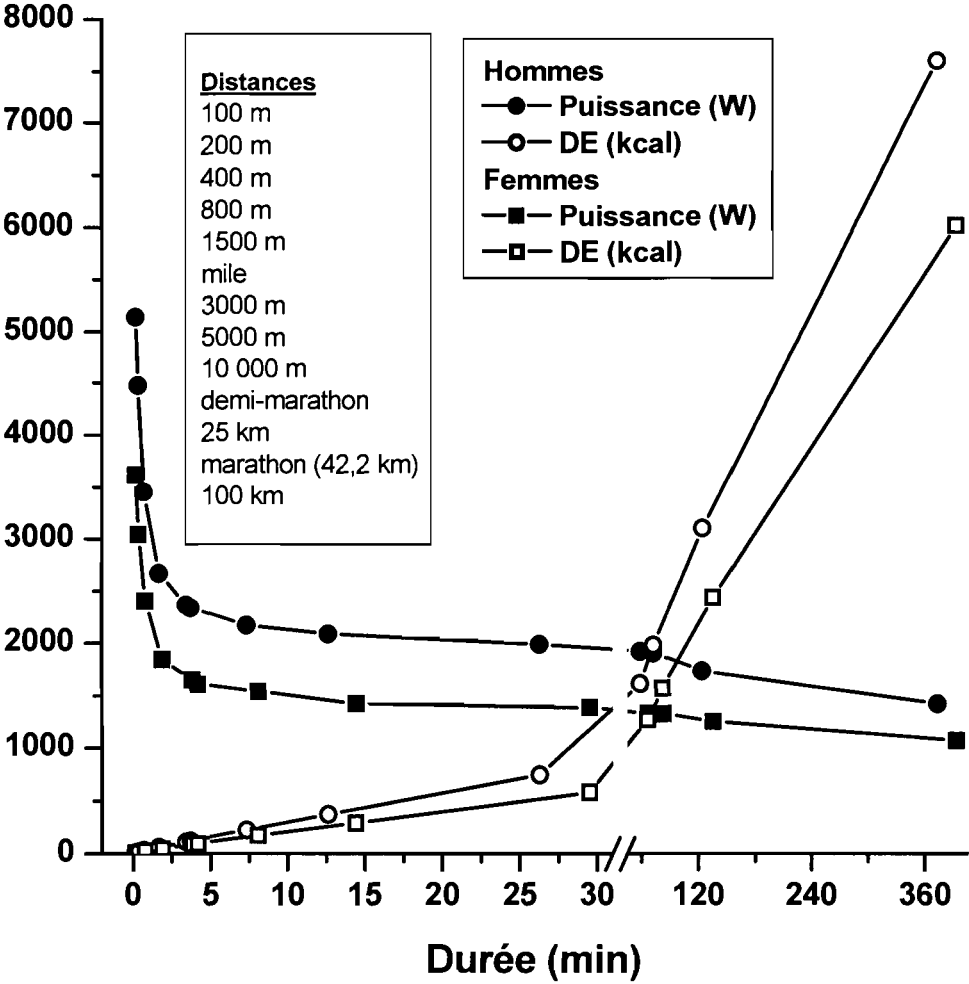
**Objectifs du mémoire :  
revue de littérature et étude expérimentale**

## 1. Dépense énergétique, puissance et durée de l'exercice

Les exercices très prolongés à basse intensité sont ceux pour lesquels la dépense énergétique est la plus élevée. Ceci montre qu'il y a une relation curvilinéaire entre la puissance développée, exprimée, par exemple en pourcentage de la consommation maximale d'oxygène ( $\%VO_2\text{max}$ , appelée aussi « puissance relative ») et la durée maximale pendant laquelle elle peut être soutenue (Péronnet and Bourdon 2007). Ainsi, si l'on prend les meilleures performances des coureurs à pied masculins ou féminins, à titre d'exemple (Figure 1), les puissances absolues et relatives les plus élevées sont celles observées dans les épreuves de sprint ( $\sim 250\%VO_2\text{max}$ ) mais comme elles ne peuvent être soutenues que quelques dizaines de secondes les distances parcourues sont courtes (100-400 m) et la dépense énergétique totale est faible. Les puissances développées en sprint long et en demi-fond sont plus basses ( $\sim 110-115\%VO_2\text{max}$ ), mais comme elles sont soutenues plus longtemps les distances couvertes sont plus longues et la dépense énergétique est plus élevée. Celles qui sont soutenues dans les épreuves d'endurance (20-40 min) sont plus basses encore (1400-2200 W, 80-90  $\%VO_2\text{max}$ ) mais les durées et les distances sont plus grandes. Enfin pour des épreuves d'ultra-endurance qui se déroulent pendant un voire plusieurs jours consécutifs, la puissance relative est plus basse encore mais elle est soutenue très longtemps et les distances parcourues peuvent être considérables. Ces relations entre puissance relative, durée et distance parcourue (ou quantité totale de travail accomplie, et donc dépense énergétique) se traduisent par le fait que lorsqu'il s'agit d'effectuer un exercice très prolongé, et plus encore lorsque cet exercice doit être répété plusieurs jours consécutifs, la puissance relative adoptée spontanément est basse.

Un premier objectif de la revue de littérature qui constitue la première partie de ce mémoire est de décrire les limites supérieures de la dépense énergétique qui peut être observée lors des exercices prolongés se répétant sur plusieurs jours, et qui sont donc nécessairement accomplis à des puissances relatives basses. De façons opérationnelles pour les besoins de ce travail, une puissance « basse » est définie en général comme étant inférieure à  $\sim 40\%$  du  $VO_2\text{max}$ .

Figure 1 : Puissance et dépense énergétique (DE) selon la durée d'exercices jusqu'à épuisement (d'après Péronnet et Bourdon (Péronnet and Bourdon 2007)). En ordonnée la puissance en watt et la DE en kcal.



## 2. Sélection des substrats

### 2.1. Définition

Dans les activités prolongées, on peut se poser la question de la « sélection des substrats ». On appelle « sélection des substrats (énergétiques) » (anglais : *fuel selection*) (Henriksson 1995; Hultman 1995; Lindholm 1995; van Loon et al. 2001; van Loon et al. 1999; van Loon et al. 2003; Willis et al. 2005) les contributions respectives de l'oxydation des divers substrats énergétiques à la fourniture d'énergie. La sélection des substrats peut être exprimée en gramme de substrat oxydé par unité de temps ou pour tout l'exercice, en puissance développée ou en quantité d'énergie fournie par l'oxydation de chaque substrat, ou en pourcentage de l'énergie totale fournie. Le problème de la sélection des substrats est particulièrement intéressant à l'exercice prolongé pour trois raisons. En premier lieu, dans ce type d'exercice plusieurs substrats énergétiques peuvent être oxydés (acides aminés, lipides, glucides) (Jeukendrup and Gleeson 2005). En second lieu, ces substrats peuvent provenir de diverses sources : protéines de l'intestin, du muscle ou d'autres tissus (Graham 1995; Rennie 1996; Rennie et al. 2006; Rennie and Tipton 2000; Tipton and Witard 2007); triacylglycérols du muscle, du tissu adipeux ou transportés par les lipoprotéines (Jeukendrup et al. 1998a, b; Kiens 2006) ; acides gras à chaîne moyenne provenant de l'alimentation (Decombaz et al. 1983; Jeukendrup et al. 1995; Massicotte et al. 1992; Satabin et al. 1987); glucose endogène provenant du glycogène musculaire (Conlee 1987; Hargreaves 1995); du foie (Kjaer 1995; Richter 1996), ou de l'alimentation (Jeukendrup 2004; Jeukendrup and Jentjens 2000); fructose (Burelle et al. 2006), galactose (Burelle et al. 2006; Leijssen et al. 1995) ou autres substrats énergétiques provenant de l'alimentation (Achten et al. 2007; Burelle et al. 2001; Korach-Andre et al. 2002; Massicotte et al. 2006; Peronnet et al. 1997). En troisième lieu, le mélange de ces divers substrats qui est oxydé et leurs sources varient selon les caractéristiques des sujets (sexe : e.g., (Romijn et al. 2000; Tarnopolsky 2000a, b) ; âge : e.g., (Massicotte et al. 1996; Pirnay 1995; Riddell et al. 2000; Riddell et al. 2001), l'état d'entraînement: e.g., (van Loon et al. 1999)), la

puissance et la durée de l'exercice : e.g. (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000; van Loon et al. 2001), ainsi que selon les conditions environnementales dans lesquelles il est réalisé : e.g., (Galloway et al. 2001)).

## **2.2. Méthodes d'investigation de la sélection des substrats**

La question de la sélection des substrats a attiré récemment beaucoup d'attention pour deux raisons principales. La première raison est la disponibilité croissante des techniques utilisées pour l'étude de ce sujet. Celles ci incluent principalement la calorimétrie indirecte respiratoire (Jeukendrup and Wallis 2005; Livesey and Elia 1988; Tappy et al. 1995) et les techniques de traçage surtout avec des isotopes stables (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000; van Loon et al. 2001; van Loon et al. 1999)), mais aussi des isotopes radioactifs (Bosch et al. 1996; McConell et al. 1994). Certains auteurs ont aussi utilisé la mesure des échanges de substrats à travers des organes spécifiques, comme les muscles actifs et non actifs (e.g., (Van Hall et al. 2003)), le cerveau (e.g., (Ide et al. 2000)) et le cœur (e.g., (Kajiser and Berglund 1992)). Ces méthodes peuvent être couplées avec les données de la biopsie musculaire (e.g., (Tsintzas and Williams 1998)). Par contre la biopsie hépatique a été peu utilisée dans ce contexte (Nilsson 1973; Nilsson and Hultman 1973, 1974) pour des raisons éthiques et la biopsie du tissu adipeux présente peu d'intérêt. Enfin, la mesure de l'utilisation du glycogène et des triacylglycérols intramusculaires et du glycogène hépatique peut être suivie par spectroscopie de résonance magnétique nucléaire (Decombaz et al. 2001; Krssak et al. 2000; Price et al. 1999; Rico-Sanz et al. 1999; Shulman et al. 1996) ou la tomographie à émission de positrons (Nuutila and Kalliokoski 2000).

## **2.3. Importance de la sélection des substrats**

La seconde raison pour laquelle la question de la sélection des substrats a attiré beaucoup l'attention est que le type de substrats énergétiques qui est utilisé à l'exercice affecte ou pourrait affecter la performance sportive (Jeukendrup 1999, 2004; Jeukendrup and Aldred 2004; Jeukendrup et al. 2005; Jeukendrup and Martin 2001). Il pourrait aussi affecter la quantité et le type de substrats

énergétiques qui sont accumulées dans divers organes comme le tissu adipeux viscéral, le muscle et le foie (Perseghin et al. 2007). Ces questions présentent un intérêt pratique important puisque l'accumulation de lipides dans ces tissus pourrait avoir des effets sur la résistance à l'insuline (Kim et al. 2007; Savage et al. 2007; Yki-Jarvinen 2005) qui est aujourd'hui un problème de santé publique majeur.

Malgré de nombreuses études publiées au cours des deux dernières décades, aucun modèle général de la sélection des substrats énergétiques n'a été proposé, exception faite de l'idée simple et évidente qui est communément connue sous le nom de «concept du cross-over» (Brooks and Mercier 1994) et qui concerne seulement la contribution respective de l'oxydation des lipides et des glucides à la fourniture totale de l'énergie en fonction de la puissance de travail. En outre, la plupart des études ont été effectuées en utilisant des exercices de puissance modérée (50–65 %  $VO_2\text{max}$ ) ou soutenue (70–85 %  $VO_2\text{max}$ ) qui est celle retrouvée dans des épreuves d'ultra-endurance ou d'endurance et pendant les sessions d'entraînements en vue de se préparer à ces épreuves. Cependant, un certain nombre d'exercices dans des activités de récréation, des activités industrielles ou des activités militaires sont réalisées à des puissances beaucoup plus basses (<40 %  $VO_2\text{max}$ ). En fait, les activités prolongées effectuées à basses puissances sont très encouragées dans l'ensemble de la population pour leurs bénéfices sur la santé. Ce type d'activités qui peuvent-être pratiquées pendant de longues périodes sont aussi celles dans lesquelles on observe la dépense énergétique totale la plus importante (voir ci-dessous), tout simplement parce que les puissances relatives basses sont celles qui sont spontanément adoptées par des sujets qui doivent accomplir une quantité de travail importante, par exemple se déplacer sur une très longue distance. En dehors de situations d'urgence (exode devant une catastrophe naturelle ou des troubles sociaux, lutte contre des incendies de forêt, des inondations, etc.), dans les sociétés modernes ce type d'activité n'est aujourd'hui observé que dans des activités de loisir. Par contre, dans les sociétés traditionnelles et donc sans doute autrefois pour la majorité des sociétés, ce type d'activité est beaucoup plus répandu, que ce soit pour la chasse, l'agriculture, le nomadisme, etc.



Le second objectif de la revue de littérature est donc de décrire la sélection des substrats pendant des exercices prolongés et très prolongés à basse puissance.

### 3. Étude expérimentale

La partie expérimentale de ce mémoire est le rapport d'une étude expérimentale conduite avant et après une randonnée hivernale sur le Lac Winnipeg, au Manitoba, par cinq sujets masculins. Dans cette randonnée les sujets ont parcouru 415 km en 20 jours à ski, en tirant à l'aide d'un harnais un traîneau d'environ 80 kg contenant leur équipement et leur nourriture pour dix jours : les sujets ont été ravitaillés une seule fois pendant leur randonnée. Immédiatement avant et après la randonnée les sujets ont été évalués au cours d'un exercice de marche de 120 min sur tapis roulant à une vitesse de 3,7 km/h, en simulant la traction d'un traîneau. L'exercice a été réalisé deux heures après un petit-déjeuner riche en glucides. De plus, 1,5 g/kg de glucose en solution dans de l'eau ont été administrés en doses successives 30 min avant l'exercice et au cours de l'exercice. La sélection des substrats a été calculée par calorimétrie indirecte respiratoire corrigée pour l'excrétion d'urée dans l'urine. De plus, le glucose ingéré a été marqué avec du  $^{13}\text{C}$  afin de calculer son oxydation à partir de la production de  $^{13}\text{CO}_2$  à la bouche, ainsi que pour calculer l'oxydation du glucose du plasma et du glucose libéré par le foie et par le glycogène musculaire, à partir de l'enrichissement en  $^{13}\text{C}$  du glucose du plasma (Derman et al. 1996; Jentjens et al. 2002; Peronnet et al. 1998). Les données de Romijn et al. (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) et de Weller et al. (Weller et al. 1998) montrent que dans ce type d'exercice de basse puissance, lorsque les sujets sont à jeun, les lipides sont la principale source d'énergie et que le glycogène musculaire est très peu voire pas du tout utilisé. Toutefois, les données de Weller et al. (Weller et al. 1998) montrent aussi que si les sujets sont nourris l'oxydation des lipides diminue de façon importante et celle des glucides augmente. De plus les données de Ravussin et al. (Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980), Pirnay et al. (Pirnay et al. 1982) et de Krzentowski et al. (Krzentowski et al. 1984b) obtenues lorsque du  $^{13}\text{C}$ -glucose est ingéré, montrent que l'oxydation du glucose exogène ingéré

contribue de façon importante à la fourniture de l'énergie. Par contre, il n'existe pas de données concernant les contributions des diverses sources de glucose endogènes dans cette situation. Finalement, c'est un phénomène bien établi que l'entraînement a pour conséquence d'augmenter la contribution des lipides et de diminuer celle des glucides à la fourniture de l'énergie au cours de l'exercice (Achten and Jeukendrup 2004). De plus, les données de Krzentowski et al. (Krzentowski et al. 1984b) montrent qu'une période d'entraînement pourrait augmenter l'oxydation du glucose exogène au cours d'un exercice effectué à une même puissance absolue haute. Cette observation concorde d'ailleurs avec les observations faites par Burelle et al. (Burelle et al. 1999) dans une étude transversale et à une puissance de travail relative et absolue plus élevées. Compte tenu de ces observations, l'hypothèse a été faite 1) qu'avant la randonnée à ski, l'oxydation des glucides contribuerait de façon importante à la fourniture de l'énergie et ceci principalement en raison de l'oxydation du glucose exogène et du glucose provenant du foie, la contribution du glucose provenant des réserves de glycogène demeurant faible ; 2) qu'après la randonnée la contribution de l'oxydation du glucose exogène pourrait être augmentée, ainsi que celle des lipides, diminuant d'autant la contribution de l'oxydation du glucose provenant du foie à la fourniture de l'énergie.

**Chapitre1**  
**Revue de littérature**

**Dépense énergétique et sélection des substrats  
à l'exercice très prolongé de basse intensité**

## Dépense énergétique à l'exercice prolongé à basse intensité

### 1.1. Méthodes de mesure

#### 1.1.1. Introduction

La dépense énergétique pendant un exercice à basse intensité est facile à mesurer ou à estimer quand il est réalisé pendant une période de temps limitée (quelques minutes à quelques heures), ou pendant une période de temps plus prolongée (par exemple plusieurs jours) mais quand l'activité implique un type d'exercice simple, comme la marche ou le cyclisme sur des distances bien connues et sur un terrain régulier. Dans la première situation, la dépense énergétique peut être simplement et directement calculée par calorimétrie indirecte respiratoire, en utilisant les mesures des échanges gazeux à la bouche et de l'excrétion de l'urée. Dans la seconde situation, la dépense énergétique peut être calculée à partir de la distance parcourue et du coût énergétique du déplacement, en assumant que ce coût n'est pas modifié à cause de la fatigue due à l'exercice prolongé, du type de sol rencontré, des conditions environnementales (chaleur, froid, hypoxie), de l'état nutritionnel ou d'hydratation, du manque de sommeil, etc. Cependant, dans la majorité des cas, les activités très prolongées n'impliquent pas seulement un seul type d'exercice mais une large étendue d'exercices qui sont nécessaires pour se déplacer, le plus souvent sur des terrains variés voire accidentés, pour porter ou tirer des charges, pour construire des abris, et pour exécuter des tâches spécifiques comme des activités militaires, de sauvetage, de lutte contre les incendies, etc. Dans ces situations, la dépense énergétique peut être calculée à partir d'une analyse factorielle des activités, ou à partir de la nourriture ingérée et des changements de masse et de composition corporelle (méthode dite de la balance énergétique). Toutefois, la méthode de choix pour mesurer la dépense énergétique dans de telles situations est la méthode de l'eau doublement marquée. Afin de limiter l'étendue de cette revue, les études dans laquelle cette méthode a été utilisée ont été retenues en priorité, bien que des études utilisant d'autres approches ont aussi été retenues à l'occasion. Comme la montre le tableau 1, qui résume ces études, la plupart du temps d'autres méthodes

Tableau 1 : Étude de la dépense énergétique dans des exercices prolongés de basse puissance en utilisant la méthode de l'eau doublement marquée.

Références	Sujet/exercice	Masse, lipides, RMR	delta	Factorielle	Énergie prise	Énergie emmagasinée	Énergie totale prise	DE	PAL
Hoyt et al. Am J Physiol 266 R966 1994	6 soldats masculins terrain : 6 jours 2550-3100 m	78,3 kg lipides : 12 kg hydro RMR : 1400 kcal	-1,8 -1,4		2350	2273	4623	4540	3,2
Hill et al. MSSE 33 148 2001	1 sujet 992 km/14 jours (14 964 km/195 d)	63,1 kg RMR: 1597 kcal	-1,1	1,05 kcal/kg/km				6321	3,96
Forbes-Ewan J Appl Physiol 67 14 1989	4 soldats masculins Guerre de la jungle 7 jours	73,8 kg, 181 cm lipides: 12 kg skinfold RMR: ~1700	-2,3 -1,2	4535	4040	1543	5583	4750	2,8
Hoyt et al. J Appl Physiol 71 16 1991	23 Marines masculins field X : 11 jours froid, altitude	79,8 kg, 178 cm lipides: RMR: 1819 kcal	-2,48 -2,12		3132	1872	5004	4919	2,7
Hoyt et al. Am J Clin Nutr 83 1068 2006	10 masculins cadets terrain + restr de nourri 7 jours	77,6 kg lipides: 12,19 kg RMR: 1857 kcal	-7,47 -3,45		<300	5314	5600	6330	3,4
Hoyt et al. Am J Clin Nutr 83 1068 2006	7 féminins cadettes terrain + restr de nourri 7 jours	61,8 kg lipides: 15,9 kg RMR: 1452 kcal	-5,95 -3,42		<300	5421	5700	5214	3,6
Jones et al. J Appl Physiol 75 1790 1993	10 soldats terrain arctique 10 jours	77 kg lipides: 14,3 kg RMR : ~1500 kcal	-0,64 -0,7		2633	50	2683	4259	2,8
Westerterp et al. J Appl Physiol 61 2162 1986	4 cyclistes Tour de France 7 jours : 171 km	69,2 kg lipides : 11,6 kg RMR : ~1600 kcal	-1	0,40-0,45 kcal/kg/km	5830			7000	3,6 4,3
Westerterp et al. J Appl Physiol 61 2162 1986	4 cyclistes Tour de France 8 jours : 153 km	68.1 kg lipides :11,6 kg RMR : ~1600 kcal	+1,1	0,44-0,66 kcal/kg/km	6261			8571	3,9 5,3

Westerterp et al. J Appl Physiol 61 2162 1986	4 cyclistes Tour de France 7 jours : 122 km	67,7 kg lipides : 11,6 kg RMR : ~1600 kcal	+0,1	0,47-0,84 kcal/kg/km	5524			8500	3,4 5,2
Ruby et al. MSSE 34 1048 2002	7 sapeurs pompiers des feux de forêt 5 jours	74,6 kg lipides : 9,9 kg RMR : 1767 kcal	-0,5 -0,1		4048			4878	2,8
Ruby et al. MSSE 34 1048 2002	9 sapeurs-pompieres des feux de forêt 5 jours	65,3 kg lipides : 16 kg RMR : 1420 kcal	0 0		3214			3550	2,5
Stroud et al. EJAP 76 243 1997	1 sujet Antarctique 50 jours/95	95,6 kg lipides : 25 kg RMR : 2400 kcal	-22,8 -22,8		5071	4286	9357	8452	3,5
Stroud et al. EJAP 76 243 1997	1 sujet Antarctique 50 jours/95	74,8 kg lipides : 15 kg RMR : 1800 kcal	-18,2 -9,8		5071	2041	7112	6929	3,8
Stroud et al. EJAP 67 375 1993	1 sujet Arctique 48 jours	85,1 kg lipides : 13 kg RMR : 2150 kcal	-4,0 -5,0		4570	979	5549	7635	3,6
Stroud et al. EJAP 67 375 1993	1 sujet Arctique 48 jours	72,0 kg lipides : 12 kg RMR : 1800 kcal	-5,5 -6,0		4570	1175	5745	6613	3,7
Castellani MSSE 38 894 2006	30 Marines masculins terrain - Crucible 54 h (2.25 d)	73,8 kg lipides : 11,7 kg RMR : 1800 kcal	-5,5 -6,0		1428			6119	3,4
Castellani et al. MSSE 38 894 2006	20 femmes Marines terrain - Crucible 54 h (2.25 d)	58,6 kg lipides : 15,6 kg RMR : 1400 kcal	-5,5 -6,0		1143			4714	3,4

DeLany et al. J Appl Physiol 67 1922 1989	7 soldats masculins terrain – ad libitum 28 jours	72,2 kg lipides : 12 kg RMR : 1800 kcal	-1,1 -1,0		2960	335	3360	3480	3,4
DeLany et al. J Appl Physiol 67 1922 1989	7 soldats masculins terrain – 2000 kcal 28 jours	77,1 kg lipides : 14,4 kg RMR : 1400 kcal	-7,1 -2,9		1900	1151	3230	3400	3,4
Ebine et al. EJAP 83 1 2000	9 nageuses de syn- chro entraînement 28 jours	52,5 kg lipides : - RMR : 1255 kcal	0 0		2119	0	2119	2738	2,18
Ebine et al. JSS 20 391 2002	7 joueurs de soccer entraînement 28 jours	69,8 kg lipides : 9 kg RMR : 1683 kcal	0 0		3095	0	2119	3523	2,19
Frykman Wild Env Med 14 240 2003	1 sujet Groenland 2928 km 86 jours	82,5 kg lipides: 12 kg RMR: 2000 kcal	-1,1 -1,8		5976	196	6172	6730 to 3500	3,4 to 1,75
Frykman Wild Env Med 14 240 2003	1 sujet Groenland 2928 km 86 jours	100,4 kg lipides: 19,4 kg RMR: 2500 kcal	-8,6 -7,0		5976	765	6741	8238 to 3830	3,3 to 1,5
Jones et al. JAP 74 2909 1993	8 nageurs entraînement : ~ 1 km/day 9 jours	74,5 kg lipides: 8,4 kg RMR: 1860	0 +0,5		3895	-522	3492	3466	1,86
Sjodin et al. MSSE 26 720 1994	4 masculins X-skieurs entraînement: 212 min/d 6 jours	75,1 kg lipides: 8,6 kg RMR: 1809	+0,4		7190			7190	4,0
Sjodin et al. MSSE 26 720 1994	4 féminines X- skieuses entraînement: 170 min/d 7 jours	54,4 kg lipides: 9,5 kg RMR : 1309 kcal	-0,2		4330			4357	3,3

Branth et al. MSSE 28 1272 1996	6 membres d'équipage course croisière 13 jours	81,6 kg lipides: - RMR: 1857 kcal	-1,1		4071	660	4731	4595	2,47
Edwards et al. MSSE 25 1398 1993	9 coureuses entraînement 7 jours	55,29 kg lipides: 7,2 kg RMR: 1300 kcal	0		2030			2980	2,3
Pulfrey et al. JAP 81 1306 1996	6 sujets escalade 7 jours	?	-2,8 -0,9		3286	1214	4500	4619	2,8
Mudambo et al. EJAP 76 346 1997	8 soldats masculins terrain, chaleur 12 jours	64,4 kg lipides: - RMR: 1550 kcal	-3,3 -3,0		4047	2143	6190	5476	3,5
Heini et al. EJCN. 50 284 1996	8 agriculteurs masculins Gambiens, vie libre. 12 jours	61,2 kg. lipides: 8 kg. RMR: 1604 kcal	0					3880	2,4
Kashiwazaki et al. AJCN. 62 901 1995	8 masculins Bolivien. vie libre. 14 jours	46 kg. lipides : 10 kg RMR : 1322 kcal	0					2643	2
Kashiwazaki et al. AJCN. 62 901 1995	15 féminines Bolivien- nes vie libre 14 jours	36,3 kg. lipides: 6 kg RMR: 1167 kcal	0					2333	2
Singh et al. BJN. 62 315 1989	30 féminines Bolivien- nes. travail d'agriculture	52 kg. lipides: 10,9 kg RMR: 1272 kcal	0		1143			2481	1,95



Yao et al EJCN 56 575 2002	33 masculins Chinois Vie libre 8 jours	73,43 kg lipides: 18,8 kg RMR: 1628 kcal	0					2881	1,77
Yao et al EJCN 56 575 2002	40 Chinoises femi- nes Vie libre 8 jours	65,49 kg lipides: 24,4 kg RMR: 1367 kcal	0					2269	1,66
Westerterp et al. J Appl Physiol 73 1815 1992	3 masculins, 2 femini- nes 8 jours d'alpinisme	Kg: xx lipides: RMR: 1472 kcal	-2,2 -1,4		1789	1767	3556	3238	2,2 2,4
Westerterp et al. J Appl Physiol 77 862 1994	6 masculins, 4 fémini- nes 21 jours d'alpinisme	Kg: xx lipides: RMR: 1483 kcal	-4,9 -3,5		1894	1633	3241	2810	2,2 1,9

d'estimation de la dépense énergétique ont aussi été utilisées pour corroborer les résultats obtenus par la méthode de l'eau doublement marquée. Ces méthodes sont principalement la méthode factorielle et la méthode de la balance énergétique. Toutefois, Heini et al. (Heini et al. 1996) ont aussi estimé la dépense énergétique à partir de la fréquence cardiaque.

### **1.1.2. Méthode factorielle**

L'estimation de la dépense énergétique au cours d'une activité prolongée par une analyse factorielle des exercices qu'elle implique a été utilisée dans quatre des études résumées au tableau 1 (DeLany et al. 1989; Forbes-Ewan et al. 1989; Hill and Davies 2001; Westerterp et al. 1986). Elle exige l'observation aussi minutieuse et aussi détaillée que possible de toutes les activités successives réalisées par les sujets, en indiquant leur intensité et leur durée. A partir de ces informations, l'énergie nécessaire pour accomplir chaque tâche peut être estimée en utilisant des tables de la dépense énergétique selon les activités. La dépense énergétique totale est simplement la somme des dépenses énergétiques nécessaires pour accomplir chacune des activités observées.

### **1.1.3. Méthode de la balance énergétique**

La dépense énergétique peut être estimée au cours d'une activité poursuivie pendant plusieurs jours à partir de la quantité totale de substrats énergétiques oxydés et de leur potentiel énergétique. Cette méthode a été utilisée dans 13 des études résumées au tableau 1 (Branth et al. 1996; DeLany et al. 1989; Forbes-Ewan et al. 1989; Frykman et al. 2003; Hoyt et al. 1994; Hoyt et al. 1991; Hoyt et al. 2006; Jones et al. 1993; Jones and Leitch 1993; Mudambo et al. 1997; Pulfrey and Jones 1996; Stroud et al. 1993; Stroud et al. 1997). Dans cette méthode il faut prendre en compte les substrats énergétiques fournis par l'alimentation au cours de la période d'activité, et, si la masse et la composition corporelle sont modifiées, ceux fournis à partir des réserves de substrats énergétiques endogènes ou ceux mis en réserves dans l'organisme. La quantité d'énergie apportée par les macronutriments dans l'alimentation est calculée à partir de leur potentiel

énergétique ou des facteurs d'Atwater en utilisant la consommation alimentaire (qui est généralement bien contrôlée dans ce type d'activité, puisque les sujets n'ont, en général, pas accès à d'autres sources de nourriture que celle qui est leur est fournie) et de tables de composition des aliments, ou en utilisant directement la composition des aliments consommés, si elle est connue. Pour ce qui est de la quantité d'énergie fournie à partir des réserves de substrats énergétiques endogènes, elle est estimée à partir des modifications éventuelles de la masse corporelle seulement (Branth et al. 1996; Hill and Davies 2001; Sjodin et al. 1994; Westerterp et al. 1986), ou de la masse et de la composition corporelle (Castellani et al. 2006; DeLany et al. 1989; Forbes-Ewan et al. 1989; Frykman et al. 2003; Hoyt et al. 1994; Hoyt et al. 1991; Hoyt et al. 2006; Jones et al. 1993; Mudambo et al. 1997; Pulfrey and Jones 1996; Ruby et al. 2002; Stroud et al. 1993; Stroud et al. 1997). Celles-ci sont évaluées en pesant le sujet d'une part et, d'autre part, en estimant la perte de masses grasse et/ou maigre à partir de la mesure des plis cutanés ou par pesée hydrostatique. La quantité d'énergie libérée à partir des réserves de substrats endogènes ou mise en réserve dans l'organisme est alors calculée, à partir du potentiel énergétique moyen d'un gramme : de lipides (9,4 – 9,5 kcal/g (DeLany et al. 1989; Hoyt et al. 2006)) et de la masse maigre (4.4 kcal/g de la masse sèche dans les tissus maigres), en tenant compte que le tissu maigre est constitué de ~73 % d'eau (DeLany et al. 1989; Hoyt et al. 2006; Mudambo et al. 1997). Il faut noter que dans le cas d'un gain de masse grasse ou maigre, les valeurs sont notées de façon négative afin de tenir compte de l'énergie apportée par l'alimentation qui n'a pas été dépensée mais mise en réserve dans l'organisme.

#### **1.1.4. Méthode de l'eau doublement marquée**

La méthode de l'eau doublement marquée (Coward 1998; da Rocha et al. 2006; Schoeller 1999; Schoeller and Hnilicka 1996; Speakman 1998) a été suggérée par Lifson et al (Lifson 1966; Lifson et al. 1955; Lifson et al. 1975) à la suite d'une série d'expériences sur l'origine de l'oxygène dans le CO<sub>2</sub> expiré qui ont montré que l'oxygène du CO<sub>2</sub> expiré dérivait de l'oxygène de l'eau corporelle. On sait aujourd'hui que ceci est principalement dû au fait que la décarboxylation

des intermédiaires du cycle de Krebs fournis par la dégradation des substrats énergétiques n'implique pas l'oxygène de l'atmosphère (qui est uniquement consommé à la fin de la chaîne respiratoire pour produire de l'eau à partir de l'hydrogène des substrats énergétiques), mais de l'oxygène provenant de l'eau corporelle. De plus, au cours de l'hydratation du  $\text{CO}_2$  pour former le bicarbonate (qui est la principale forme de transport de  $\text{CO}_2$  des tissus vers les poumons), l'oxygène du  $\text{CO}_2$  s'équilibre avec l'oxygène de l'eau dans les tissus. De point de vue méthodologique, ces phénomènes expliquent que l' $^{18}\text{O}$  administré sous forme de  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  disparaît plus rapidement de l'eau corporelle, que le  $\text{D}_2$  administré sous forme  $\text{D}_2\text{O}$ . La différence dans les taux de disparition de l' $^{18}\text{O}$  et du  $\text{D}_2$ , qui est linéaire en fonction du logarithme du temps est proportionnelle au flux du  $\text{CO}_2$  et, ainsi à la dépense énergétique. Le flux de  $\text{CO}_2$  au cours de la période d'observation étant connu, la dépense énergétique est calculée en multipliant le  $\text{VCO}_2$  par son équivalent énergétique. Rappelons que l'équivalent énergétique du  $\text{CO}_2$  est la quantité d'énergie libérée lorsque un litre de  $\text{CO}_2$  est produit par le métabolisme énergétique (Jeukendrup and Wallis 2005). Un problème pratique est que contrairement à l'oxygène dont l'équivalent énergétique est d'environ 5 kcal/L quel que soit le substrat énergétique oxydé (5,02 pour le glucose ; 4,85 pour les triacylglycérols ; 4,16 pour les protéines), l'équivalent énergétique du  $\text{CO}_2$  varie selon le substrat énergétique oxydé : 5,02 pour le glucose , 6,89 pour les triacylglycérols, 5,16 pour les protéines (Jeukendrup and Wallis 2005). La valeur utilisée est généralement estimée à partir du quotient de la nourriture (Jeukendrup and Wallis 2005)). D'un point de vue pratique, les sujets ingèrent simplement un mélange de  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  et de  $\text{D}_2\text{O}$ . Après une période d'équilibration de quelques heures, un échantillon de l'eau corporelle est pris (salive, urine, etc.) et l'enrichissement initial de l'eau corporelle en  $^{18}\text{O}$  et  $\text{D}_2$  est mesuré. La diminution de cet enrichissement est alors étudiée durant des périodes entre 1 et 10 jours, généralement à partir d'échantillons d'urine. La production de  $\text{CO}_2$  est proportionnelle à la différence de pente entre la courbe de disparition de l' $^2\text{H}$  et du  $^{18}\text{O}$ .

### **1.1.5. Classification des exercices très prolongé de basse intensité**

Comme le montre le tableau 1, les trois méthodes décrites brièvement ci-dessus ont été utilisées dans 23 études conduites pour évaluer la dépense énergétique à l'exercice très prolongé, indépendamment ou le plus souvent en combinaison. Les activités qui ont été étudiées peuvent être classées en cinq catégories : 1) les activités de subsistance que l'on rencontre aujourd'hui presque uniquement dans les pays non-industrialisés, par exemple dans les activités agricoles (Heini et al. 1996; Kashiwazaki et al. 1995; Singh et al. 1989; Yao et al. 2002), 2) les activités sportives (épreuves d'ultra-endurance ou lors de période d'entraînement intensif) (Ebine et al. 2000; Ebine et al. 2002; Edwards et al. 1993; Eisenmann and Wickel 2007; Hill and Davies 2001; Jones and Leitch 1993; Rico-Sanz et al. 1998; Saris et al. 1989; Westerterp et al. 1986), 3) les activités de plein air (Bigard et al. 1998; Branth et al. 1996; Fogelholm 1991a; Forbes-Ewan et al. 1989; Pulfrey and Jones 1996; Westerterp et al. 1992; Westerterp et al. 1994)), 4) les activités de type militaire ou assimilées (telles les opérations de lutte contre les incendies de forêts) (Castellani et al. 2006; DeLany et al. 1989; Forbes-Ewan et al. 1989; Hoyt et al. 1994; Hoyt et al. 1991; Hoyt et al. 2006; Jones et al. 1993; Mudambo et al. 1997; Ruby et al. 2002), et 5) les activités rencontrées dans des expéditions de type « aventures-extrêmes » (Frykman et al. 2003; Stroud et al. 1993; Stroud et al. 1997).

### **1.2. Les activités de subsistances**

Compte tenu de la mécanisation de la plupart des tâches dans les sociétés industrialisées, y compris les tâches domestiques grâce aux appareils électroménagers, la dépense énergétique nécessaire pour les activités de subsistance y est réduite. Ceci est bien décrit dans la méta-analyse de Black et al. (Black et al. 1996) sur la dépense énergétique dans les sociétés riches évaluée par la méthode de l'eau doublement marquée. Le tableau 2 montre la dépense énergétique observée, rapportée par rapport au métabolisme de repos. Ce rapport qui a été appelé le « physical activity level » ou PAL (Shetty et al. 1996) est une façon commode et très utilisée dans ce type d'études pour exprimer la dépense

énergétique. Comme le montre le tableau 2, la dépense énergétique moyenne varie relativement peu selon les catégories d'âge et le sexe. Ainsi la dépense énergétique la plus faible est observée chez les sujets de plus de 75 ans alors que la plus élevée est observée chez les sujets de 18 à 29 ans. Toutefois la valeur observée chez les sujets les plus âgés (correspondant à un PAL de 1,53 et 1,48 chez les sujets masculins et féminins, respectivement) n'est que de 8 % inférieure à celle observée chez les sujets de 18 à 29 ans (correspondant à un PAL de 1,84 et 1,70, chez les sujets masculins et féminins, respectivement), et les différences entre les sujets masculins et féminins n'est que de 15 à 20 %. L'examen de la distribution de la dépense énergétique chez les sujets masculins et féminins (Figure 2) montre par ailleurs qu'un très faible pourcentage de sujets a une dépense énergétique supérieure à un PAL de 2 (environ 20 %). Bien que les auteurs ne puissent faire une analyse détaillée de la contribution des diverses occupations quotidiennes à la dépense énergétique dans les populations étudiées, ils attribuent les niveaux de dépense énergétique les plus élevées observées dans ces sociétés riches non pas aux activités de subsistance, mais plutôt à l'utilisation de transports actifs (marche ou usage de la bicyclette) ou à la pratique d'activités sportives.

Dans un pays moins développé comme la Chine et en catégorisant les sujets observés selon leur type d'activités professionnelles, Yao et al. (Yao et al. 2002) ont pu mettre en évidence le rôle joué par les activités professionnelles dans la détermination de la dépense énergétique. Comme le montre le tableau 3, lorsque l'on passe de la catégorie d'emplois où le travail physique est léger (technicien de laboratoire, opérateurs de téléphone, commis de magasin et professeurs), à la catégorie d'emplois où le travail physique est intense (ouvriers d'usines sidérurgiques ou textiles, danseurs professionnels), la dépense énergétique moyenne qui est voisine chez les sujets masculins et féminins, augmente d'un PAL de 1,58 à 2,06 chez les sujets masculins et de 1,63 à 1,97 chez les sujets féminins.

Une dépense énergétique élevée pour l'accomplissement des activités de subsistance n'est observée aujourd'hui que dans les pays en voie de développement. Comme les activités industrielles y sont réduites, les habitants de ces pays s'adonnent principalement à des tâches agricoles ou pastorales, et c'est

Tableau 2 : Dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée selon le sexe et la classe d'âge dans des sociétés industrialisées (Méta-analyse de Black et al. (Black et al. 1996)).

Groupe d'âge (ans)	Nombre de sujets	Poids (kg)	Dépense énergétique totale (kcal/d)	BMR (kcal/d)	PAL
<b>Féminins :</b>					
01- 06 :	21	18,4	1310	857	1,53
07- 12 :	24	33,3	1905	1143	1,66
13- 17 :	26	71,5	2714	1595	1,70
18- 29 :	89	69,2	2476	1476	1,67
30- 39 :	76	67,9	2381	1429	1,66
40- 64 :	47	70,0	2333	1381	1,69
65- 74 :	24	60,2	2048	1262	1,62
≥75 :	12	48,3	1452	976	1,48
<b>Masculins :</b>					
01- 06 :	29	19,7	1452	905	1,60
07- 12 :	32	40,7	2333	1357	1,72
13- 17 :	31	72,0	3357	1929	1,74
18- 29 :	56	75,6	3286	1786	1,84
30- 39 :	36	86,1	3405	1952	1,74
40- 64 :	15	77,0	2738	1667	1,64
65- 74 :	22	76,4	2619	1643	1,60
≥75 :	34	72,6	2190	1429	1,53

Figure 2 : Distribution de la dépense énergétique et du niveau de PAL selon le sexe dans des sociétés industrialisées (d'après Black et al. (Black et al. 1996)).

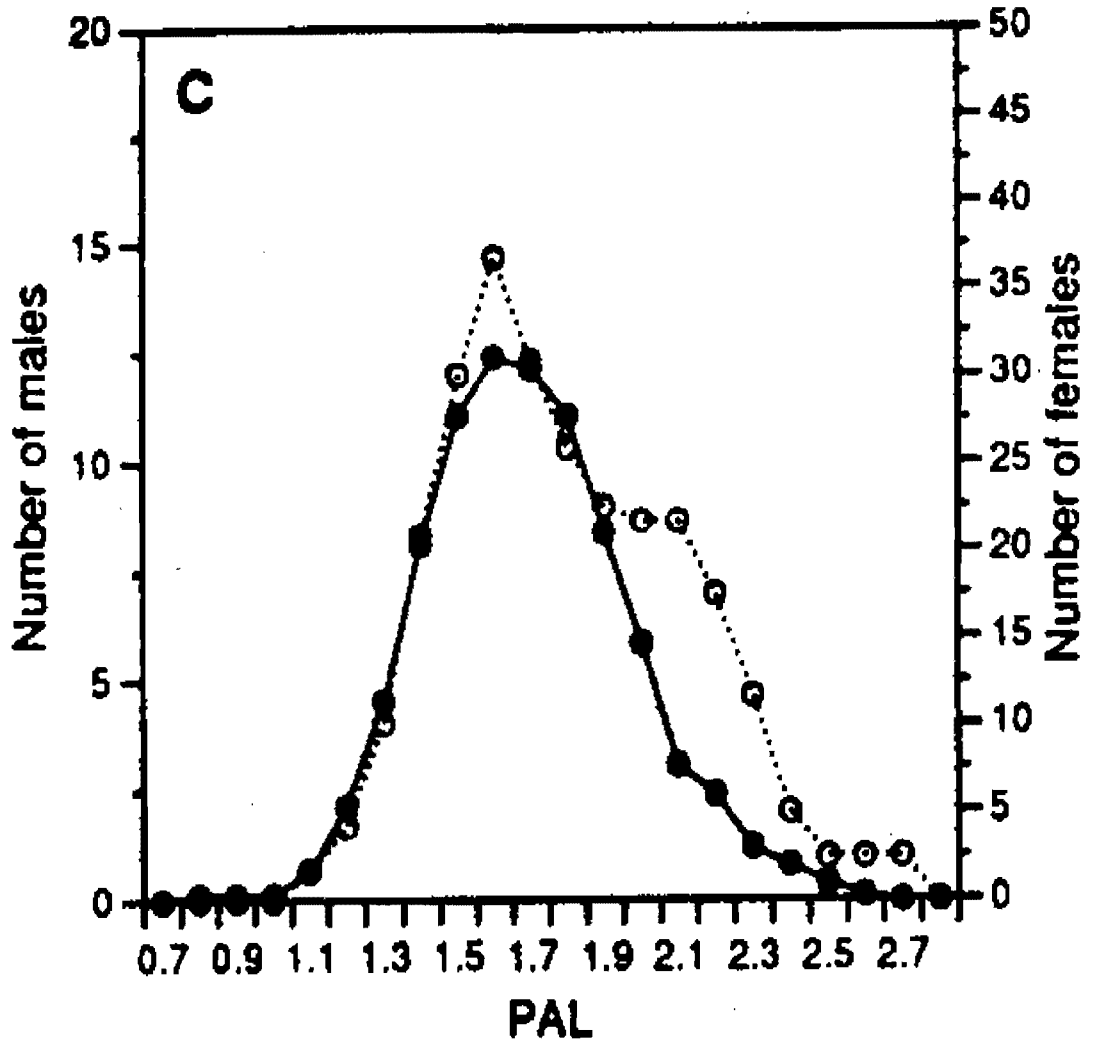




Tableau 3: Dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée selon la catégorie d'occupation en Chine (selon Yao et al (Yao et al. 2002)).

Activité	Kcal/d			PAL		
	M	F	TOUT	M	F	TOUT
Légère : secrétaire, professeur, technicien de labo, opéra- teur de télé- phone, commis de magasin.	2595	2214	2357	1,58	1,63	1,61
Modérée : Étudiants, électricien, conducteur de camion, danseurs, ouvriers du textile, ou- vriers d'aciérie.	2905	2286	2571	1,79	1,67	1,72
Intense : Ouvriers d'aciérie, danseurs, ouvriers des usines du textile.	3310	2786	3143	2,06	1,97	2,04

la dépense énergétique liée à ces tâches qui ont été étudiées par exemple par Heini et al. (Heini et al. 1996) et Singh et al. (Singh et al. 1989) en Gambie et par Kashiwazaki et al. (Kashiwazaki et al. 1995) en Bolivie.

Dans l'étude de Heini et al. (Heini et al. 1996) la dépense énergétique a été mesurée chez huit fermiers gambiens de 25 ans, par la méthode de l'eau doublement marquée ainsi qu'à partir de l'enregistrement de la fréquence cardiaque sur une période de 12 jours au cours de la saison humide pendant laquelle les travaux agricoles sont particulièrement soutenus (Tableau 4). La dépense énergétique moyenne calculée par la méthode de l'eau doublement marquée s'établit à un PAL de 2,4 (3880 kcal/d pour des sujets de 61,2 kg). Des valeurs comparables ont été observées à partir de la relation établie entre la fréquence cardiaque et la dépense énergétique mesurée au cours de la marche sur tapis roulant (2 mph à 0, 3, 5 et 10 % de pente) (PAL de 2,4 et 3847 kcal/d). Ces valeurs de la dépense énergétique sont bien supérieures à celles observées dans des sociétés industrialisées. Dans une autre étude conduite également en Gambie, dans une population comparable, Singh et al. (Singh et al. 1989) ont mesuré la dépense énergétique par la méthode de l'eau doublement marquée chez 30 femmes (26 ans, 52 kg) dans trois situations biologiques différentes (enceinte [E], allaitante [A] ou non enceinte et non allaitante [NENA]) et ceci soit dans la saison humide où le travail agricole est important alors que la nourriture est rare, soit dans la saison sèche. La dépense énergétique des femmes NENA lors de la saison humide est comparable à celle des hommes et atteint un PAL de 2,35. La dépense énergétique diminue de ~45 % de la saison humide à la saison sèche où elle n'atteint un PAL que de 1,73 chez les femmes NENA. La gestation, qui prend place dans la saison humide n'élève la dépense énergétique que de ~6 %. Quant à l'allaitement, il augmente aussi de ~6 % la dépense énergétique lors de la saison sèche mais il la diminue de ~15 % dans la saison humide, les femmes qui allaitent participant sans doute un peu moins aux travaux agricoles.

Dans l'étude Kashiwazaki et al. (Kashiwazaki et al. 1995), la dépense énergétique a été mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée chez des sujets masculins (n = 6) et féminins (n = 6) adultes (âge : 18 à 65 ans) ainsi que des enfants (n = 10 ; âge : 5-14 ans) appartenant à une population de pasteurs Aymara vivant à une altitude d'environ 4000 m en Bolivie. Comme le montre le

Tableau 4 : Dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée dans différents pays pour des activités de subsistances (selon Heini et al. (Heini et al. 1996)).

	Yao	Heini	Singh
Population	Chine	Gambie	Gambie
Activité	Manuelle	Activité agricole	Activité agricole
Âge (années)	M : 43,1 F : 42,6	M : 25	F : 26
Poids (kg)	M : 73 F : 66	M : 61,2	F : 52
DE (kcal/d)	M : 2881 F : 2269	M : 3880 M : 3847 (1)	F : 2481
PAL	M : 1,8 F : 1,7	M : 2,4 M : 2,4 (1)	F : 1,95

(1) : Fc

tableau 5, la dépense énergétique des sujets adultes est la même chez les sujets féminins et masculins et correspond à un PAL de 1,95. Celle observée chez les enfants est plus basse : PAL de 1,59. Ces valeurs sont globalement un peu plus basses que celles observées dans les populations de fermiers de Gambie par Heini et al. (Heini et al. 1996) et par Singh et al. (Singh et al. 1989), et comparables à celles rapportées par Yao et al. (Yao et al. 2002) chez les ouvriers chinois. Elles demeurent nettement plus élevées que celles observées par Black et al. (Black et al. 1996) pour les adultes vivant dans les sociétés riches. Par contre, il est intéressant de noter que la dépense énergétique est très semblable voire un peu plus faible chez les enfants des pasteurs Aymara de Bolivie (PAL de 1,59) que chez les enfants des pays riches (PAL de 1,6 à 1,74).

### **1.3. Les activités sportives**

#### **1.3.1. Introduction**

La dépense énergétique a été mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée dans diverses activités sportives prolongées : course cycliste à étapes (Westerterp et al. 1986), période d'entraînement intensif en natation (Jones and Leitch 1993), en nage synchronisée (Ebine et al. 2000), en ski de fond (Sjodin et al. 1994) et en soccer (Ebine et al. 2002; Rico-Sanz et al. 1998; Rico-Sanz et al. 1999), course croisière à la voile (Bigard et al. 1998; Branth et al. 1996; Fogelholm 1991a), et course à pied (Edwards et al. 1993; Hill and Davies 2001).

#### **1.3.2. Course cycliste à étapes**

La dépense énergétique en course cycliste par étape a été mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée ainsi que par la méthode de la balance énergétique par Westerterp et al. (Westerterp et al. 1986) chez quatre coureurs participant au Tour de France (Édition de 1985). La course s'est déroulée sur une période de 22 jours divisée en trois périodes de mesure de sept, huit et sept jours, respectivement. Le tableau 6 montre la distance parcourue au cours de chaque période, ainsi que les variations de la masse et de la composition corporelle,

Tableau 5 : Dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée selon le sexe et la classe d'âge chez des pasteurs de Bolivie (selon l'étude de Kashiwazaki et al. (Kashiwazaki et al. 1995)).

Sujets	Âges (ans)	DE (kcal/d)	BMR (kcal/d)	PAL
Masculins	4-11 ans	1536,4	945,4	1,59
	20-65 ans	2645,2	1350	1,95
Féminins	5-14 ans	1633	962	1,69
	18-65 ans	2271	1172	1,95

Tableau 6 : Dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée et de la balance énergétique chez des coureurs du Tour de France (Données de Westerterp et al. (Westerterp et al. 1986)).

Étapes :	1	2	3
Durée (j) :	7	8	7
Distance en km :	1473	1371,5	1262,2
Énergie ingérée (kcal) :	5833	6262	5524
Masse en kg :			
Masse avant :	69,2	68,1	69,2
Masse après :	68,1	69,2	67,8
$\Delta$ masse :	1,1	1,5	1,4
Énergie (kcal) $\Delta$ masse :	7700	10500	9800
/jours :	1100	1313	1400
Énergie totale (kcal/d):	6933	7575	6624
DLW:	7000	8571	8500
PAL <sup>1</sup> :	4,3	5,3	5,25
PAL <sup>2</sup> :	3,6	3,9	3,4

(<sup>1</sup>): Valeur de PAL calculée par la méthode de l'eau doublement marquée.

(<sup>2</sup>): Valeur de PAL calculée par la méthode de la balance énergétique.

l'ingestion de calories et la dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée et par la méthode de la balance énergétique. Les modifications de la masse et de la composition corporelle étant faibles, la contribution éventuelle de l'oxydation des substrats énergétiques endogènes à la fourniture de l'énergie n'a pas été prise en compte par les auteurs. Globalement, la dépense énergétique mesurée au cours des trois périodes en utilisant la même méthode est assez semblable et importante puisqu'elle correspond à des PAL allant de 3,6 à 5,3. Toutefois, la dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée est systématiquement supérieure de 26 à 36 % à celle mesurée par la méthode de la balance énergétique (étendue du PAL de 4,3 à 5,3 contre 3,4 à 3,9). Westerterp et al. (Westerterp et al. 1986) discutent ces différences en soulignant que la méthode du rappel alimentaire utilisée dans leur étude pour estimer l'ingestion alimentaire est sujette à une erreur d'au moins 10 %. Ils rappellent aussi que les équations utilisées pour calculer la dépense énergétique sur la base de la disparition du  $^{18}\text{O}$  et du deutérium de l'eau de l'organisme contiennent des facteurs de corrections pour les effets isotopiques lors de l'évaporation de l'eau dans la sueur et les voies aériennes. Ces facteurs validés au repos ne sont sans doute pas adéquats pour décrire les effets isotopiques tels qu'ils existent chez des sujets respirant et transpirant abondamment comme les coureurs cyclistes. Finalement, Westerterp et al. (Westerterp et al. 1986) mentionnent que des modifications du bruit de fond de du  $^{18}\text{O}$  et du deutérium, qui peuvent être grandes selon les sources de l'eau bue par les sujets n'avaient pas été prises en compte.

Une analyse factorielle grossière de la dépense énergétique lors du Tour de France 1985 qui est celui au cours duquel l'étude de Westerterp et al. (Westerterp et al. 1986) a été conduite permet de suggérer que la dépense énergétique a été surestimée par la méthode de l'eau doublement marquée et que la dépense énergétique véritable est sans doute plus proche de celle estimée par la méthode de la balance énergétique. Cette analyse factorielle est résumée au tableau 7. La course a duré 22 jours et les coureurs ont parcouru 4106,7 km à la vitesse moyenne de 36,4 km/h (données trouvées sur le site web officiel du Tour de France). Ils ont donc passé 6765 min en selle et 24915 min au repos. Leur métabolisme de repos évalué d'après les données des tableaux 7 et 10 de

Tableau 7 : Analyse factorielle de la dépense énergétique au cours du Tour de France calculée à partir du coût énergétique du cyclisme de di Prampero (di Prampero 1985) .

---



---

Nombre de jour	22 jours
Masse (kg)	68 kg
Distance parcourue (km)	4106, 7 km
Vitesse moyenne (km/h)	36,4 km/h
Vitesse moyenne (m/s)	10,1 m/s
Temps en course (min)	6765 min
Temps en course (j : h : min)	4j :16h : 45min
Temps en repos (min)	24915 min
Temps en repos (j : h : min)	17j :7h : 15min
Métabolisme de repos (kcal/d)	1620 kcal/d
Puissance développée en course (W)	918 W

---



Westerterp et al. (Westerterp et al. 1986) étant de 1620 kcal/d, la dépense énergétique correspondant aux 24 915 min de repos (17:7:15 en d:h:min) est de 28 029 kcal pour les 22 jours de course. Sur la base de la dépense énergétique quotidienne moyenne calculée à partir des résultats obtenus par la méthode de l'eau doublement marquée (8024 kcal/d), la quantité d'énergie disponible pour effectuer les 4106,7 km de course est de 148 491 kcal soit  $0,53 \text{ kcal.kg}^{-1}.\text{km}^{-1}$ . Le même calcul effectué à partir des résultats obtenus par la méthode de la balance énergétique donne une valeur de  $0,35 \text{ kcal.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ . Par ailleurs, la dépense énergétique à bicyclette peut être estimées d'après l'équation de di Prampero (di Prampero 1985) en fonction de la vitesse de course et des caractéristiques des coureurs :

$$P \text{ (W/kg)} = 1,16 + 0,17 v + 0,42 \times (\text{BSA}/\text{masse}) \times v^3$$

Dans cette équation la vitesse ( $v$ ) est en m/s, la surface corporelle (estimée à  $1,8 \text{ m}^2$ ) est en  $\text{m}^2$ , et la masse en kg. Comme le montre le tableau 7, la puissance moyenne estimée pour des sujets de 68 kg à une vitesse de 10,1 m/s est de 981 W, soit  $0,34 \text{ kcal.kg}^{-1}.\text{km}^{-1}$ . Cette valeur est très voisine de celle estimée à partir de la méthode de la balance énergétique mais s'éloigne beaucoup de celle calculée par la méthode de l'eau doublement marquée.

Le tableau 8 montre la dépense énergétique calculée par la méthode de la balance énergétique dans quatre études conduites chez des cyclistes au cours de l'entraînement (Martin 2002) (Martin et al. 2002) ou de compétitions réelles (Gabel et al. 1995; Saris et al. 1989) ou simulée (Brouns et al. 1989). La plus haute dépense énergétique est observée par Gabel et al. (Gabel et al. 1995) sur deux sujets qui ont parcouru 2050 miles en 10 jours, en pédalant environ 15 à 18 h par jour (7130 kcal provenant pour 63, 27 et 10 % des glucides, des lipides et des protéines). Des valeurs beaucoup plus basses sont rapportées par Martin et al. (Martin et al. 2002) chez des cyclistes féminins aussi bien pendant neuf jours d'entraînement pendant lesquels la quantité de travail fournie sur le vélo (mesurée à partir des forces exercées sur le pédalier) a été de 405 kcal/d (total : 3457 kcal/d provenant pour 68, 16 et 16 % des glucides, des lipides et des protéines) que pendant huit jours de compétitions pendant lesquels la quantité de travail fournie sur le vélo (mesurée à partir des forces exercées sur le pédalier) a été de 512 kcal/d (total : 3310 kcal/d provenant pour 65, 19 et 16 % des glucides, des lipides

Tableau 8 : Dépense énergétique chez des cyclistes par la méthode de la balance énergétique (données de Gabel et al. (Gabel et al. 1995) (Gabel 95), Saris et al. (Saris et al. 1989) (Saris 89) et Martin et al. (Martin et al. 2002) (Martin 02)).

Études :	Gabel 95	Saris 89		Martin 02	
Durée (j) :	10	22	4	9	8
Sujets:	2M	5M	13M	12F T	C
Grammes ingérés :					
Glucides :	1122	926	631	588	536 <sup>2</sup>
Lipides :	203	142	221	59 <sup>1</sup>	68 <sup>2</sup>
Protéines :	178	221	36	136 <sup>1</sup>	130 <sup>2</sup>
Énergie (kcal) :					
Glucides :	4488	3704	2524	2352 <sup>1</sup>	2144 <sup>2</sup>
Lipides :	1929	1349	2100	561 <sup>1</sup>	646 <sup>2</sup>
Protéines :	713	884	144	544 <sup>1</sup>	520 <sup>2</sup>
Totale :	7130	5937	4768	3457 <sup>1</sup>	3310 <sup>2</sup>
% énergie :					
Glucides :	63	62	53	68 <sup>1</sup>	65 <sup>2</sup>
Lipides :	27	23	44	16 <sup>1</sup>	19 <sup>2</sup>
Protéines :	10	15	03	16 <sup>1</sup>	16 <sup>2</sup>
Masse en kg :					
Masse avant :	63,7	69,2	74	ND	ND
Masse après :	64,2	68,9	72,9	ND	ND
Δ masse :	+0,5	0,3	1,1	ND	ND
Énergie (kcal)					
Δ masse :	3500	2100	7700	ND	ND
/jours :	350	96	1925	ND	ND
Énergie totale (kcal/d) :	6780	6033	6693	3457 <sup>1</sup>	3310 <sup>2</sup>
PAL :	4,2	ND	3,6	2,4	2,3

(<sup>1</sup>) : Chiffres obtenus pendant la course.

(<sup>2</sup>) : Chiffres obtenus pendant l'entraînement.

et des protéines) (la dépense énergétique quotidienne moins importante au cours de la période de compétition, malgré la plus grande quantité de travail effectuée en course s'explique par une diminution des activités en dehors du temps passé en course). Finalement dans les études de Saris et al. (Brouns et al. 1989; Saris et al. 1989), la dépense énergétique apparaît supérieure pendant les 22 jours du Tour de France (5937 kcal/d provenant pour 62, 23 et 15 % des glucides, des lipides et des protéines) que lors de sept jours de course simulée en chambre calorimétrique (4768 kcal/d provenant pour 53, 44 et 3 % des glucides, des lipides et des protéines).

### **1.3.3. Course**

Comme le montre le tableau 9, la dépense énergétique pendant une période de course prolongée a été évaluée par la méthode de l'eau doublement marquée par Hill et Davies (Hill and Davies 2001) sur un seul sujet pendant une période de deux semaines pendant laquelle il a parcouru 992 km, et par Edwards et al. (Edwards et al. 1993) sur neuf coureuses d'endurance pendant une période de 7 jours pendant laquelle elles ont parcouru 73 km. Le sujet étudié par Hill et Davies (Hill and Davies 2001) était en route pour un tour de l'Australie en course à pied (14 964 km) qu'il a finalement accompli dans le temps record de 195 jours. Les sujets étudiés par Edwards et al. (Edwards et al. 1993) suivaient leur programme d'entraînement normal et parcouraient en moyenne 10,5 km/d soit 73 km pendant la période d'observation. Bien entendu la dépense énergétique quotidienne mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée par Hill et Davies (Hill and Davies 2001) sur le sujet parcourant 70,8 km/d en moyenne (6323 kcal/d correspondant à un PAL de 3,96), est beaucoup plus élevée que celle mesurée par Edwards et al. (Edwards et al. 1993) sur des sujets qui en parcourent environ sept fois moins (2990 kcal/d correspondant à un PAL de 2,1). Hill et Davies (Hill and Davies 2001) n'ont pas recueilli de données sur l'ingestion alimentaire du sujet, par contre, sur la base du journal alimentaire et de la perte de masse corporelle, Edwards et al. (Edwards et al. 1993) ont calculé une dépense énergétique quotidienne de 2237 kcal/d par la méthode de la balance énergétique.

Tableau 9 : Dépense énergétique chez des coureurs à pied par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée(données de Hill et al. (Hill and Davies 2001) (Hill 2001) et de Edwards et al. (Edwards et al. 1993) (Edwards 1993)).

Études:	Hill 2001	Edwards 1993
Durée (j)	14	7
Sujets :	1 M	9 F
Énergie totale (kcal/d) :	ND	2037
Masse en kg :		
Masse avant :	63,1	55,3
Masse après :	62,1	55,1
$\Delta$ masse :	1,0	0,2
Énergie (kcal)		
$\Delta$ masse :	7000	1400
/jours :	500	200
Énergie totale (kcal/d):	ND	2237
DLW:	6323	2990
PAL <sup>1</sup> :	3,96	2,1
BMR (kcal/d):	1597	1413

(<sup>1</sup>) : Valeur de PAL par l'eau doublement marquée.

Ces observations faites chez des sujets effectuant de la course à pied montrent que cette activité n'augmente que modérément la dépense énergétique chez des athlètes récréatives même si la distance hebdomadaire parcourue à l'entraînement est relativement importante (Edwards et al. (Edwards et al. 1993)). Par contre, chez un sujet qui tente de battre un record d'ultra-endurance les distances quotidiennes parcourues sont telles que la dépense énergétique est voisine de celle observée par Westerterp et al. (Westerterp et al. 1986) chez des coureurs cyclistes de très haut niveau. On constate aussi que, comme dans l'étude de Westerterp et al. (Westerterp et al. 1986), dans l'étude d'Edwards et al. (Edwards et al. 1993), la méthode de l'eau doublement marquée fournit des estimations de la dépense énergétique qui sont de 34 % supérieure à celle estimées par la méthode de la balance énergétique.

### **1.3.3 La natation**

Une différence du même ordre de grandeur est aussi rapportée par Ebine et al (Ebine et al. 2000) tableau 10 chez neuf pratiquantes de nage synchronisée suivie sur une période d'entraînement qualifié d'intense à modéré. La dépense énergétique calculée par la méthode de l'eau doublement marquée est environ 29 % plus grande que celle estimée à partir de la balance énergétique (2738 contre 2128 kcal/d correspondant à un PAL de 1,7 à 2,2). Inversement, les données rapportées par Jones et al. (Jones and Leitch 1993) chez huit nageurs (cinq sujets masculins et trois sujets féminins) au cours d'une période de six jours montrent que les estimations faites par la méthode de l'eau doublement marquée et la méthode de la balance énergétique sont très voisines. Dans cette étude les sujets étaient dans une phase d'affûtage et s'entraînaient en moyenne de 90 à 120 min par jour en parcourant ~1,5 km/d. La dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée et la méthode de la balance énergétique étaient très voisines et non significativement différentes (3466 et 3491 kcal/d, correspondant à un PAL de 2,0). La bonne correspondance entre ces deux chiffres pourrait tenir à ce que les sujets étaient étroitement encadrés et que la quantité de nourriture ingérée était évaluée à chaque repas par les expérimentateurs plutôt

Tableau10 : Dépense énergétique chez des nageurs par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Jones et al. (Jones and Leitch 1993) (Jones 1993), et de Ébine et al. (Ebine et al. 2000) (Ébine 2000)).

Études :	Jones 1993	Ébine 2000
Durée (j)	6	6
Sujets :	5M+3F	9F
Grammes ingérés :		
Glucides :	463	ND
Lipides :	124	ND
Protéines :	131	ND
Énergies (kcal) :		
Glucides :	1851	ND
Lipides :	1116	ND
Protéines :	524	ND
Totale :	3491	2128
% énergie :		
Glucides :	53	ND
Lipides :	32	ND
	15	ND
Protéines :		
Masse en kg :		
Masse avant :	75,6	52,5
Masse après :	75,6	52,5
$\Delta$ masse :	00,0	00,0
Énergie (kcal)		
$\Delta$ masse :	ND	ND
/jours :	ND	ND
Énergie totale		
(kcal/d) :	3491	2128
DLW:	3466	2738
RMR :	1768	1247
PAL : DLW	2	2,2
PAL : Balance énergétique	2	1,7

que d'être estimée à partir d'un journal alimentaire comme dans l'étude d'Edwards et al. (Edwards et al. 1993).

### **1.3.5. Le soccer**

Deux études se sont penchées sur le sujet de la dépense énergétique des joueurs de soccer professionnels pendant une période d'entraînements intense de 12 jours pour la préparation aux Jeux olympiques (Rico-Sanz et al. 1998) et pendant la saison de compétition normale sur une période de sept jours (Ebine et al. 2002). Dans l'étude d'Ebine et al. (Ebine et al. 2002), au cours de la période d'observation de sept jours, les sujets ont participé à deux matchs en plus de prendre part aux séances d'entraînement normales. La dépense énergétique a été estimée à partir de l'ingestion alimentaire (méthode de la balance énergétique) calculée sur la base d'un journal alimentaire de sept jours, sans prendre en compte la variation de masse corporelle minimale (~0,1 kg) ainsi que par la méthode de l'eau doublement marquée. Comme le montre le tableau 11, les valeurs estimées par la méthode de l'eau doublement marquée sont de 13,5 % supérieures (3532 kcal/d) à celle estimées par la méthode de la balance énergétique (3013 kcal/d). Ces dépenses énergétiques correspondent à un PAL de 1,8 à 2,1.

Dans l'étude de Rico-Sanz et al (Rico-Sanz et al. 1998) la dépense énergétique moyenne calculée par la méthode de la balance énergétique (journal alimentaire de 12 jours) sans prendre en compte les variations éventuelles de la masse corporelle (qui ne sont pas rapportées) est de 3950 kcal/d correspondant à un PAL de 2,4. Les auteurs indiquent aussi qu'une analyse factorielle des activités a été effectuée selon une grille développée par Reilly et Thomas (Reilly and Thomas 1979) mais ne rapportent pas la dépense énergétique estimée par cette méthode. Par contre la dépense énergétique calculée par la méthode de l'eau doublement marquée s'élève à 3833 kcal, ce qui est voisin de la valeur calculée par la méthode de la balance énergétique et correspond à un PAL de 2,3.

Tableau 11 : Dépense énergétique chez des joueurs de soccer par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Rico-Sanz et al. (Rico-Sanz et al. 1998) (Rico-sanz 1998), et Ébine et al. (Ebine et al. 2002) (Ébine 2002)).

Études :	Rico-sanz 1998	Ébine 2002
Durée (j) :	12	7
Sujets:	8 M	7 M
<hr/>		
Grammes ingérés :		
Glucides :	526	ND
Lipides :	142	ND
Protéines :	142	ND
<hr/>		
Énergies (kcal) :		
Glucides :	2104	ND
Lipides :	1278	ND
Protéines :	568	ND
Totale :	3950	3113
<hr/>		
% énergie :		
Glucides :	53,2	ND
Lipides :	32,4	ND
Protéines :	14,4	ND
<hr/>		
Masse en kg :		
Masse avant :	63,4	69,8
Masse après :	ND	69,9
$\Delta$ masse :	ND	- 0,1
<hr/>		
Énergie :	ND	- 700
Énergie/j :	ND	- 100
Énergie totale (kcal/d) :	3950	3013
<hr/>		
DLW :	3833	3532
PAL <sup>1</sup> :	2,4	1,8
PAL <sup>2</sup> :	2,3	2,1

(<sup>1</sup>) : Valeur selon la méthode de la balance énergétique.

(<sup>2</sup>) : Valeur selon la méthode de l'eau doublement marquée.



### **1.3.6. Autres types d'activités sportives**

Sjodin et al (Sjodin et al. 1994) ont évalué la dépense énergétique en ski de fond chez quatre sujets masculins et quatre sujets féminins appartenant à l'équipe nationale de Suède, par la méthode de l'eau doublement marquée et la méthode de la balance énergétique, au cours d'un camp d'entraînement de sept jours dont les caractéristiques ne sont pas précisées. La dépense énergétique moyenne quotidienne des sujets par la méthode de l'eau doublement marquée est de 7179 et 4202 kcal qui correspondent à des PAL de 5,6 et 3,2, pour les sujets masculins et féminins, respectivement. Ces valeurs sont légèrement différentes des valeurs calculées par la méthode de la balance énergétique, mais les différences ne sont pas systématiques puisque les valeurs observées par cette méthode sont 3,4 % plus basse chez les sujets masculins et 7 % plus élevées chez les sujets féminins (tableau 12). Ces valeurs correspondent à un PAL de ~3,9 et ~3,2 à 3,4 chez les sujets masculins et féminins, respectivement.

Dans l'étude de Hill et al. (Hill and Davies 2002) la dépense énergétique a été calculée pendant une période d'entraînement de 14 jours chez sept rameuses australiennes. Comme dans de nombreuses études utilisant la méthode de l'eau doublement marquée, la valeur estimée par cette méthode (3957 kcal/d correspondant à un PAL de 2,9) est de 40 % supérieure à celle estimée par la balance énergétique (2814 kcal/d correspondant à un PAL de 2,0).

## **1.4. Les activités de plein air :**

### **1.4.1. Course croisière :**

Dans l'étude de Branth et al. (Branth et al. 1996) (Tableau 13) conduite sur les 11 membres de l'équipage d'un bateau à voile prenant part à une course autour du monde (Withbread Round The World Race, 1993-1994), les observations ont été faites sur la première et la troisième étape de la course (Southampton [UK]-Punta de Este [Brésil]: 25 jours et Freemantle-Auckland [Nouvelle-Zélande]: 13 jours). Des observations ont aussi été faites sur la deuxième étape (Punta de Este - Freemantle- [Australie] : 26 jours, mais elles sont

Tableau12 : Dépense énergétique chez des skieurs de fond et des rameuses par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Sjödín et al. (Sjödín et al. 1994) (Sjödín et al 1994) et de Hill et al. (Hill and Davies 2002) (Hill et al 2002)).

Études :	Sjödín et al 1994		Hill et al 2002
Activité :	Ski de fond		Aviron
Durée (j) :	7		14
Sujets:	4 M	4 F	7 F
<hr/>			
Énergie (kcal) :			
Totale :	7345	4298	2214
<hr/>			
Masse en kg :			
Masse avant :	ND	ND	60,9
Masse après :	ND	ND	59,7
Δ masse :	- 0,4	0,2	1,2
<hr/>			
Énergie (kcal)			
Δ masse :	-2800	1400	8400
/jours :	-400	200	600
<hr/>			
Énergie totale (kcal/d):	6945	4498	2814
<hr/>			
DLW:	7179	4202	3957
PAL <sup>1</sup> :	3,96	3,2	2,9
PAL:	3,8	3,4	2

- : gain de poids, enlever cette énergie accumulée dans le corps.

(<sup>1</sup>) : Valeur de PAL par la méthode de l'eau doublement marquée.

Tableau 13 : Dépense énergétique en course croisière par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Branth et al. 1996 (Branth et al. 1996)).

Sujets:	11M	
Étapes :	1 <sup>ère</sup>	3 <sup>ème</sup>
Durée (j) :	25	13
-----		
Grammes ingérés :		
Glucides :	526	476
Lipides :	149	156
Protéines :	140	129
Énergie (kcal/d) :		
Glucides :	2104	1904
Lipides :	1341	1404
Protéines :	560	516
Totale :	4005	2560
% Énergie :		
Glucides :	53	50
Lipides :	33	37
Protéines :	14	13
-----		
Masse en kg :		
Masse avant :	84	81,6
Masse après :	80,9	80,5
Δ masse :	3,1	1,1
Énergie de		
Δ masse (kcal) :	21700	7700
Dépense/jours :	868	592
Dépense Énergétique (kcal/d):	4873	4416
-----		
BMR (kcal/d):	1857	1857
PAL:	2,6	2,4
DLW:	ND	4595
PAL <sup>1</sup> :	ND	2,5

(1): Valeur de PAL par la méthode de l'eau doublement marquée.

incomplètes, les sujets n'ayant pas été pesés avant le départ de l'étape. L'ingestion alimentaire a été estimée par le membre de l'équipage responsable de la nourriture, à partir de l'inventaire des aliments à bord au départ et à l'arrivée de chaque étape, et des quantités de nourriture jetées à la mer et restant dans les plats à la fin de chaque repas. La quantité totale de nourriture effectivement consommée a été utilisée pour calculer l'apport énergétique alimentaire et les contributions respectives des glucides, des lipides et des protéines à la fourniture de l'énergie, en utilisant des tables alimentaires ou les informations des fabricants. La contribution de l'oxydation des substrats énergétiques endogènes à la fourniture de l'énergie a été calculée, quant à elle, à partir des modifications de la masse corporelle (étape 1 et 3) et de la composition corporelle estimée par la méthode des plis cutanés (quatre sites : biceps, triceps, sous-scapulaire, supra-iliaque) et l'équation de Durnin et Wormsley (Friedl et al. 1987) (étape 1, seulement). Toutes les informations nécessaires à la vérification des calculs ne sont pas indiquées dans l'article, et des erreurs de calculs ou de typographie sont évidentes. Ainsi, par exemple, les auteurs ne rapportent pas de façon explicite les modifications de la composition corporelle (perte – ou gain - de masse grasse et maigre) mais seulement la perte de masse corporelle totale. Pour ce qui est des calculs, par exemple, dans l'étape 1, l'apport énergétique alimentaire quotidien par personne est estimée à 14,7 MJ (3500 kcal), et les contributions respectives des macronutriments sont les suivantes : glucides = 45 %, lipides = 39 % et protéines = 16 %, correspondant à 1575, 1365 et 360 kcal, respectivement. Toutefois, ces chiffres ne sont pas consistants avec les masses de glucides, lipides et protéines ingérées : 526 (2104 kcal), 149 (1341 kcal) et 140 (560 kcal), respectivement. Le tableau 13 montre l'apport énergétique quotidien par personne recalculé en supposant que les masses de nutriments ingérés sont correctes et en utilisant les facteurs d'Atwater. Ce tableau indique aussi la perte de masse corporelle au cours des deux étapes. À partir de ces données, la dépense énergétique totale quotidienne par personne est estimée à 4873 et 4416 kcal/d pour la première et la troisième étape. Les auteurs rapportent aussi la valeur estimée en tenant compte des modifications du pourcentage de graisse lors de la première étape. Selon cette estimation, la dépense énergétique totale serait environ de 5 % inférieure à la valeur estimée à partir de la seule chute de la masse corporelle. Ainsi, selon ces

données, la dépense énergétique d'un membre d'équipage d'un bateau de course croisière au large, correspond à un PAL d'environ 2,6 à 2,4, le métabolisme de repos ayant été estimé à 1857 kcal/d.

Au cours de la troisième étape la dépense énergétique a aussi été calculée sur six des membres de l'équipage par la méthode de l'eau doublement marquée, en utilisant un équivalent énergétique du CO<sub>2</sub> dérivé du quotient alimentaire. La dépense énergétique quotidienne calculée de cette façon s'est élevée à 4595 kcal, soit un PAL de 2,5, ce qui est voisin du résultat obtenu par la méthode de la balance énergétique.

Ces données rapportées par Branth et al. (Branth et al. 1996) sont légèrement supérieures à celles observées quelques années plus tôt par Fogelholm et Lahtinen (Fogelholm 1991b) sur un équipage de 14 personnes prenant part à une course transatlantique de 22 jours, entre Puerto Sherry (Espagne) et la République de Saint Domingue, par la méthode de la balance énergétique uniquement. Bien que l'apport énergétique alimentaire quotidien n'ait été en moyenne que de 3166 kcal/d, la masse corporelle des sujets n'a chuté que de 1 kg (les modifications de la composition corporelle ne sont pas rapportées). En utilisant la valeur moyenne de 7000 kcal/kg de masse perdue, la dépense énergétique totale observée pendant la course s'établit à seulement 3484 kcal/d, soit un PAL de 1,9 en supposant une dépense énergétique de repos de 1804 kcal/d selon la masse et la taille des sujets de cette étude (Shetty et al. 1996).

La dépense énergétique a aussi été évaluée par la méthode de la balance énergétique par Bigard et al. (Bigard et al. 1998) (tableau 14) sur 11 navigateurs solitaires prenant part à une course de 14 jours en quatre étapes le long des côtes ouest de l'Europe : course Solitaire-Le Figaro qui se déroule entre St-Malo (France), Giron (Espagne), Douarnenez (France), Kinsale (Irlande) et St-Quay (France). Le tableau 14 résume les observations et les résultats et montre que la dépense énergétique totale, en prenant en compte la légère chute de la masse corporelle ou des masses maigre et grasse s'établit à environ 5100 kcal/d, soit un PAL de 3,2 en supposant une dépense énergétique de repos de 1619 kcal selon la masse et la taille des sujets de cette étude (Shetty et al. 1996), ce qui est légèrement supérieur aux données rapportées par Branth et al. (Branth et al. 1996)

Tableau 14: Dépense énergétique en course croisière par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Fogelholm 1991 (Fogelholm 91) (Fogelholm 1991) et Bigard 1998 (Bigard 98) (Bigard et al. 1998)).

Études :	Fogelholm 91	Bigard 98
Durée (j) :	22	14
Sujets:	14M	11M
-----		
Grammes ingérés :		
Glucides :	340	558
Lipides :	137	170
Protéines :	143	162
Énergie (kcal/d) :		
Glucides :	1361	2232
Lipides :	1235	1531
Protéines :	570	649
Totale :	3166	4412
% énergie :		
Glucides :	43	50,6
Lipides :	39	34,7
Protéines :	18	14,7
-----		
Masse en kg :		
Masse avant :	82	73,6
Masse après :	81	72,3
$\Delta$ masse :	1	1,3
Énergie de		
$\Delta$ masse (kcal) :	7000	9170
(/Jours) :	318	655
-----		
Énergie totale (kcal/d) :	3484	5067
DLW (kcal/d):	ND	5100
PAL <sup>1</sup> :	ND	3,2
PAL:	1,9	3,1
RMR (kcal/d):	1804	1619

(<sup>1</sup>): Valeur calculée par la méthode de l'eau doublement marquée.

et très nettement supérieur à celles rapportées par Fogelholm et al. (Fogelholm 1991b).

Prises dans leur ensemble, ces données montrent que la course croisière au large correspond à une dépense énergétique qui varie de 3484 à 5100 kcal/d ou un PAL de 1,9 à 3,2. Compte tenu des conditions de vie et de la difficulté à s'alimenter pour couvrir cette dépense, les sujets maigrissent, surtout si la dépense énergétique est élevée et la course longue, en perdant principalement de la masse grasse. Les différences observées entre les trois études ne peuvent être expliquées complètement. Elles pourraient tenir pour une part à l'imprécision des méthodes. Toutefois, la bonne concordance observée entre les résultats obtenus par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée par Branth et al. (Branth et al. 1996) suggère que ces méthodes sont valides. Les différences de dépense énergétique rapportées pourraient plutôt tenir au type de bateau utilisé et aux difficultés rencontrées en course. La comparaison des données de Branth et al. (Branth et al. 1996) et de Bigard et al. (Bigard et al. 1998) suggèrent aussi que la dépense énergétique est plus importante en course en solitaire qu'en équipage.

#### **1.4.2. Alpinisme**

La dépense énergétique encourue au cours d'expédition en haute montagne a été évaluée dans diverses études et notamment celles de Westerterp et al. (Westerterp et al. 1992; Westerterp et al. 1994) et Pulfrey et al. (Pulfrey and Jones 1996) en utilisant en parallèle la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée. Comme le montre le tableau 15, ces études portent sur un nombre limité de sujets qui ont été observés pour des périodes de sept à 21 jours.

Dans l'étude qui a porté sur la plus longue période (Westerterp et al. 1994), les sujets ont séjourné 21 jours à une altitude 6542 m (Mont Sajama, Bolivie) en restant relativement sédentaires (lecture, entretien du camp, etc.) à l'exception de trois tests sur ergocycle. L'alimentation a apporté en moyenne chaque jour 258, 68 et 67 g de glucides, de lipides et de protéines, respectivement, soit 1894 kcal (54, 32 et 14 % de l'énergie fournie par les glucides, les lipides et les protéines,

Tableau 15: Dépense énergétique en alpinisme par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Westerterp et al. 1994 (West 94) (Westerterp et al. 1994), de Westerterp et al. 1992 (West 92) (Westerterp et al. 1992) et Pulfrey et al. 1996 (Pulfrey 96) (Pulfrey and Jones 1996)).

Études:	West 94	West 92	Pulfrey 96
Durée (j) :	21	8	7
Sujets:	10 (4F + 6H)	5 (3H+2F)	6 (5H+1F)
-----			
Grammes ingérés:			
Glucides:	258	237	575
Lipides:	68	64	69
Protéines :	67	53	75
-----			
Énergies (kcal) :			
Glucides :	1032	948	2300
Lipides :	594	608	656
Protéines :	268	233	330
Totale :	1894	1789	3286
-----			
% énergie :			
Glucides :	54	53	70
Lipides :	32	34	20
Protéines :	14	13	10
-----			
Masse en kg :			
Masse avant :	65,7	ND	ND
Masse après :	60,8	ND	ND
-----			
Δ masse :	4,9	2,2	3,7
Énergie (kcal) :			
Δ masse :	34300	14132	10807
/jours :	1633	1767	1544
-----			
Énergie totale			
(kcal/d):	3241	3556	4830
DLW:	2810	3238	4619
PAL <sup>1</sup> :	1,9	2,2	2,8
PAL:	2,2	2,4	2,9
BMR :	1483	1482	1650

(<sup>1</sup>): Valeur trouvée par la méthode de l'eau doublement marquée.



respectivement). La perte de masse corporelle moyenne a été importante (4,9 kg pendant les 21 jours) et elle est due à la perte de 3,7 kg de masse grasse évaluée par adiposémiétrie et donc de 1,2 kg de masse maigre. De plus, la perte d'énergie dans les matières fécales a aussi été mesurée sur une période de trois jours (286 kcal/d). Basée sur ces observations, l'apport énergétique alimentaire net, c'est-à-dire le contenu énergétique des aliments moins la perte d'énergie dans les matières fécales (digestibilité moyenne de 85 %), a été évalué à 1608 kcal/d. À cette quantité s'ajoute l'énergie provenant des réserves endogènes qui s'est élevée à 1633 ou 1742 kcal/d selon que l'on considère la perte totale de masse corporelle avec une valeur de 7000 kcal/kg ou la perte de masse grasse et maigre (avec des valeurs de 9,5 kcal/g et 4,4 kcal/g, respectivement et 73 % d'eau dans la masse maigre ((DeLany et al. 1989)). La dépense énergétique totale quotidienne évaluée par la méthode de la balance énergétique s'élève donc à 3241 ou 3350 kcal/d, ce qui correspond à un PAL de 2,2. La dépense énergétique a aussi été mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée, mais sur une période de 10 jours seulement. Elle s'établit à 2810 kcal/d, ce qui est environ 13 % plus faible que celle évaluée par la méthode de la balance énergétique et correspond à un PAL de 1,9. Cette différence entre les résultats obtenus par les deux méthodes peut s'expliquer par la difficulté à établir un bilan énergétique précis lors d'une exposition prolongée à l'altitude notamment en raison de la déshydratation qui est difficile à évaluer et qui affecte les estimations de la dépense énergétique à la fois à partir de la balance énergétique et à partir de la méthode de l'eau doublement marquée. Cette étude montre cependant que l'exposition prolongée à l'altitude même en absence d'activités soutenues, d'une part, représente une dépense énergétique importante et, d'autre part, diminue l'appétit et l'apport énergétique alimentaire, ce qui explique la perte de masse corporelle régulièrement observée dans ces conditions.

Les données rapportées par Pulfrey et al. (Pulfrey and Jones 1996) et Westertep et al. (Westerterp et al. 1992; Westerterp et al. 1994) ont été obtenues chez des sujets exposés pour de plus courtes périodes à des altitudes comparables ou plus élevées (entre 5000 et 6500 m au Mont Sajama en Bolivie (Westerterp et al. 1994); entre 6000 et 8900 au Mont Everest (Westerterp et al. 1992)). Toutefois, dans ces deux études, les sujets étaient plus actifs puisqu'ils

effectuaient régulièrement des ascensions à partir d'un camp de base. L'apport énergétique alimentaire est beaucoup plus élevé dans l'étude de Pulfrey et al. (Pulfrey and Jones 1996) que dans celle de Westerterp et al. (Westerterp et al. 1992) (3286 vs seulement 1789 kcal/d) et, inversement, la perte de masse corporelle est plus grande (3,7 kg soit 1,7 et 2 kg de masse grasse et maigre, respectivement, contre 1,4 et 0,8 kg de masse grasse et maigre dans l'étude de Westerterp et al. (Westerterp et al. 1992). Sur la base de ces données, la dépense énergétique moyenne s'établit à 4830 kcal/d (Pulfrey and Jones 1996) et 3556 kcal/d (Westerterp et al. 1992) soit un PAL de 2,9 et 2,4, respectivement. La dépense énergétique estimée par la méthode de l'eau doublement marquée correspond à un PAL de 2,8 et 2,2 pour Pulfrey et al (Pulfrey and Jones 1996) et Westerterp et al (Westerterp et al. 1992) , respectivement.

#### **1.4.3. Randonnée pédestre**

Bien que ce soit une activité largement pratiquée, il existe peu de données sur la dépense énergétique encourue lors d'une randonnée pédestre à caractère récréatif de plusieurs jours. Cette question ne semble avoir été étudiée que par Ainslie et al. (Ainslie et al. 2002c) sur un groupe de 17 sujets divisés selon leur âge en neuf sujets jeunes (~24 ans) et huit sujets d'âge moyen (~56 ans). Ces sujets ont effectué une randonnée pédestre de 10 jours relativement sévère, parcourant en moyenne quotidiennement 21 km (de 10 à 35 km) sur un dénivelé de 1160 m en moyenne (de 800 à 2540 m). Ils ont ingéré des boissons et de la nourriture ad libitum, toutefois, les quantités de nourriture ingérées ont été comptabilisées de façon à estimer la dépense énergétique par la méthode de la balance énergétique et de comparer ces résultats à ceux obtenus par la méthode de l'eau doublement marquée.

Comme on le voit au tableau 16, les sujets ont légèrement maigri au cours de la randonnée (perte d'environ 1 kg), ceci étant dû à une perte de masse grasse chez les sujets jeunes comme les sujets plus âgés (1,1 et 0,9 kg, respectivement), les sujets jeunes ayant aussi perdu de la masse maigre (-0,7 kg) et les sujets âgés en ayant pris (+0,7 kg). À partir de ces modifications des réserves de macronutriments endogènes (considérant qu'un kg de masse est égal à ~7 Mcal)

Tableau 16 : Dépense énergétique en randonnée pédestre par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données d'Ainslie et al. (Ainslie et al. 2002)).

Sujets:	9 jeunes	10 jours	8 adultes
Durée (j) :			
Énergie (kcal) :	4571		3643
Masse en kg :			
Masse avant :	75,8		76,3
Masse après :	74,7		75,4
$\Delta$ masse :	1,1		0,9
Énergie $\Delta$ masse (kcal) :	3757		6300
/jours :	376		630
Énergie totale (kcal/d) :	4947		4273
BMR :	1762		1857
DLW :	5167		5095
PAL <sup>1</sup> :	2,8		2,3
PAL <sup>2</sup> :	2,9		2,7

(<sup>1</sup>) : Valeur de PAL par la méthode de la balance énergétique

(<sup>2</sup>) : Valeur de PAL par la méthode de l'eau doublement marquée.

et de l'ingestion alimentaire (4571 et 3643 kcal/d chez les sujets jeunes et âgés, respectivement), la dépense énergétique totale a été évaluée par la méthode de la balance énergétique à 4947 et 4273 kcal/d chez les sujets jeunes et âgés, respectivement. Les mesures faites par la méthode de l'eau doublement marquée montre une dépense énergétique qui est voisine chez les sujets jeunes et plus élevées chez les sujets âgés: 5167 et 5095 kcal/d. Ainsi, selon la méthode utilisée, la dépense énergétique dans une activité de randonnée soutenue sur une dizaine de jours, correspond à un PAL de 2,6 à 2,9 chez les sujets jeunes et de 2,0 à 2,74 chez les sujets plus âgés. Les données obtenues sur les sujets jeunes avec les deux méthodes concordent bien. Celles obtenues sur les sujets plus âgés concordent moins bien. Ceci pourrait être dû à une sous estimation de l'ingestion alimentaire dans ce groupe de sujets par suite d'une tendance à sous évaluer et sous rapporter les quantités de nourriture ingérées. Ceci pourrait être dû aussi à des problèmes de mesure de la dépense énergétique par la méthode de l'eau doublement marquée en raison de la déshydratation qui s'est développée particulièrement chez les sujets âgés comme le montre une augmentation importante de l'osmolarité urinaire qui passe d'environ 600 au début à plus de 1000 mosmol/kg à la fin de la randonnée.

### **1.5. Les activités de type militaire**

La méthode de l'eau doublement marquée a été très utilisée pour mesurer la dépense énergétique dans les activités de type militaire : exercices de combat simulés avec et sans restriction de nourriture parfois conduits dans des conditions environnementales difficiles (Castellani et al. 2006; DeLany et al. 1989; Forbes-Ewan et al. 1989; Hoyt et al. 1994; Hoyt et al. 1991; Hoyt et al. 2006; Jones et al. 1993; Mudambo et al. 1997), ou lutte contre les feux de forêt (Ruby et al. 2002).

Dans l'étude faite par DeLany et al. (DeLany et al. 1989) sur 36 soldats au cours d'un exercice sur le terrain de 25 jours, la dépense énergétique pour chaque type d'activité est exprimée comme un multiple de la dépense énergétique de repos (estimée à 1750 kcal/d pour des sujets de 72 - 79 kg) (tableau 17). La dépense énergétique pour chaque journée-type est alors estimée en fonction de la durée moyenne pendant laquelle les soldats sont au repos ou effectuent des

Tableau 17 : Dépense énergétique par la méthode factorielle dans des activités de type militaire (données de DeLany et al. 1989 (DeLany, Schoeller et al. 1989)).

---

Facteurs d'activité (multiple de la dépense énergétique de repos : 1750 kcal/d)

Dormir, être au repos, être allongé :	1,0
Activité très légère :	1,5
Activité légère :	2,5
Activité modérée :	5,0
Activité vigoureuse :	7,0

---

Journée de surveillance :

10 h de repos (1,0) :	729 kcal
10 h d'activité très légère (1,5) :	1094 kcal
04 h d'activité légère (2,5) :	729 kcal
Total :	2552 kcal

---

Journée de reconnaissance :

10 h de repos (1,0) :	729 kcal
08 h d'activité très légère (1,5) :	875 kcal
06 h d'activité modérée (5) :	2188 kcal
Total :	3792 kcal

---

Journée d'infiltration/exfiltration :

10 h de repos (1,0) :	729 kcal
08 h d'activité très légère (1,5) :	875 kcal
06h d'activité vigoureuse (7) :	3063 kcal
Total :	4667 kcal

---

exercices correspondant aux types d'activité ainsi définis (tableau 17). En utilisant cette méthode factorielle, la dépense énergétique estimée varie de 2552 à 4667 kcal/d selon l'activité principale de la journée (surveillance, reconnaissance, infiltration/exfiltration) (tableau 17). Les auteurs ne précisent pas le nombre de jours consacrés à chaque type d'activité mais rapportent que la dépense énergétique moyenne estimée par la méthode factorielle varie de 3400 à 3600 kcal/d correspondant à un PAL de 1,94 à 2,05. Ces valeurs sont en assez bon agrément avec l'estimation de la dépense énergétique obtenue par la méthode de balance énergétique (3360 ou 3100 kcal/d selon le régime alimentaire des sujets : diète ad libitum ou diète restreinte) et la méthode de l'eau doublement marquée (3480 ou 3320 kcal/d, selon le type de diète).

Dans une autre étude (tableau 18) conduite pendant sept jours au cours d'un entraînement militaire de 12 jours sur le terrain, Forbes-Ewan et al. (Forbes-Ewan et al. 1989) ont observé 34 soldats sans interruption sauf pour les périodes de sommeil et ont noté toutes les activités pratiquées, en précisant leur durée et leur intensité. Le coût de chacune de ces activités a ensuite été estimé à partir de tables disponibles dans la littérature (Edholm et al. 1970; Haisman 1972; Passmore and Durnin 1955; Pollack.H 1944), en tenant compte de la masse des sujets (qui étaient plus lourds que ceux sur lesquels les tables avaient été compilées) ainsi que des charges supplémentaires qu'ils avaient parfois à transporter. La dépense énergétique quotidienne moyenne estimée de cette façon (4535 kcal/d) était voisine de celle mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée (4750 kcal/d), mais ces deux estimations étaient légèrement inférieures à celles faite à partir de l'ingestion alimentaire (4040 kcal/d) et de la perte de masse grasse évaluée par la mesure des plis cutanés (-2,3 kg correspondant à 3088 kcal/d, en assumant un potentiel énergétique de 9,4 kcal/g de graisse) : dépense énergétique totale = 5838 kcal/d.

Un autre exemple de l'application de la méthode de la balance énergétique à l'estimation de la dépense énergétique au cours d'une période d'activités soutenues, est l'étude de Hoyt et al. (Hoyt et al. 2006). Dans cette étude, des élèves masculins et féminins de l'Académie militaire norvégienne, ont été soumis à une période de 7,25 jours d'exercices comprenant de longues marches, des patrouilles et des combats simulés, des courses d'obstacles et des séances de tir

Tableau18 : Dépense énergétique dans des activités de type militaire par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Forbes –Ewan et al. 1989 (Forbes-Ewan et al. 1989)).

Sujets:	4
Durée (j) :	7
Masse en kg :	
Masse avant :	73,8
Masse après :	71,5
$\Delta$ Masse:	2,3
<hr/>	
Énergie ingérée :	4040 kcal/d
Énergie $\Delta$ masse:	12587 kcal
/jours :	1798 kcal/d
Énergie Totale (kcal/d) :	5838
DLW :	4750
Factorielle :	4535
<hr/>	
PAL <sup>1</sup> :	3,2
PAL <sup>2</sup> :	2,6
PAL <sup>3</sup> :	2,5
BMR:	1835 kcal/d

(1): Valeur de la balance énergétique.

(<sup>2</sup>): Valeur de l'eau doublement marquée.

(<sup>3</sup>): Valeur de la méthode factorielle.

associé à une restriction alimentaire importante et à une privation de sommeil (moins d'une heure par jour). L'ingestion alimentaire était légèrement différente selon les sujets (et les groupes auxquels ils appartenaient) mais elle était très faible, couvrant seulement de 1 à 9 % des besoins en énergie et apportant de 478 à 3728 kcal par sujet et pour toute la durée de l'exercice (étendue : 30 - 2180, 228 - 1055 et 220 - 493 kcal sous forme de glucides, lipides et protéines) (Tableau 19). Bien entendu, un tel déséquilibre entre les besoins et les apports énergétiques se traduit par une chute importante de la masse corporelle, qui touche à la fois la masse grasse (mesurée par DXA) et la masse maigre (calculée par différence), la majeure partie de l'énergie étant fournie par les réserves de substrats endogènes (tableau 20). Comme on le voit au tableau 20, la dépense énergétique au cours de la période d'exercices a été calculée à partir de l'apport énergétique alimentaire et de l'utilisation des réserves endogènes en considérant que chaque gramme de graisse oxydée correspond à la libération de 9,5 kcal et que l'utilisation de chaque gramme de masse maigre sèche (27 % de la masse maigre perdue) correspond à la libération de 4,4 kcal (la masse maigre sèche est essentiellement composée de protéines). Sur la base de ces calculs, la dépense énergétique moyenne s'établit à 6994 - 7279 kcal/d, ce qui correspond à une valeur de PAL de 3,9 et 4,8 pour les sujets masculins et féminins, respectivement (le métabolisme de repos étant estimé à 1857 et 1452 kcal/d pour les sujets masculins et féminins respectivement). La dépense énergétique a aussi été mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée (tableau 20). Les valeurs obtenues sont inférieures à celles calculées par la méthode de la balance énergétique pour les sujets masculins (-15 %) comme les sujets féminins (-34 %) et correspondent à un PAL de 3,5 et 3,6, respectivement.

Les données obtenues par la méthode de l'eau doublement marquée et la méthode de la balance énergétique par Mudambo et al. (Mudambo et al. 1997) et Hoyt et al. (Hoyt et al. 1991) concordent mieux (tableau 21). Mudambo et al. (Mudambo et al. 1997) ont étudié 12 soldats zimbabwéens au cours d'un camp d'entraînement de 12 jours réalisé en période chaude et comprenant environ 8 h d'activités militaires quotidiennes, pendant lequel les sujets ont perdu 3 kg. Les valeurs obtenues qui correspondent à un PAL de 3,3 à 3,4 concordent bien (5476 et 5633 kcal/d, respectivement avec la méthode de la balance énergétique et la



Tableau 19 : Dépense énergétique dans des activités de type militaire par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Hoyt et al. 2006 (Hoyt et al. 2006)).

Durée (j)	7,25
Ingestion (g/jour) :	
Glucose :	6 – 436
Lipides :	24 – 111
Protéines :	50 – 112
Énergie (kcal) :	
Glucose :	30 – 2180
Lipides :	228 – 1055
Protéines :	220 – 493
Totale :	478 – 3728
% glucose :	6 – 59
% lipides :	48 – 28
% protéines :	46 – 13

Tableau 20 : Dépense énergétique dans des activités de type militaire par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Hoyt et al. 2006 (Hoyt et al. 2006)).

Sujets :	Masculin (n = 10)	Féminin (n = 6)
Masse (kg) :		
Avant :	77,6	61,8
Après :	69,9	55,9
Δ masse :	7,7	5,9
Énergie		
Endogène (kcal) :		
Gras :	4521	4481,4
Maigre :	655,45	410
Totale :	5176,45	4891,4
Dépense énergétique (kcal/d):	7279,45	6994,4
RMR (kcal/d):	1857	1452
PAL <sup>1</sup> :	3,9	4,8
DLW:	6333,33	5214,3
PAL <sup>2</sup> :	3,5	3,6

(<sup>1</sup>) : Valeur obtenue par la méthode de la balance énergétique.

(<sup>2</sup>) : Valeur obtenue par la méthode de l'eau doublement marquée.

Tableau 21 : Dépense énergétique dans des activités de type militaire par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Mudambo et al. (Mudambo et al. 1997) (Mudambo 1997) et Hoyt et al (Hoyt et al. 1991) (Hoyt 1991)).

Études :	Mudambo 1997	Hoyt 1991	
Sujets:	12M	23M	
Durée (j) :	12	11	
-----			
Énergie Prise (g) :			
Glucides :	493	ND	
Lipides :	146	ND	
Protéines :	119	ND	
Énergie (kcal) :			
Glucides :	1972	ND	
Lipides :	1387	ND	
Protéines :	524	ND	
Total ingéré (kcal/d) :	3883	3132	
-----			
% Énergie :			
Glucides :	51	ND	
Lipides :	36	ND	
Protéines :	13	ND	
Masse en kg :			
Masse avant :	64,4	ND	
Masse après :	61,4	ND	
Δ Masse:	3,0	2,48	
ÉnergieΔ masse :	21000	17360	
/jours :	1750	1574	1872
Énergie Totale (kcal/d) :	5633 <sup>1</sup>	4706 <sup>1</sup>	5004 <sup>1</sup>
-----			
PAL <sup>1</sup> :	3,4	2,5	2,7
DLW :	5476 <sup>2</sup>	4919 <sup>2</sup>	
PAL <sup>2</sup> :	3,3	2,6	
BMR :	1660	1871	

(<sup>1</sup>) : Valeur calculée par la méthode de la balance énergétique.

(<sup>2</sup>) : Valeur calculée par la méthode de l'eau doublement marquée.

méthode de l'eau doublement marquée). L'étude de Hoyt et al (1991) (Hoyt et al. 1991), a été réalisée sur 23 soldats (marines) américains au cours d'un exercice de 11 jours sur le terrain au cours d'une période froide. La dépense énergétique mesurée par la méthode de la balance énergétique en tenant compte de la modification de la composition corporelle a été mesurée à 4706 kcal correspondant à un PAL de 2,5. Celle mesurée par la méthode de L'eau doublement marquée s'établit 5004 kcal/d, correspondant à un PAL de 2,7 (tableau 21).

Finalement Ruby et al. (Ruby et al. 2002) ont comparé la dépense énergétique de huit pompiers masculins et de neuf pompiers féminins au cours d'opérations contre des feux de forêt dans le middle-west américain, mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée et la méthode de la balance énergétique (tableau 22). Les mesures ont été faites à plusieurs reprises au cours de l'année 1997-98 sur des périodes d'environ 5 jours en moyenne. La masse et la composition corporelle n'étaient pas significativement modifiées au cours de l'opération. Comme le montre le tableau 22, la dépense énergétique mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée est d'environ 10 à 20 % supérieure à celle mesurée par la méthode de la balance énergétique.

### **1.6. Les « aventures-extrêmes » :**

Trois études (Frykman et al. 2003; Stroud et al. 1993; Stroud et al. 1997) dont deux conduites par le même groupe (Stroud et al. 1993; Stroud et al. 1997), ont évalué la dépense énergétique dans des activités physiques de type « aventures-extrêmes » qui sont à la mode depuis quelques années et dans lesquelles les sujets tentent de se déplacer, en autonomie sur le plan alimentaire, sur de longues distances, dans des environnements hostiles, généralement froids. Les trois études présentées ici ont été conduites dans l'arctique (Stroud et al. 1993), l'antarctique (Stroud et al. 1997) ou le Groenland (Frykman et al. 2003), pendant des expéditions allant de 48 à 95 jours, chacune ne portant que sur deux sujets. Dans les trois expéditions les sujets se déplaçaient à ski sur la neige ou la glace en tirant des traîneaux pesant entre 150 et 220 kg, ou (à la fin de l'une des expéditions), en portant un sac d'environ 40 kg, et ils ont parcouru des distances totales allant de 2300 à 2928 km, soit 24 à 34 km/d. L'avantage de ces situations

Tableau 22 : Dépense énergétique dans des activités de lutte contre le feu de forêt par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Ruby et al. (Ruby et al. 2002)).

	Hommes	Femmes
Sujets:	8	9
Durée (j) :	~5	~5
Masse avant (kg) :	74,6	65,2
Masse après :	74,1	65,3
<hr/>		
Δ masse(Kg) :	0,5	-0,1
Énergie Δ masse (kcal) :	3500	-700
/jours :	700	-140
% graisse avant :	13,2	24,5
%graisse après :	13,2	23,5
Ingestion (kcal/d) :	4048	3214
% glucides :	46,8	58,8
% lipides :	35,8	27,9
% protéines :	15,7	13,2
<hr/>		
Énergie totale (kcal/d) :	4748	3074
DLW (kcal/d):	4857	3524
PAL <sup>1</sup> :	2,8	2,5
PAL <sup>2</sup> :	2,7	2,2
RMR (kcal/d):	1735	1410

(<sup>1</sup>): Valeur obtenue par la méthode de l'eau doublement marquée.

(<sup>2</sup>): Valeur obtenue par la méthode de la balance énergétique.

est que la nourriture ingérée se limite à la quantité emportée avec un minimum de pertes compte tenu du souci de minimiser les masses à emporter et donc à économiser au maximum la nourriture. Il est ainsi possible d'évaluer l'apport énergétique alimentaire pour évaluer la dépense énergétique par la méthode de la balance énergétique. Toutefois, il faut aussi prendre en compte les modifications de la masse et de la composition corporelle qui peuvent être importantes dans ce type d'expéditions. Dans les trois études présentées ici, la dépense énergétique a aussi été mesurée par la méthode de l'eau doublement marquée, qui est la méthode de choix pour ce type d'expériences.

Le tableau 23 résume les observations faites sur les six sujets étudiés dans ces trois études. En fait il s'agit de quatre sujets puisque deux d'entre eux ont participé aux expéditions conduites à la fois dans l'Arctique et l'Antarctique. La première observation frappante est la modification considérable de la masse et de la composition corporelles qui est peut-être observée dans de telles circonstances. À l'exception d'un sujet de l'étude de Frykman et al. (Frykman et al. 2003) qui réussit à conserver sa masse maigre et qui ne perd qu'une quantité minime de masse grasse, la perte de masse corporelle est en moyenne de 25 % de la masse initiale (elle dépasse 40 % chez un des sujets). Elle est due pour environ 60 % à la perte de masse grasse qui diminue de près de 65 %, et pour environ 40 % à la perte de masse maigre, qui diminue de 10 %. Cette réduction importante de la masse grasse et maigre est observée en dépit d'une ingestion alimentaire qui est très élevée. En effet, comme le montre le tableau 23, l'ingestion de nourriture apporte entre 4500 et 6000 kcal/d. Le déficit calorique comblé par l'utilisation des réserves endogènes estimé à partir de la perte de masse grasse et maigre s'élève en moyenne à 1243 kcal/d avec des valeurs extrêmes dans l'étude de Stroud et al. (Stroud et al. 1997) qui atteignent 1827 kcal/d. Ainsi, la dépense énergétique estimée par la méthode de la balance énergétique s'élève à 6891 kcal/d. Selon le métabolisme de repos calculé sur la base de 3,5 ml O<sub>2</sub> consommé par min et par kg (1 MET) pour les données de Stroud et al. (Stroud et al. 1993; Stroud et al. 1997), ceci correspond à un PAL de 2,7 à 3,7. La moyenne des valeurs de la dépense énergétique calculées par la méthode de l'eau doublement marquée est très voisine de la valeur moyenne calculée par la méthode de la balance énergétique (6368 vs 6448 kcal/d) et les valeurs de PAL calculées par les deux

Tableau 23 : Dépense énergétique dans des aventures extrêmes par la méthode de la balance énergétique et la méthode de l'eau doublement marquée (données de Stroud et al. (Stroud et al. 1993) (Stroud 93), Stroud et al. (Stroud et al. 1997) (Stroud 97) et Frykman et al. (Frykman et al. 2003) (Frykman 03)).

		Stroud 93		Stroud 97		Frykman 03	
Localisation		Arctique, 48 jours		Antarctique, 95 jours		Groenland, 86 jours	
Distance		810 km (16,8 km/d)		2300 km (24,2 km/d)		2928 km (34,0 km/d)	
Ingestion, g/d							
	Glucides	674 (59 %)		719 (57 %)		478 (32 %)	
	Lipides	159 (33 %)		190 (36 %)		377 (60 %)	
	Protéines	92 (8 %)		99 (8 %)		120 (8%)	
Ingestion, kcal/d		4571		5071		5976	
Métabolisme de base, kcal/d		1862	2230	1884	2409	1928	2194
Masse totale (kg)	avant	73,9	88,5	74,8	95,6	82,5	100,4
	après	61,1	75,0	53,0	71,0	81,4	91,8
	différence	12,8	13,5	21,8	24,6	1,1	8,6
	%	20,9	18,0	41,1	34,6	1,4	9,4
Masse grasse (kg)	avant	12,5	13,4	12,2	16,6	12,0	19,4
	après	5,4	7,5	1,3	1,3	10,4	12,4
	différence	7,1	5,9	10,9	15,3	1,6	7,0
	%	56,5	43,9	89,1	91,9	13,3	36,1
Masse maigre (kg)	avant	61,4	75,1	62,6	79,0	70,5	81,0
	après	55,7	67,5	51,7	69,7	71,0	79,4
	différence	5,7	7,6	10,9	9,3	-0,5	1,6
	%	9,4	10,2	17,5	11,8	-0,7	2,0
Énergie endogène, kcal/d		1546	1356	1827	1813	122	793
Balance énergétique							
	DE, kcal/d	6117	5919	6898	6884	6098	6769
	PAL	3,2	2,7	3,7	2,9	3,2	3,1
Eau doublement marquée							
	DE, kcal/d	6679	7710	5702	6976	5107	6036
	PAL	3,6	3,5	3,0	2,8	2,7	2,8

méthodes sont donc aussi voisines (tableau 23). Par contre, il n'existe aucune relation significative entre les deux ensembles de valeurs (Figure 3).

## **2. Sélection des substrats à exercices prolongés à basse puissance**

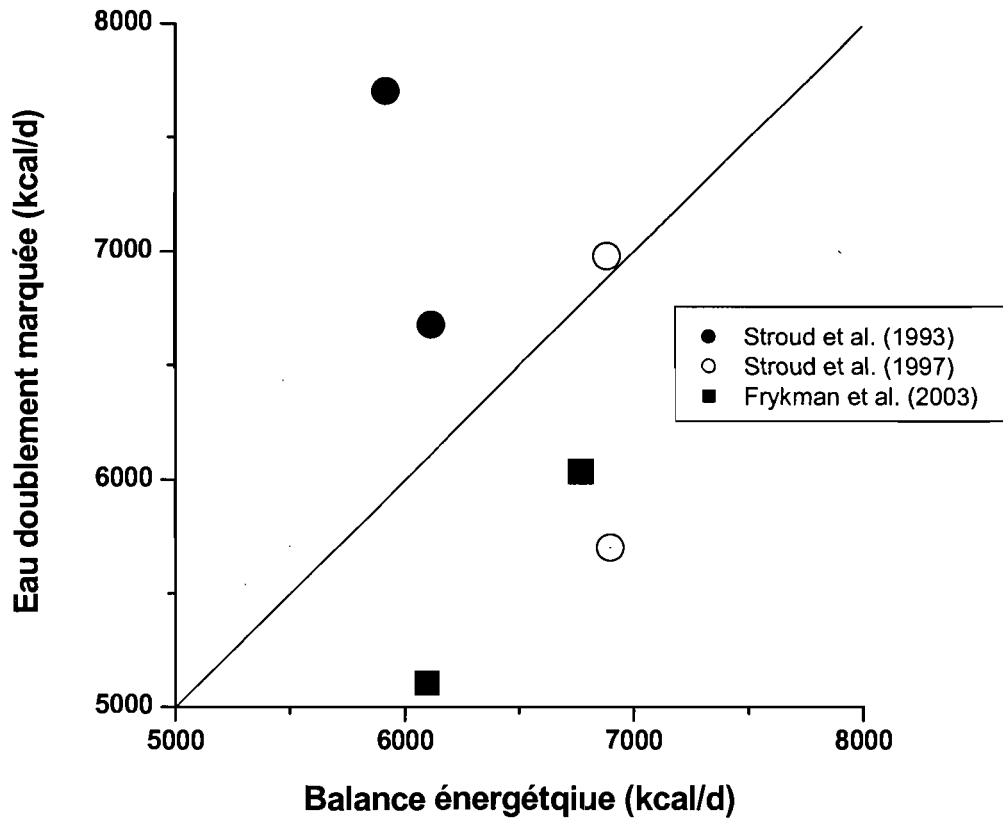
Bien que les activités prolongées à basse puissance soient largement utilisés dans les activités de la vie courante, dans des activités récréatives ponctuelles ainsi que dans de nombreuses activités récréatives qui se déroulent sur plusieurs jours, il existe relativement peu de données sur la sélection des substrats à ces puissances relatives (rappelons que pour les besoins de ce travail nous avons arbitrairement choisi de nous intéresser aux activités dont la puissance relative est inférieure à ~40 % du  $\text{VO}_2\text{max}$ ). Les données disponibles ont été obtenues dans trois types de situations expérimentales : exercices de courte durée (75 min et moins) chez des sujets à jeun sans ingestion d'aliments pendant l'exercice (Engels and Haymes 1992; Willis et al. 2005); exercices de plus longue durée chez des sujets à jeun ou non et sans ingestion d'aliments pendant l'exercice (Ainslie et al. 2002a; Ainslie et al. 2002b; Gautier et al. 1993; Weller et al. 1998; Weller et al. 1997a, b); et exercices prolongés pendant lesquels les sujets ont ingérés du glucose marqué au  $^{13}\text{C}$  (Krzentowski et al. 1984a; Krzentowski et al. 1984b; Pirnay et al. 1982; Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980). Il existe enfin trois études de durée faible (van Loon et al. 2001) ou prolongée (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) conduites chez des sujets à jeun pendant lesquelles la contribution des divers substrats énergétiques à la fourniture de l'énergie a été mesurée par des méthodes de traçage isotopique.

### **2.1. Exercices de courte durée (60 min)**

La sélection des substrats a été décrites au cours de l'exercice de basse puissance dans trois études conduites chez des sujets à jeun au cours d'exercice de marche sur tapis roulant durant seulement 60 min (Engels and Haymes 1992; Willis et al. 2005), à une vitesse constante (Engels and Haymes 1992; Gautier et al. 1993) ou à vitesse croissante (Willis et al. 2005).



Figure 3 : Comparaison de la dépense énergétique mesurée par la méthode la balance énergétique et par la méthode de l'eau doublement marquée dans trois études conduites lors d'aventures-extrêmes (voir tableau 23 pour les références).



Dans l'étude de Willis et al. (Willis et al. 2005) le  $\text{VO}_2$  max des sujets n'est pas connu, toutefois, sur la base 1) des fréquences cardiaques et 2) de la consommation d'oxygène ( $\text{VO}_2$ ) rapportées aux diverses vitesses de marche, 3) de la relation linéaire entre la fréquence cardiaque et l'âge; et 4) de l'estimation de la  $F_{cmax}$  (190 bpm pour des sujets de 30 ans), on peut l'estimer à environ  $32 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$  (figure 4). Les puissances relatives soutenues varient donc d'environ 26 à 65 % du  $\text{VO}_2$ max et, entre 3,2 et 5,6 km/h on peut considérer que la puissance est « basse » (i.e., inférieure à  $\sim 40\%$   $\text{VO}_2$ max). L'oxydation du glucose et des lipides a été calculée par calorimétrie indirecte respiratoire, en considérant que l'oxydation des protéines est nulle. Comme on le voit à la figure 4, pour des puissances relatives augmentant d'environ 25 à 40 % du  $\text{VO}_2$ max, la contribution de l'oxydation du glucose et des lipides, respectivement, augmentent d'environ 7,5 à 18  $\text{cal.min}^{-1}.\text{kg}^{-1}$  et de 18 à 34  $\text{cal.min}^{-1}.\text{kg}^{-1}$ . Exprimé en pourcentage de l'énergie fournie (25,5 et 52  $\text{cal.min}^{-1}.\text{kg}^{-1}$ , respectivement à 25 et 40 % du  $\text{VO}_2$ max) la contribution de l'oxydation du glucose à la fourniture de l'énergie augmente d'environ 30 à 35 % et celles de l'oxydation des lipides diminuent d'environ 70 à 65 %.

Dans l'étude d'Engels et al. (Engels and Haymes 1992) deux puissances de travail ont été utilisées, l'une étant basse, soit 30 % du  $\text{VO}_2$ max, l'autre étant un peu trop élevée pour être considérée dans cette revue (50 %  $\text{VO}_2$ max). Les sujets ont marché pendant 60 min sur le tapis roulant avec ou sans supplémentation en caféine (5 mg/kg), après un jeûne de 12 h, et le  $\text{VO}_2$  et le RER ont été mesurés et rapportés (Figure 5). Comme on le voit à la figure 5, le  $\text{VO}_2$  est stable tout au long de l'exercice à environ 1 L/min (ce qui correspond effectivement à 31 % du  $\text{VO}_2$  max pour des sujets de 81,6 kg dont le  $\text{VO}_2$  max est de  $39,6 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ ) alors que le RER chute progressivement de 0,85 à 0,83. Les auteurs n'ont pas explicitement calculé l'oxydation des substrats énergétiques et n'ont pas indiqué s'ils ont mesuré l'utilisation des protéines. À partir des données du  $\text{VO}_2$  et du RER, l'oxydation du glucose et des lipides ont donc été calculées en négligeant la contribution de l'oxydation des protéines à la fourniture de l'énergie (Peronnet et al. 1990). Comme on le voit au tableau 24, les contributions de l'oxydation du glucose et des lipides à la fourniture de l'énergie est respectivement de 51 et 49 % avec

Figure 4 : Dépense énergétique et sélection des substrats en fonction de la vitesse de marche (d'après Willis et al. (Willis et al. 2005)).

Metabolic response to walking							
Speed (km h <sup>-1</sup> )	VO <sub>2</sub> (mL min <sup>-1</sup> kg <sup>-1</sup> )	VCO <sub>2</sub> (mL min <sup>-1</sup> kg <sup>-1</sup> )	RER	J <sub>cho</sub> (cal min <sup>-1</sup> kg <sup>-1</sup> )	J <sub>fat</sub> (cal min <sup>-1</sup> kg <sup>-1</sup> )	RPE	HR
0.0	4.5 ± .4	3.7 ± .3	0.832 ± .015	9.2 ± 1.1	12.3 ± 1.9	0.0 ± .0	67.3 ± 4.7
3.2	10.0 ± .3	8.0 ± .2	0.804 ± .012	16.6 ± 1.7	31.1 ± 2.8	0.6 ± .2	83.9 ± 4.6
4.0	11.3 ± .4	9.1 ± .2	0.805 ± .012	18.9 ± 2.0	34.9 ± 3.3	1.0 ± .2	88.6 ± 4.4
4.8	13.2 ± .5	10.6 ± .3	0.802 ± .011	21.3 ± 2.1	41.3 ± 3.7	1.4 ± .2	95.2 ± 4.8
5.6	15.7 ± .5	12.7 ± .3	0.811 ± .009	28.1 ± 2.1	46.6 ± 3.3	2.1 ± .3	105.3 ± 5.5
6.4	18.7 ± .6	15.5 ± .4	0.830 ± .010	39.9 ± 3.0	49.8 ± 3.9	3.3 ± .3	117.2 ± 6.6
7.2	23.6 ± .8	20.4 ± .7	0.870 ± .014	66.2 ± 5.3	48.3 ± 5.7	4.9 ± .5	139.5 ± 7.9

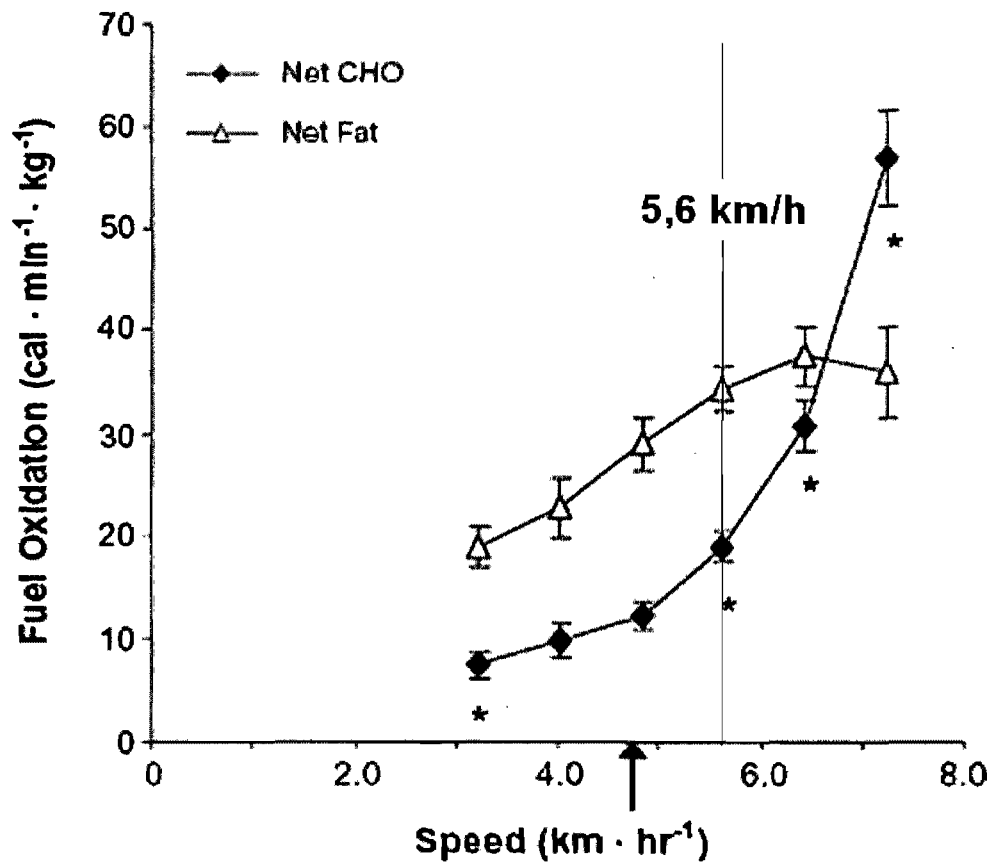


Figure 5 : Consommation d'oxygène et quotient d'échanges gazeux respiratoires au cours d'un exercice de marche prolongé (d'après Engels et al. (Engels and Haymes 1992)).

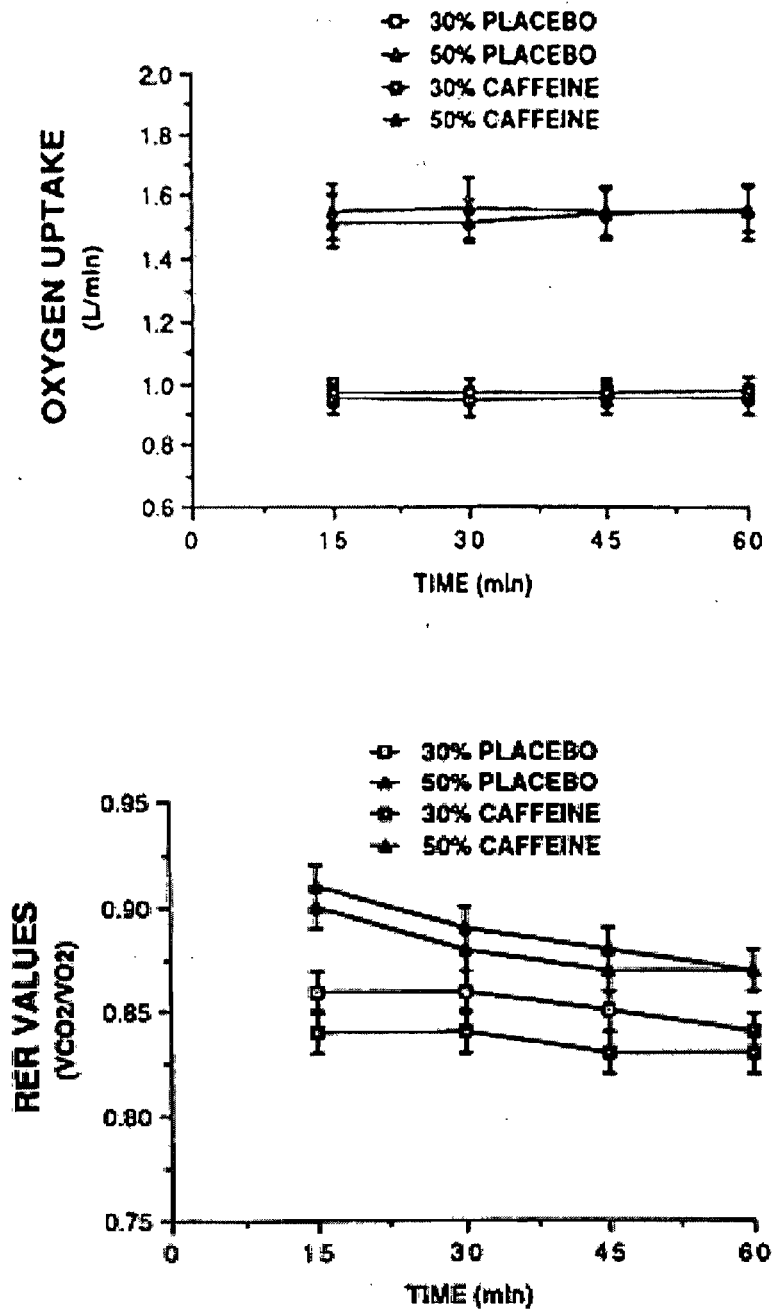


Tableau 24 : Études de la sélection des substrats énergétiques à l'exercice prolongé de basse puissance.

Références	Substrat ingéré et nature de l'exercice	Temps total de l'exercice en min	Intensité, nature de l'exercice et Distance parcourue	Sujets		Substrats oxydés en g et en %								
				M	F	Glucose		Lipides		Protéines				
						Glucose exogène	Glucose total							
Ainslie JAP 92 179-87 2002	<u>Prise d'énergie.</u> Diète : 5,6 MJ	348	~38% VO <sub>2</sub> max <u>Marche de colline.</u> 12 km.	11	2	-		432	46,2%	162	41,3%	95	12,5%	
Ainslie JAP 92 2061-70 2002	<u>Diètes :</u> High fat :9,1 KJ Mixed : 8,74 KJ High CHO: 8,96	450	33% VO <sub>2</sub> max <u>Marche</u>	8	-	-		203	18,1%	306	69,4%		12,5%	
								297	28,1%	248	59,4%		12,5%	
								396	36,3%	221	51,2%		12,5%	
Gautier JAP 74 133-38 1993	Acipimox 250 mg  placebo	180	45% VO <sub>2</sub> max <u>Tapis roulant 10%</u> 13,5 km.	6	-		20	6%	182	56%	57	40%	8	4%
								128	38%	84	58%	8	4%	
Krzentowski AJP 246 E412-17 1984	100g glucose C13  Effet de l'entraînement	105	40% VO <sub>2</sub> max <u>Bicyclette</u> Entraînement : 60 min/5jours.	6	-		av: 35	21%	107	64%	24	36%	-	
							ap:40	24%	100	58%	29	42%	-	
Pirnay JAP 53 1620-24 1982	100g glucose C13	105	22% VO <sub>2</sub> max  39% VO <sub>2</sub> max <u>Tapis roulant</u>	4	-		16	15%	51	48%	18	42%	9	10%
							33	17%	109	57%	29	39%	6	4%
Ravussin IJO 4 235-42 1980	100g glucose C13 Obèse Non obèse	120	20% VO <sub>2</sub> max <u>Bicyclette ergo</u>	12 : 6 ob 6 ct	-		34	18%	94	57%	29	39%	7	4%
							28	18%	94	59%	26	37%	7	4%
Ravussin IJO 4 235-42 1980	100g glucose C13 Obèse Non obèse	480	Au repos	12 : 6 ob 6 ct	-		24	14%	66	40%	32	43%	28	17%
							29	20%	83	58%	18	28%	20	14%
Ravussin Pflügers 382	100g glucose C13 Glycogène deplet	120	40% VO <sub>2</sub> max. <u>bicyclette</u>	10 5 gld			38	15%	61	27%	73	70%	11	3%

197-202 1979	control			5 ctr		41 20%	140 69%	24 28%	6 5%
Romijn AJP 265 E380-91 1993		120	25% VO <sub>2</sub> max <u>Bicyclette ergo</u>	5	-		18 9%	72 91%	
Van Loon JP 536 295-304 2001	U- <sup>13</sup> C palmitate <sup>2</sup> H <sub>2</sub> glucose	90	40% VO <sub>2</sub> max <u>bicyclette</u>	8	-	-	130 45%	61 55%	-
Weller EJAP 77 217-23 1998	<u>Diète :</u> Jeûne et froid	270	30% VO <sub>2</sub> max <u>Marche sur tapis</u> <u>Roulant.</u>	8 ajeun pas a jeun	-	-	7%	80,5%	12,5%
							61%	26,5%	12,5%
Weller AJP 272 R2025-R2033 1997	Effet d'exercice de 120 min à intensité élevée précédant l'exercice modéré	240	30% VO <sub>2</sub> max Marche sur tapis Roulant	14 ctr  froid	-	-	19,6%	67,9%	12,5%
							29,4%	58,1%	12,5%
Weller AJP 272 R226-R233 1997	Effet des conditions climatiques	270	30% VO <sub>2</sub> max Marche sur tapis Roulant	14 ctr  froid	-	-	28%	60%	12,5%
							31%	56,5%	12,5%
Willis MCE 54 793-99 2005	Intensité de l'exercice.	6 étapes De 10 min chacune  60	< 40% VO <sub>2</sub> max <u>Marche sur tapis rou-</u> <u>lant</u>	12	-	-	3 46% 3,6 49% 4,1 47% 5,1 49% 7,3 57% 11,8 68%	1,4 54% 1,5 51% 1,8 53% 2,1 51% 2,2 43% 2,2 32%	-
Engels J IJSN 2 386-96 1992	Ingestion de ca- féine 408 mg	60	30% VO <sub>2</sub> max <u>Marche sur tapis rou-</u> <u>lant</u>	8 pla cnt	-	-	40 51% 34 44%	15 49% 17 56%	- -

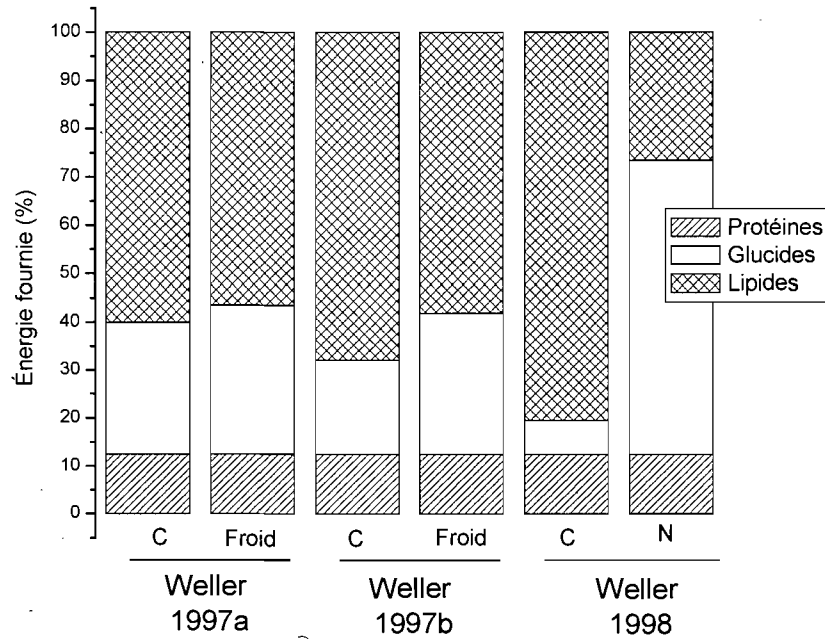
l'ingestion du placebo. L'administration de caféine augmente la contribution de l'oxydation des lipides et diminue celle des glucides à la fourniture de l'énergie.

Prises dans leur ensemble, ces données montrent que chez des sujets qui effectuent des exercices de puissance basse à jeun, sans administration de substance qui peuvent modifier la sélection des substrats, la contribution de l'oxydation des lipides à la fourniture d'énergie prédomine et augmente avec la durée de l'exercice (Engels and Haymes 1992) alors qu'elle diminue avec l'augmentation de la puissance (Willis et al. 2005).

## **2.2. Exercices prolongés à jeun ou non**

La sélection des substrats au cours de l'exercice prolongé de basse intensité a été étudiée par Weller et al. (Weller et al. 1998; Weller et al. 1997a, b) dans une série de trois études conduites selon un protocole semblables. Les sujets marchent sur le tapis roulant à 0 % de pente et une vitesse de 5 km/h pendant une période de 240 min (Weller et al. 1997b) ou de 360 min (Weller et al. 1998; Weller et al. 1997a) au cours de laquelle alternent 45 min d'exercice et 15 min de repos (répété 4 ou 6 fois, pour une durée totale d'exercice de 180 ou 270 min). Cet exercice qui est effectué en chambre climatique en condition de neutralité thermique (Weller et al. 1997a, b) ou en ambiance froide (5 °C, sec et sans vent (Weller et al. 1997a) ou humide et avec vent (Weller et al. 1997a), correspond à une puissance relative de 30 %  $VO_2max$  ( $VO_2 = 33 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ ). Dans la situation contrôle alors que les sujets ont ingéré un repas de 714 kcal 2 h avant l'exercice, en assumant comme le font Weller et al. (Weller et al. 1998; Weller et al. 1997a) que l'oxydation des protéines contribue pour 12,5 % à la fourniture de l'énergie, les contributions de l'oxydation du glucose et des lipides à la fourniture de l'énergie, mesurée par calorimétrie indirecte respiratoire sont de 28 et 60 %, respectivement (Weller et al. 1997b). Quand un exercice plus intense précède l'exercice de basse intensité, ces contributions sont de 19,6 et 67,9 %, respectivement (Weller et al. 1997a). Dans les deux conditions l'exposition au froid sec ou au froid humide et avec du vent diminue la contribution de l'oxydation des lipides et augmente celle de l'oxydation du glucose (Figure 6). L'état nutritionnel affecte aussi considérablement la sélection des substrats au cours de l'exercice prolongé au

Figure 6 : Contribution de l'oxydation des différents substrats à la fourniture d'énergie au cours d'exercice de marche prolongée dans diverses conditions environnementales et nutritionnelle (C = contrôle ; J = jeûne de 36 heures; N = nourris) (d'après Weller et al. (Weller et al. 1998; Weller et al. 1997a, b)).





froid. À la suite d'un jeûne de 36 heures, en assumant une contribution de l'oxydation des protéines à la fourniture de l'énergie constante à 12,5 %, les contributions respectives de l'oxydation du glucose et des lipides sont de 7 et 80,5 %. Lorsque les sujets sont nourris (714 kcal environ 120 min avant l'exercice), ces chiffres passent à 61 et 26,5 % (Weller et al. 1998) (Figure 6).

Ainslie et al. (Ainslie et al. 2002a) ont aussi étudié l'effet de l'alimentation sur la sélection des substrats énergétiques au cours d'un exercice de marche intermittente de 450 min sur tapis roulant pendant laquelle les sujets parcouraient 35 km à une puissance oscillant entre 30 et 50 % du  $VO_2$ max. Avant l'exercice et au cours des 450 min de marche intermittente les sujets ont ingéré, sous la forme de deux repas (petit-déjeuner, lunch) et de deux collations, entre 2010 et 2130 kcal, apportées de façon équilibrée par les trois macronutriments (diète mixte: 11, 51 et 38 % de l'énergie sous la forme de protéines, glucides et lipides), principalement par les glucides (diète riche en glucides : 10, 74 et 16 % de l'énergie sous la forme de protéines, glucides et lipides) ou principalement par les lipides (diète riche en lipides : 9, 11 et 80 % de l'énergie sous la forme de protéines, glucides et lipides). En assumant que l'oxydation des protéines contribue pour 12,5 % à la fourniture de l'énergie, les données de la calorimétrie indirecte respiratoire montrent que lorsque les sujets ingèrent la diète mixte, les contributions de l'oxydation du glucose et des lipides sont, respectivement, de 28,1 et 59,4 %. Ces pourcentages passent respectivement à 36,3 et 51,2 %, et 18,1 et 69,4 % lorsque les sujets ingèrent la diète riche en glucides et en lipides (Figure 7).

Dans une étude parallèle conduite par Ainslie et al. (Ainslie et al. 2002b) la sélection des substrats a été mesurée au cours d'une randonnée en montagne de 348 min, sur un terrain présentant un dénivelé d'environ 800 m, dans de conditions atmosphériques variables selon les sujets. Les échanges gazeux ont été mesurés en utilisant un appareil portable et l'oxydation des substrats a été calculée par calorimétrie indirecte respiratoire en assumant que l'oxydation des protéines contribue pour 12,5 % à la fourniture de l'énergie. Au cours de la randonnée, les sujets ont ingéré des aliments (432 g de glucides, 37 g de lipides et 41 g de protéines). Les données rapportées dans la figure 4 de cet article (Figure 8) montrent que l'oxydation du glucose et des lipides contribuent, respectivement

Figure 7 : Contribution de l'oxydation des glucides (CHO) et des lipides (fat) à la fourniture de l'énergie au cours d'une longue randonnée en fonction des conditions nutritionnelles (d'après Ainslie et al. (Ainslie et al. 2002a)).

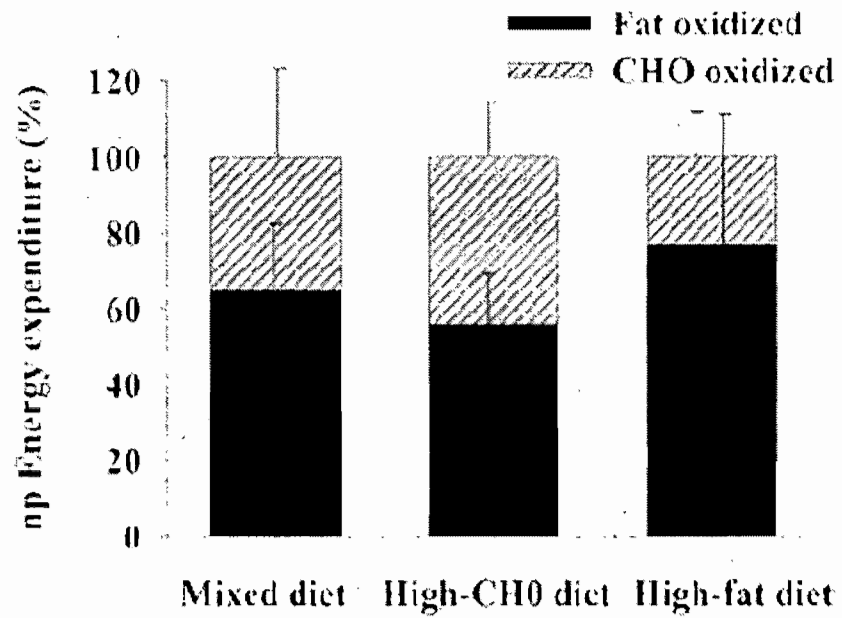
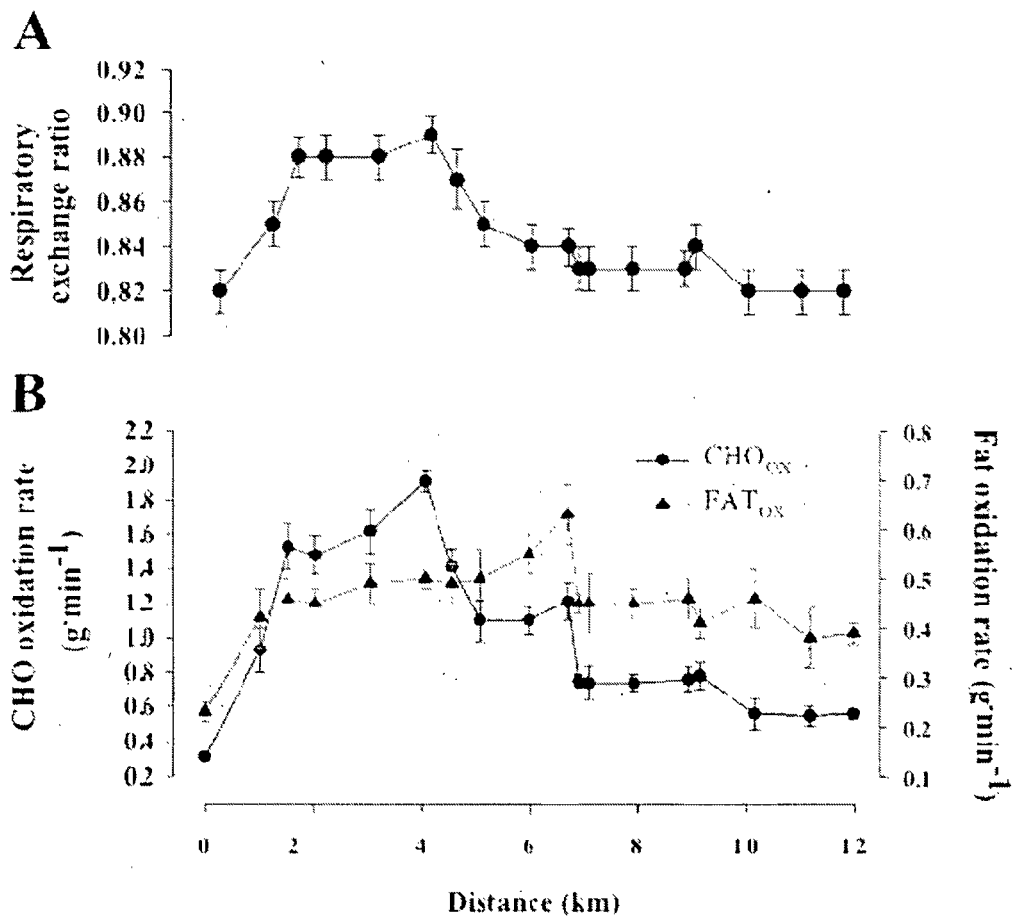


Figure 8 : Quotient d'échanges gazeux respiratoires et oxydation des glucides et des lipides au cours d'une longue randonnée (d'après Ainslie et al. (Ainslie et al. 2002b)).



pour 46,2 et 41,3 % à la fourniture de l'énergie (en assumant que l'oxydation des protéines contribue pour 12,5 % à la fourniture de l'énergie).

Finalement, dans l'étude de Gautier et al. (Gautier et al. 1993), les sujets ont travaillé pendant 75 min, à jeun, sur tapis roulant à une puissance que les auteurs estiment à ~45 % du  $\text{VO}_2\text{max}$ . L'oxydation des protéines a été calculée à partir de l'excrétion urinaire d'urée corrigée pour l'excrétion d'urée dans la sueur en utilisant une estimation développée par Calloway et al. (Calloway et al. 1971). L'oxydation du glucose et des lipides a été calculée par calorimétrie indirecte respiratoire corrigée pour l'oxydation des protéines. Comme le montre la figure 9, dans la situation contrôle la contribution de l'oxydation des protéines à la fourniture de l'énergie est seulement de 2 à 3 % tandis que celle de l'oxydation du glucose et des lipides sont, respectivement, de 37 et 60 %. Dans cette étude, l'effet de l'administration d'acipimox qui inhibe la lipolyse a aussi été évalué. Comme le montre également la figure 9, l'inhibition de la lipolyse, tel qu'attendu, augmente la contribution de l'oxydation du glucose à la fourniture de l'énergie et diminue celle des lipides (58 et 39 %, respectivement) sans modifier l'utilisation des protéines.

### **2.3. Exercice avec ingestion de glucose marqué**

L'oxydation du glucose exogène au cours de l'exercice prolongé de basse puissance a été mesurée dans quatre études conduites à Lausanne (Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980) et à Liège (Krzentowski et al. 1984b; Pirnay et al. 1982) en utilisant du glucose de maïs qui est naturellement enrichi en  $^{13}\text{C}$ . Dans ces études la durée de l'exercice varie de 105 (Krzentowski et al. 1984b; Pirnay et al. 1982) à 120 min (Krzentowski et al. 1984a; Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980), la puissance soutenue varie de 20 à 40 %, et la quantité de glucose exogène ingérée est toujours de 100 g. Le tableau 25 montre les caractéristiques des sujets, la puissance soutenue et l'oxydation des substrats énergétiques calculée par calorimétrie indirecte respiratoire corrigée (Pirnay et al. 1982; Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980) ou non (Krzentowski et al. 1984b) pour l'excrétion d'urée dans l'urine. Dans l'étude de Ravussin et al. (Ravussin et al. 1979) les observations ont été faites chez des sujets dont les réserves de glycogène étaient normales ou avaient été abaissées par trois jours de régime

Figure 9 : Contribution de l'oxydation des glucides (carbohydrates), des lipides (lipids) et des protéines (proteins) à la fourniture de l'énergie au cours d'une marche prolongée sans et avec inhibition de la lipolyse (D'après Gautier et al. (Gautier et al. 1993)).

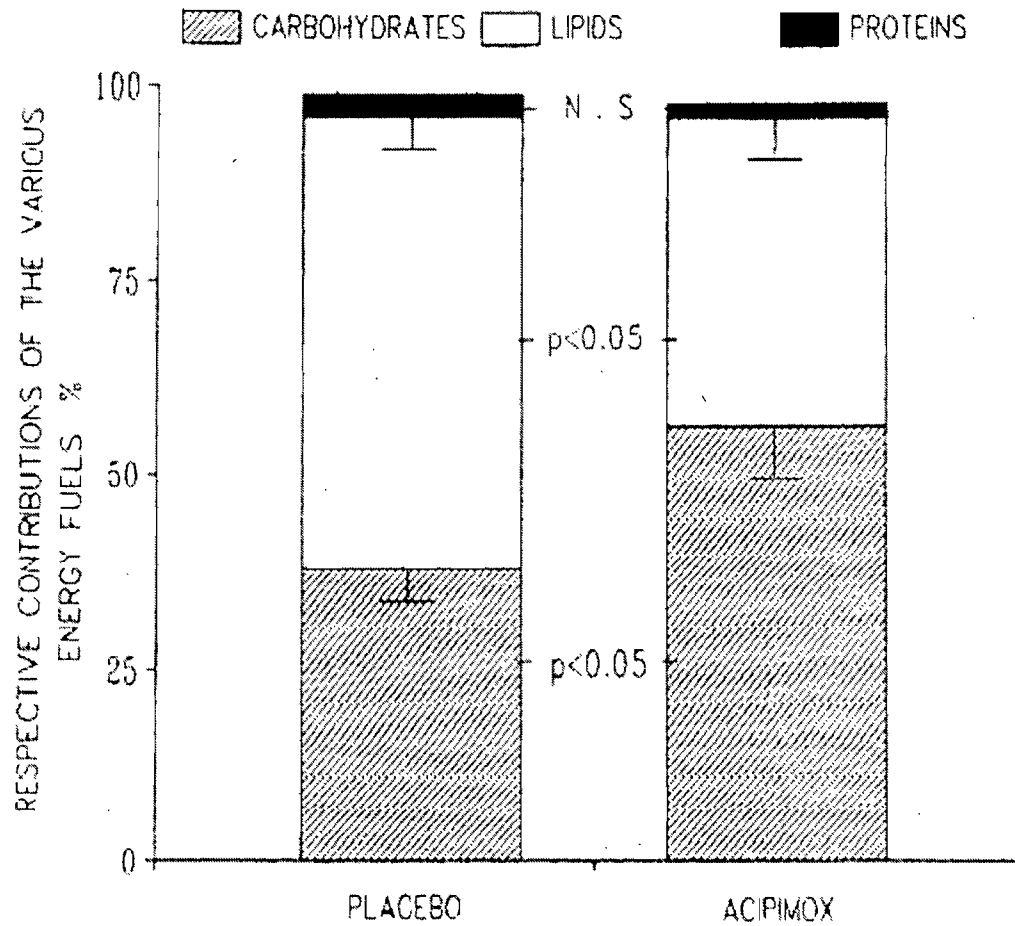


Tableau 25: Résumé des études sur la sélection des substrats énergétiques à l'exercice prolongé de basse puissance avec ingestion de glucose marquée au  $^{13}\text{C}$  (voir texte pour détails).

	(Ravussin et al. 1979)		(Ravussin et al. 1980) (1)		(Pirnay et al. 1982)		(Krzentowski et al. 1984) (2)	
	Non	Dépletion	Non Obèses	Obèses	22%	39%	Avant	Après
n	5	5	6	6	4	4	6	6
âge (ans)	23	25	22	29	23,2	23,2	25	25
masse corporelle (kg)	68	70	65	96	62,7	62,7	68	68
VO <sub>2</sub> max (ml.kg <sup>-1</sup> .min <sup>-1</sup> )	52.1	58,3	64.6	36,6	67,9	67,9	47.7	62
%VO <sub>2</sub> max VO <sub>2</sub> (ml.kg <sup>-1</sup> .min <sup>-1</sup> )	40 20.8	40 23,3	20 12.9	20 7,2	22 15.2	39 27	40.6 19.3	32,1 20
Durée (min)	120	120	120	120	120 (3)	120 (3)	120 (3)	120(3)
Glucose ingéré (g)	100 (3)	100 (3)	100 (3)	100 (3)	100 (4)	100 (4)	100 (4)	100 (4)
Oxydation des Protéines g (% En)	6 (4)	11 (3)	6.5 (4.7)	7 (4)	9.3 (10.5)	6 (4)	NA	NA
Oxydation des Lipides g (% En)	24 (29)	73 (70)	26.4 (39.3)	26 (37)	17.7 (41.7)	29 (39)	23.7 (36.0)	29 (42.0)
Oxydation des Glucides g (% En)	140 (67)	61 (27)	94.3 (56.4)	94 (59)	51.4 (48.6)	109 (57)	106.9 (64.5)	100 (58.0)
Oxydation du glucose exo- gène g (% En) Peak g/min	41 (20)	38 (15)	28.1 (16.6)	34 (18)	15.9 (14.7)	33 (17)	34.5 (20.7)	40 (24.0)

pauvre en glucides associé à 90 min d'exercice quotidien. Dans l'autre étude de Ravussin et al. (Ravussin et al. 1980) les observations ont été faite chez des sujets de poids normal (65 kg pour 175 cm de taille) et des sujets obèses (96 kg pour 175 cm) qui ont réalisé l'exercice après 12 h de jeûne. Dans les deux études le glucose a été administré en un seul bolus 60 min avant le début de l'exercice. Dans l'étude de Pirnay et al. (Pirnay et al. 1982), les sujets ont été soumis à des puissances d'exercice correspondant à 22, 39, 51 et 64 % du  $\text{VO}_2\text{max}$ . Seules les deux puissances relatives les plus faibles, qui sont inférieures à 40 % du  $\text{VO}_2\text{max}$ , ont été retenues dans le tableau 24. De la même façon, dans l'étude de Krzentowski et al. (Krzentowski et al. 1984b) les observations ont été faites avant et après une période d'entraînement de 6 semaines à la même puissance absolue correspondant à 40 et 32 % du  $\text{VO}_2\text{max}$  avant et après l'entraînement. Dans les eux études de Pirnay et al.(Pirnay et al. 1982) et de Krzentowski et al. (Krzentowski et al. 1984b), le glucose a été ingéré 15 min après le début de l'exercice et les observations ont donc été faites sur 105 min.

La figure 10 montre la cinétique de l'utilisation des glucides et des lipides au repos avant l'exercice et pendant l'exercice dans l'étude de Ravussin et al. (Ravussin et al. 1979). (La contribution de l'oxydation des protéines à la fourniture de l'énergie n'est que de 3 à 6 %. Chez les sujets dont les réserves de glycogène ont été déplétées avant l'exercice, la contribution de l'oxydation des lipides à la fourniture de l'énergie est de loin la plus importante (70 % contre seulement 27 % pour les glucides). Ces contributions sont très différentes chez les sujets dont les réserves de glycogène sont normales : 69 et 28 % pour les glucides et les lipides, respectivement. L'état nutritionnel affecte peu l'oxydation du glucose exogène. Au cours des deux heures d'exercice, les quantités totales oxydées sont de 41 et 38 g (non significativement différentes) chez les sujets dont les réserves de glycogène sont normales et déplétées, respectivement, contribuant pour 20 et 15 % à la fourniture de l'énergie.

La figure 11 montre la cinétique de l'utilisation des glucides et des lipides au repos avant l'exercice et pendant l'exercice dans la seconde étude de Ravussin et al. (Ravussin et al. 1980) conduite à une puissance plus faible (20 %) chez des sujets de poids normal et des sujets obèses. La contribution de l'oxydation des protéines à la fourniture de l'énergie est faible et semblable dans les deux groupes

Figure 10 : Contributions de l'oxydation du glucose exogène (colonnes avec des points), des glucides endogènes (colonnes grises), des glucides totaux (colonnes avec des points + colonnes grises), et des lipides (colonnes blanches) à la fourniture de l'énergie au cours d'un exercice prolongé avec ingestion de glucose dans une situation contrôle et lorsque les réserves de glycogène ont été déplétées (d'après Ravussin et al. (Ravussin et al. 1979)).

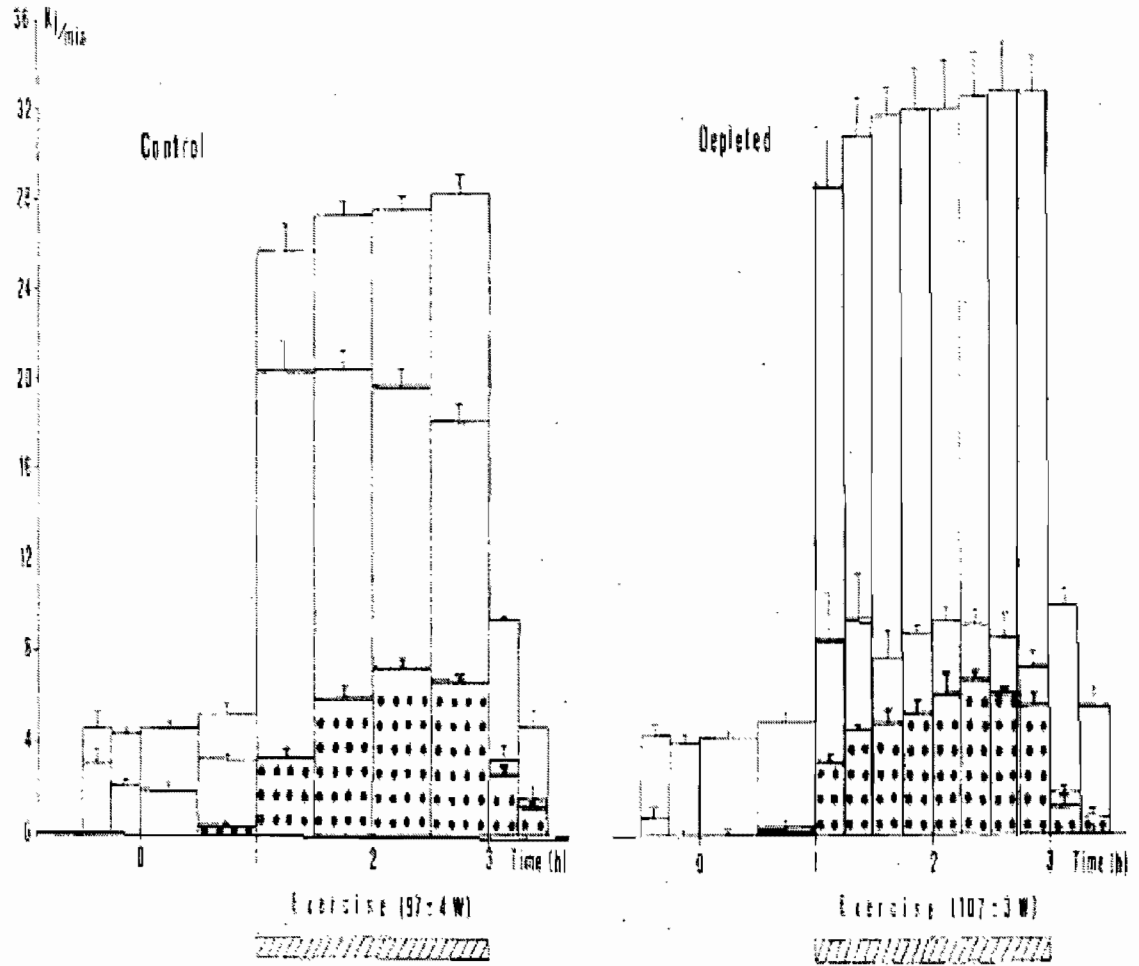
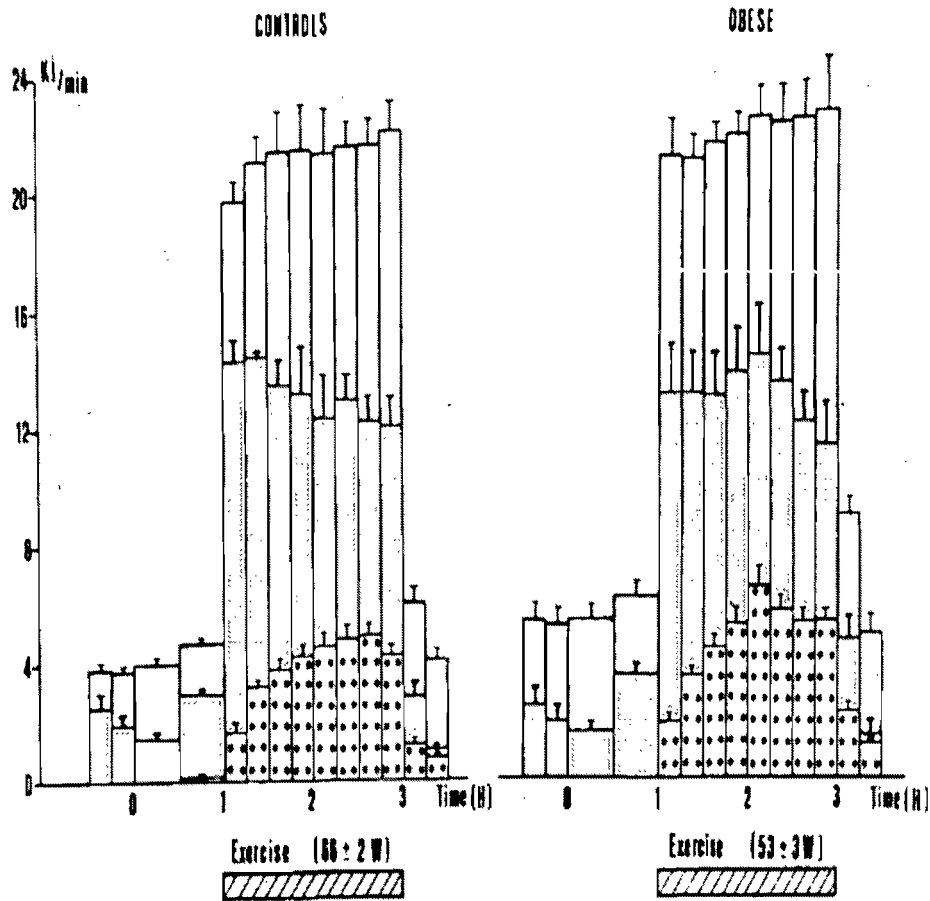




Figure 11 : Contributions de l'oxydation du glucose exogène (colonnes avec des points), des glucides endogènes (colonnes grises), des glucides totaux (colonnes avec des points + colonnes grises), et des lipides (colonnes blanches) à la fourniture de l'énergie au cours d'un exercice prolongé avec ingestion de glucose chez des sujets de poids normal et des sujets obèses (d'après Ravussin et al. (Ravussin et al. 1980)).



(4 %). Pour ce qui est des contributions respectives de l'oxydation des glucides et des lipides, elles sont aussi semblables chez les sujets de poids normal et les obèses (glucides : 59 et 57 %, respectivement ; lipides : 37 et 39 %). Finalement, au cours des deux heures d'exercice, les quantités totales de glucose exogène oxydées ne sont pas différentes chez les sujets de poids normal et les obèses (28,1 et 33,6 g) contribuant pour 18 et 20 %, respectivement, à la fourniture de l'énergie.

Pirnay et al. (Pirnay et al. 1982) ont évalué la sélection des substrats, y compris l'oxydation du glucose exogène au (Krzentowski et al. 1984b) cours de 105 min d'exercice à 22 et 39 % du  $VO_2$ max. Comme le montre la figure 12, l'oxydation des protéines contribue pour seulement 10 et 4 % à la fourniture de l'énergie. Celle de l'oxydation des glucides augmente légèrement de 22 à 39 % du  $VO_2$ max (48 et 57 %, respectivement) alors que celle des lipides diminue (de 42 à 39 %). Quant à la contribution de l'oxydation du glucose exogène elle demeure relativement stable à 15,4 et 18,1 % de la fourniture de l'énergie.

Finalement dans l'étude de Krzentowski et al. (Krzentowski et al. 1984b) la sélection des substrats a été évaluée avant et après un entraînement de 6 semaines à 35 % du  $VO_2$ max qui a élevé le  $VO_2$ max de 48 à 61  $ml \cdot kg^{-1} \cdot min^{-1}$ . Un bolus de 100 g de glucose a été ingéré 15 min après le début de l'exercice effectué sur ergocycle à la même puissance avant et après l'entraînement ( $VO_2 = 1,3$  L/min correspondant à 40 et 31 % du  $VO_2$ max avant et après entraînement). Comme on le voit à la figure 13, l'entraînement ne modifie pas de façon très importante la sélection des substrats énergétiques quand du glucose est ingéré pendant l'exercice. Au cours des premières 15 min d'exercice, avant l'ingestion du glucose, l'oxydation des lipides est légèrement mais significativement plus grande après qu'avant entraînement et l'oxydation du glucose total est légèrement plus basse. Par contre aussitôt que le glucose ingéré est métabolisé, soit dès la 60<sup>ème</sup> min de l'exercice, ces différences disparaissent. Avant comme après l'entraînement, le glucose exogène ingéré contribue à la fourniture de l'énergie. Son taux d'oxydation augmente de façon linéaire avec durée de l'exercice et atteint un pic à environ 0,51 et 0,57 g/min à la fin de l'exercice, la valeur observée après entraînement étant significativement plus grande que celle observée avant. D'ailleurs la quantité totale de glucose exogène oxydée est significativement plus grande après qu'avant

Figure 12 : Contributions de l'oxydation du glucose exogène (exogenous glucose), des glucides endogènes (endogenous carbohydrates), des lipides (lipids) et des protéines (proteins) à la fourniture de l'énergie au cours d'un exercice prolongé à 22 et 39 % du  $\text{VO}_2\text{max}$  (d'après Pirnay et al.(Pirnay et al. 1982)).

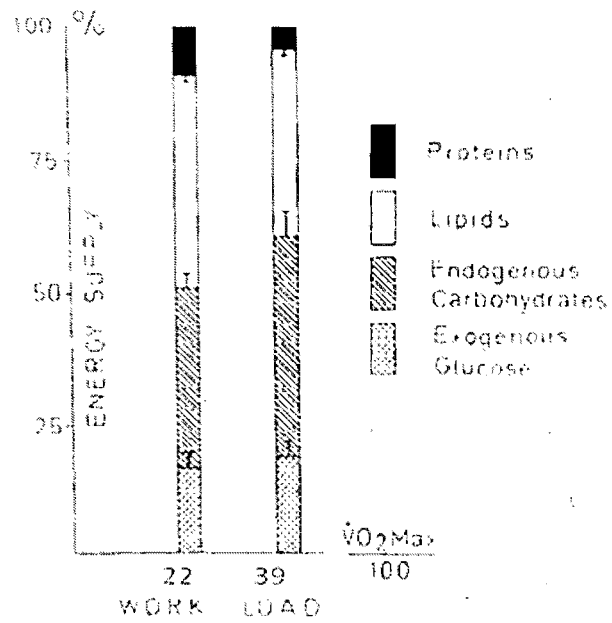


Figure 13 : Taux d'oxydation des différents substrats au cours d'un exercice prolongé avec ingestion de glucose avant et après une période d'entraînement (d'après Krzentowski et al. (Krzentowski et al. 1984)).

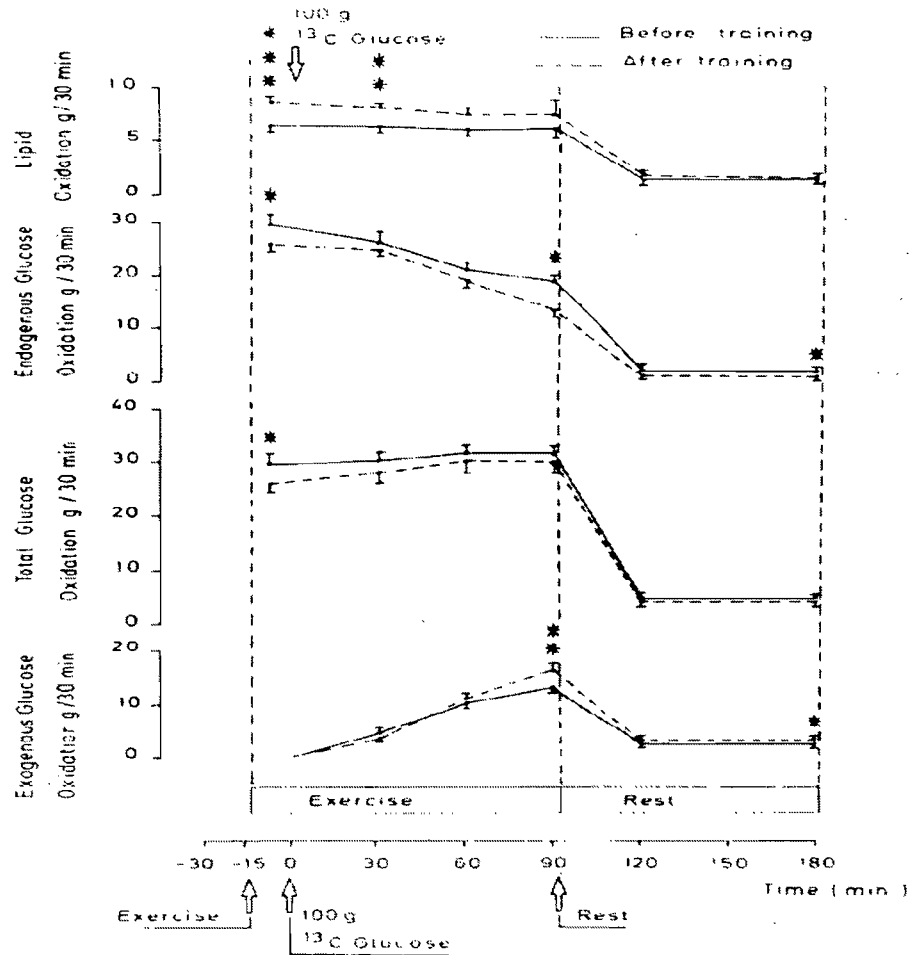


FIG. 4. Changes in exogenous, total, and endogenous glucose, and in lipid oxidation in response to exercise and 100-g glucose ingestion in 6 healthy volunteers before (solid line) and after (broken line) a 6-wk training period. Results are expressed as means  $\pm$  SE (\*  $2P < 0.05$ , \*\*  $2P < 0.02$ , and \*\*\*  $2P < 0.001$ ).

l'entraînement (40,3 vs 34,5 g). Il faut toutefois, noter que ces chiffres incluent l'oxydation du glucose exogène calculé au cours des 90 min de récupération période postprandiale-exercice. Globalement, l'oxydation du glucose exogène contribue pour environ 21 et 24 % à la fourniture de l'énergie avant et après la période d'entraînement.

#### **2.4. Études avec traçage isotopique**

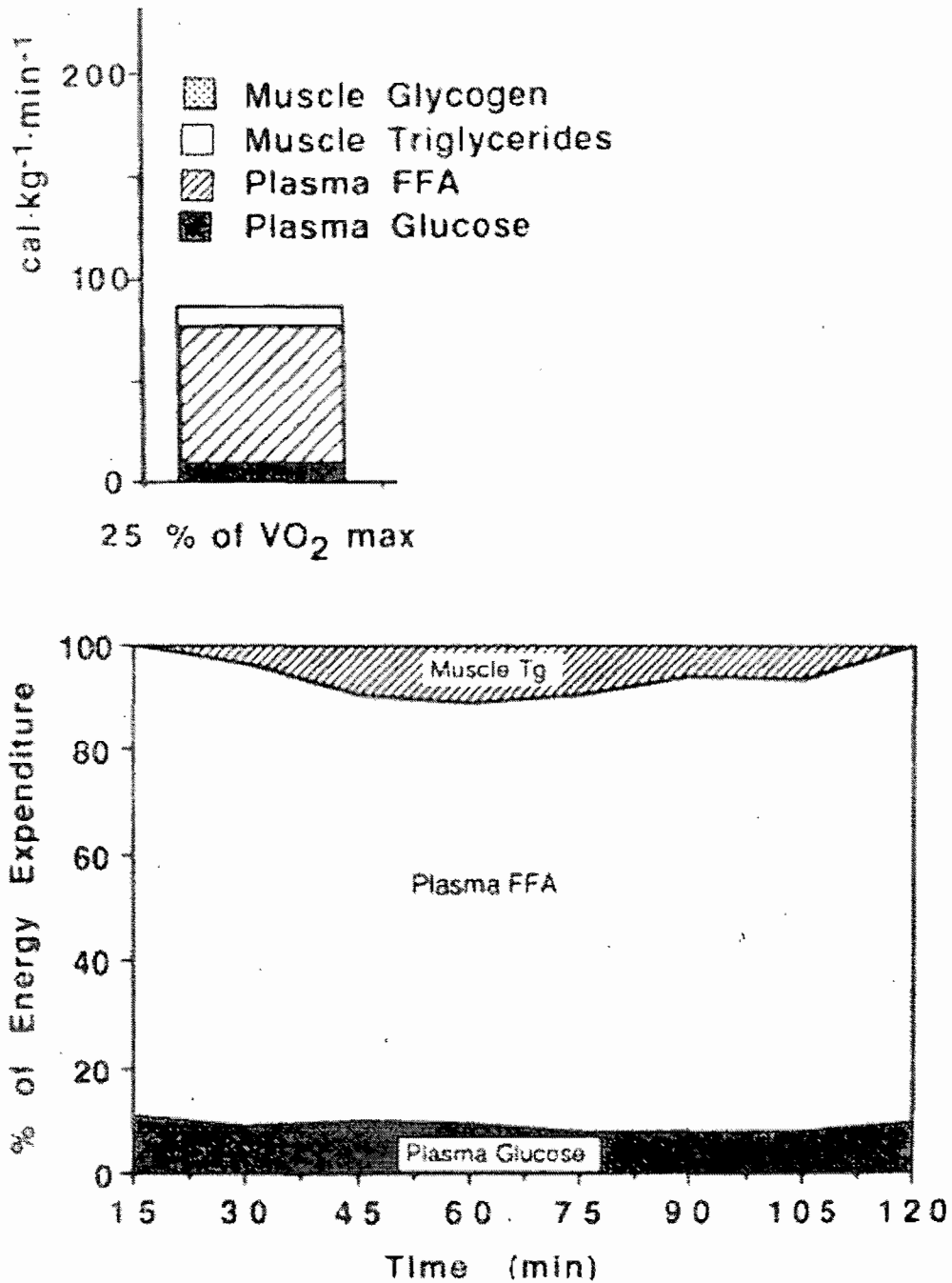
Les données des études présentées ci-dessus qui ont employé la calorimétrie indirecte respiratoire éventuellement corrigée pour l'oxydation des protéines dans l'urée (Ainslie et al. 2002a; Ainslie et al. 2002b; Gabel et al. 1995; Weller et al. 1998; Weller et al. 1997a, b; Willis et al. 2005) et éventuellement combinée avec le traçage isotopique du glucose exogène (Krzentowski et al. 1984b; Pirnay et al. 1982; Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980) permettent de décrire globalement la sélection des trois macronutriments à l'exercice, et les contributions respectives de l'oxydation du glucose exogène et endogène à la fourniture de l'énergie. Toutefois, elles ne permettent pas de décrire les contributions respectives à la fourniture de l'énergie du glucose plasmatique et du glucose provenant des réserves de glycogène, d'une part, et, d'autre part des acides gras circulants (qui proviennent sans doute principalement du tissu adipeux) et des acides gras libérés par les triacylglycérols en réserve dans le muscle. Pour obtenir ces informations, il faut combiner la calorimétrie respiratoire (et le traçage isotopique du glucose ingéré, si du glucose est ingéré) au traçage des flux de glucose et d'acides gras du plasma. Aucune étude de ce type n'est actuellement disponible lorsque du glucose est ingéré pendant l'exercice à basse puissance. Par contre, il existe trois études qui ont décrit de façon détaillée la sélection des substrats à l'exercice de basse puissance (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000; van Loon et al. 2001) sans ingestion de glucose. Deux de ces études ont été conduites chez des sujets masculins (Romijn et al. 1993; van Loon et al. 2001) et une chez des sujets féminins (Romijn et al. 2000). Dans ces trois études les sujets ont été étudiés à trois puissances de travail : dans l'étude de Van Loon et al. (van Loon et al. 2001) il s'agit de trois puissances successives soutenues chacune pendant seulement 30 min, la plus basse puissance qui nous

intéresse ici, étant la première et correspondant à 40 % du  $VO_2\text{max}$  ; dans les études de Romijn et al. (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) la puissance relative était plus basse (25 % du  $VO_2\text{max}$ ) et l'exercice durait 60 (Romijn et al. 2000) ou 120 min (Romijn et al. 1993).

Dans ces trois études l'oxydation des protéines n'a pas été mesurée directement mais a été estimée constante et correspondant à l'excrétion de 135 g d'azote par kg et par jour (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) ou a été négligée (van Loon et al. 2001). L'oxydation des glucides et des lipides a été mesurée par calorimétrie indirecte respiratoire. L'oxydation du glucose du plasma a été estimée à partir du taux de disparition du glucose du plasma calculé par traçage au glucose deutéré et en faisant l'hypothèse que le glucose qui disparaît est entièrement oxydé. L'oxydation du glucose fourni à partir du glycogène musculaire a été calculée par différence entre l'oxydation du glucose total mesuré par calorimétrie indirecte respiratoire et l'oxydation du glucose plasmatique. Dans les études de Romijn et al. (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) l'oxydation des acides gras du plasma a été estimée à partir du taux de disparition du palmitate du plasma calculé par traçage au palmitate deutéré, en faisant l'hypothèse que tout le palmitate qui disparaît est utilisé et que le taux d'oxydation des autres acides gras du plasma est égal au rapport du taux d'oxydation du palmitate sur son pourcentage dans l'ensemble des acides gras circulants. Dans l'étude de Van Loon et al. (van Loon et al. 2001), l'oxydation des acides gras du plasma en infusant du  $^{13}\text{C}$ -palmitate et en mesurant la production de  $^{13}\text{CO}_2$  à la bouche. Dans ce calcul, le pourcentage de recouvrement du  $^{13}\text{C}$  sous forme de  $^{13}\text{CO}_2$  à partir de l'oxydation du palmitate a été évalué à l'aide du facteur de correction de l'acétate (acetate recovery factor) estimé pour chaque sujet dans une autre expérience. Finalement dans ces trois études, l'oxydation des acides gras fournis par les triacylglycérols du muscle est calculée par différence entre l'oxydation totale des lipides, mesurées par calorimétrie indirecte respiratoire, et l'oxydation des acides gras du plasma.

La figure 14 montre les données rapportées par Romijn et al. (Romijn et al. 1993) au cours de 120 min d'exercice à 25 % du  $VO_2\text{max}$  chez des sujets masculins. Comme on le voit dans les panneaux du haut et du bas, l'oxydation des lipides est de loin le premier contributeur à la fourniture de l'énergie, et ceci du

Figure 14 : Sélection des substrats au cours de l'exercice prolongé de 120 min à 25 % du  $\text{VO}_2\text{max}$  chez des sujets masculins (d'après Romijn et al. (Romijn et al. 1993)).



début à la fin de l'exercice. Si l'on digitalise l'histogramme du panneau du haut de la figure 14, on observe qu'environ 90 % de l'énergie est fournie par l'oxydation des lipides, principalement par l'oxydation des acides gras du plasma (~80 %), l'oxydation des réserves de triacylglycérols du muscle ne contribuant que pour ~10 %. L'oxydation des glucides ne contribue que pour environ 10 % à la fourniture de l'énergie et ceci est dû uniquement à l'oxydation du glucose du plasma puisque l'oxydation du glycogène musculaire est nulle. L'oxydation des protéines, calculée à partir de l'excrétion urinaire estimée ( $135 \text{ g.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ , soit  $\sim 0,850 \text{ mg.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$  de protéines oxydées ou  $\sim 4 \text{ cal.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ ) contribue pour ~5 % à la fourniture de l'énergie. Les contributions respectives de l'oxydation des lipides totaux, des acides gras du plasma, des triacylglycérols du muscle, et du glucose du plasma corrigées pour l'oxydation des protéines sont donc de ~85, ~75, ~9,5 et ~9,5 %. Le panneau du bas de la figure 14 montre que ces contributions changent peu du début à la fin de l'exercice : la contribution de l'oxydation du glucose du plasma est pratiquement stable ; celle des triacylglycérols du muscle est faible au début et à la fin de l'exercice et passe par un maximum à ~12 % après environ une heure d'exercice.

La figure 15 montre les résultats obtenus par (Romijn et al. 2000) sur des sujets féminins au cours d'un exercice de 60 min, également à 25 du  $\text{VO}_2\text{max}$ . Ces résultats ont été compilés à partir des données rapportés dans le tableau 3 de cet article dont l'extrait pertinent est aussi rapporté à la figure 15. Les contributions des différents substrats à la fourniture de l'énergie sont très semblables à celles observés pour les sujets masculins : l'oxydation des acides gras du plasma est dominante (~67 % de l'énergie); la contribution de l'oxydation des triacylglycérols du muscle est très faible (~2 %); celle du glycogène musculaire est également très faible (~6 %); et celle du glucose du plasma est d'environ 10-11 %.

Finalement la figure 16 Montre les résultats de Van Loon et al. (van Loon et al. 2001) obtenus sur des sujets masculins travaillant à 40 % du  $\text{VO}_2\text{max}$  pendant 30 min. Les observations de Romijn et al. (Romijn et al. 1993) qui montrent que la sélection des substrats au cours d'un exercice de basse puissance change peu du début à la fin de l'exercice suggère que les données de Van Loon et al. (van Loon et al. 2001) même si elles ont été obtenues sur une période courte sont valides. Comme le montre le panneau du haut de la figure 16, qui est illustré au panneau



du bas, les données sont un peu différentes de celle obtenues par Romijn et al. (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) sur des sujets masculins et féminins probablement parce que la puissance est un peu plus élevée. La contribution de l'oxydation du glucose du plasma est aussi environ de 10 %. Par contre la contribution de l'oxydation des acides gras est plus faible (31 %) tandis que celle de l'oxydation des triacylglycérols (qualifiée ici de « autre source de lipides ») et du glycogène musculaire sont plus importante (24 %).

Figure 15 : Sélection des substrats rapportée par Romijn et al. (Romijn et al. 2000) au cours de 60 min d'exercice à 25 % du  $\dot{V}O_{2\max}$  chez des sujets féminins. Panneau du haut : taux d'oxydation des principaux substrats ; panneau du bas : contribution des divers substrats à la fourniture de l'énergie calculées à partir des données du panneau du haut, en faisant l'hypothèse que l'oxydation des protéines correspond à l'excrétion de  $135 \mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$  d'azote.

	25% $\dot{V}O_{2\max}$
FFA concentration, $\mu\text{mol/l}$	$698 \pm 103^{\dagger}$
FFA uptake, $\mu\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$	$21.6 \pm 1.7^{\dagger}$
Fat oxidation, $\mu\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$	$21.5 \pm 1.6^{\dagger}$
Glucose concentration, $\text{mg/dl}$	$83 \pm 2^{\dagger\dagger}$
$R_d$ glucose, $\mu\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$	$9.1 \pm 0.5^{*\dagger}$
Carbohydrate oxidation, $\mu\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$	$18.0 \pm 3.2^{\dagger\dagger}$

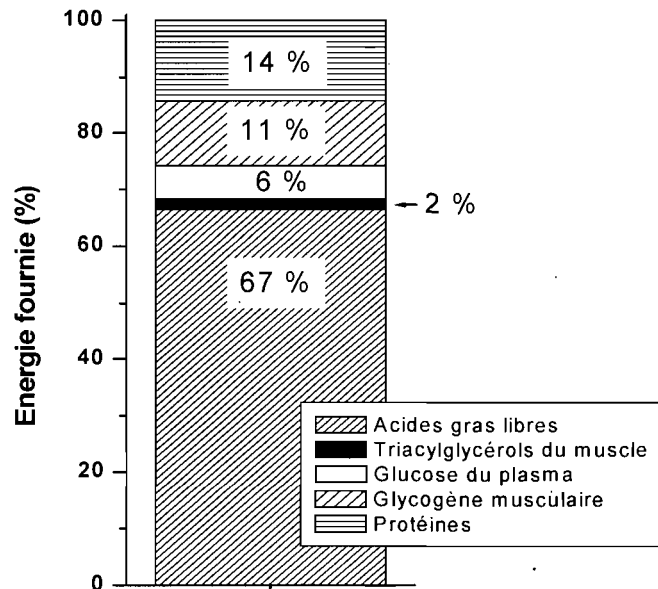
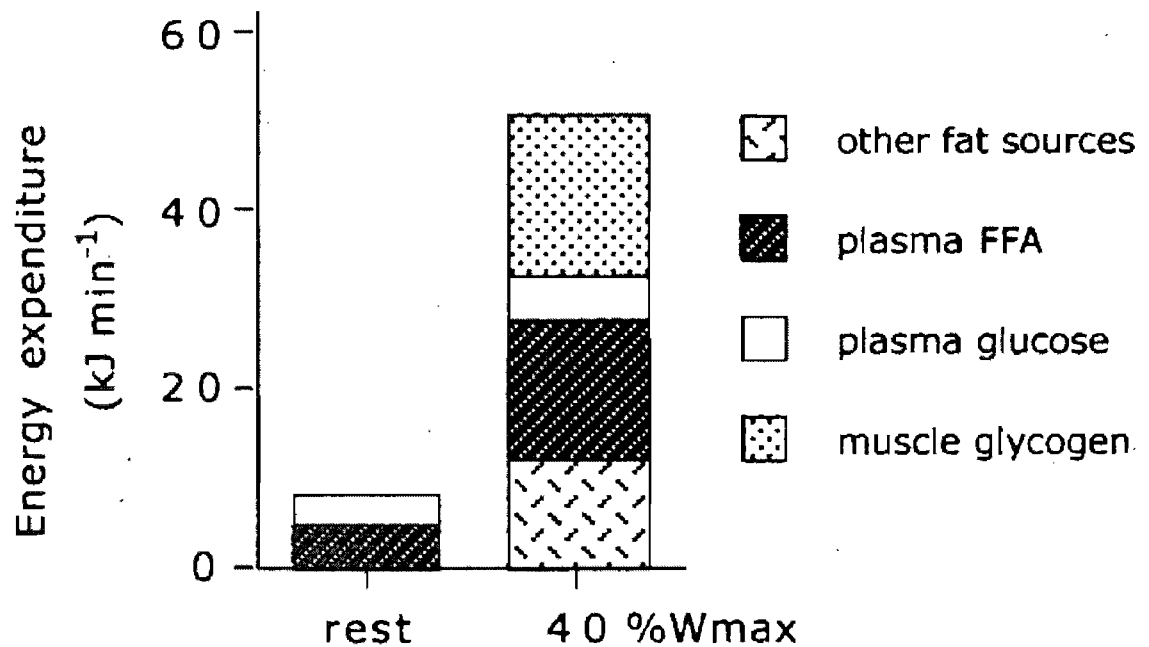


Figure 16 : Sélection des substrats au cours de l'exercice prolongé à 40 % du  $VO_2$ max chez des sujets masculins (d'après Van Loon et al. (van Loon et al. 2001)).

	40 % $\dot{W}_{max}$
Free fatty acids	$0.39 \pm 0.04$ (31 %)
Other fat sources	$0.29 \pm 0.05$ (24 %)
Plasma glucose	$0.33 \pm 0.03$ (10 %)
Muscle glycogen	$1.11 \pm 0.12$ (35 %)



## Chapitre 2

Sélection des substrats au cours d'un exercice  
de marche à basse intensité  
avant et après une randonnée hivernale  
de 20 jours sur le Lac Winnipeg

## 1. Introduction

Plusieurs études, en utilisant la calorimétrie indirecte respiratoire combinée au traçage isotopique des substrats exogènes ont montré que les glucides ingérés immédiatement avant et pendant l'exercice sont rapidement disponibles pour l'oxydation et contribuent à la fourniture d'énergie (Hawley et al. 1992; Jeukendrup 2004; Jeukendrup and Jentjens 2000; Peronnet et al. 1992). Ceci, amène à une amélioration de la performance dans des épreuves d'endurance (Coyle 2004; Hargreaves et al. 2004; Jeukendrup 2004). Dans un grand nombre d'exercices réalisés dans le cadre d'activités militaires, d'activités industrielles ou d'activités de récréation la puissance soutenue est basse et les sujets sont encouragés à ingérer des glucides (Ainslie et al. 2005). Cependant, la majorité des études sur l'oxydation des glucides exogènes ont été réalisées au cours d'exercices de puissance modérée à élevée qui sont typiques des épreuves sportives et des entraînements d'endurance. Le taux d'oxydation des glucides exogènes dans des exercices de basse puissance ( $\%VO_2\text{max} < 40 \%$ ;  $VO_2 \sim 15\text{-}20 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ ) a seulement été étudié par Ravussin et al. (Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980), Pirnay et al. (Pirnay et al. 1982) et Krzentowski et al. (Krzentowski et al. 1984b). En fait, en dehors des études détaillées de Romijn et al. (exercice de cyclisme d'une durée de 60 à 120 min à une puissance de 25 % du  $VO_2\text{max}$  ou  $\sim 15\text{-}17 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ , après une nuit de jeûne), qui ont été faites sur des sujets masculins (Romijn et al. 1993) et féminins (Romijn et al. 2000) il existe peu de données sur la sélection des substrats pendant des exercices prolongés de basse puissance (Ainslie et al. 2002a; Engels and Haymes 1992; Gautier et al. 1993; Weller et al. 1998).

Le but de l'étude présentée ici était de décrire l'oxydation des substrats énergétiques lors d'un exercice prolongé de basse puissance (120 min ;  $VO_2 \sim 12\text{-}14 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ ) lorsque du glucose est ingéré pendant la période d'exercice. L'oxydation des protéines, des lipides et des glucides a été calculée en utilisant la calorimétrie indirecte respiratoire corrigée pour l'excrétion d'urée dans l'urine. En outre, le glucose ingéré a été artificiellement marqué avec du carbone  $^{13}\text{C}$  afin de calculer l'oxydation du glucose exogène, du glucose plasmatique, du glucose libéré par le foie et du glycogène musculaire à partir des données de la

calorimétrie indirecte respiratoire, de la production de  $^{13}\text{CO}_2$  à la bouche et de l'enrichissement en  $^{13}\text{C}$  du glucose plasmatique (Derman et al. 1996; Jentjens et al. 2002; Peronnet et al. 1998). Ces mesures ont été faites sur cinq sujets masculins au cours d'un exercice sur tapis roulant simulant la marche avec traction d'un traîneau par un harnais (pour cela, une force horizontale dirigée dans la direction opposée au mouvement était appliquée au sujet, au niveau de la ceinture). Ces mesures ont été faites juste avant et juste après une randonnée hivernale à ski de 20 jours (415 km tout en transportant un traîneau de ~80 kg) sur le Lac Winnipeg, afin de décrire l'effet d'une période prolongée d'exercice à basse intensité et d'une dépense énergétique soutenue, sur la réponse métabolique à un exercice prolongé de puissance basse.

Les données de Romijn et al. (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) et de Weller et al. (Weller et al. 1998) montrent que dans des exercices de basse puissance, lorsque les sujets sont à jeun, les lipides sont la principale source d'énergie et que le glycogène musculaire est très peu voire pas du tout utilisé. Toutefois, les données de Weller et al. (Weller et al. 1998) montrent aussi que si les sujets sont nourris l'oxydation des lipides diminue de façon importante et celle des glucides augmente. De plus les données de Ravussin et al. (Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980), Pirnay et al. (Pirnay et al. 1982) et de Krzentowski et al. (Krzentowski et al. 1984b) obtenues lorsque du  $^{13}\text{C}$ -glucose est ingéré, montrent que l'oxydation du glucose exogène ingéré contribue de façon importante à la fourniture de l'énergie. Par contre, il n'existe pas de données concernant les contributions des diverses sources de glucose endogènes dans cette situation. Finalement, c'est un phénomène bien établi que l'entraînement a pour conséquence d'augmenter la contribution des lipides et de diminuer celle des glucides à la fourniture de l'énergie au cours de l'exercice (Achten et Jeukendrup Nutrition 2004). De plus, les données de Krzentowski et al. (Krzentowski et al. 1984b) montrent qu'une période d'entraînement pourrait augmenter l'oxydation du glucose exogène au cours d'un exercice effectué à une même puissance absolue haute. Cette observation concorde d'ailleurs avec les observations faites par Burelle et al. (Burelle et al. 1999) dans une étude transversale et à une puissance de travail relative et absolue plus élevée. Compte tenu de ces observations, l'hypothèse a été faite 1) qu'avant la randonnée à ski, l'oxydation des glucides

contribuerait de façon importante à la fourniture de l'énergie et ceci principalement en raison de l'oxydation du glucose exogène et du glucose provenant du foie, la contribution du glucose provenant des réserves de glycogène demeurant faible ; 2) qu'après la randonnée la contribution de l'oxydation du glucose exogène pourrait être augmentée, ainsi que celle de l'Oxydation des lipides, diminuant d'autant la contribution de l'oxydation du glucose provenant du foie à la fourniture de l'énergie.

## **2. Méthode**

### **2.1. Sujets**

Cinq sujets masculins actifs et en bonne santé ont volontairement accepté de participer à l'étude. A cette fin, ils ont rempli et signé un formulaire de consentement éclairé et le projet a été approuvé par le Comité d'éthique de la recherche de l'Université du Manitoba. Les sujets ont effectué une randonnée hivernale à ski sur le Lac Winnipeg (Manitoba, Canada) parcourant en 20 jours une distance de 415 km en tirant à l'aide d'un harnais un traîneau de ~80 kg. À partir des données de l'étude de Juhanni et al (Juhani et al. 1986) sur la mesure du coût énergétique de la randonnée à ski en terrain plat, en tirant un traîneau (~2.25 kcal.kg<sup>-1</sup>.km<sup>-1</sup>) on peut estimer que les sujets ont dépensé en moyenne ~4000 kcal/d pour franchir une distance moyenne de ~21 km. Aucun des sujets n'était fumeur, n'utilisait des drogues récréatives, n'était sous médication, ou consommait de l'alcool de façon excessive (<3 consommations par semaine). Tous les sujets avaient une concentration normale de glucose plasmatique à jeun (moyenne : 4,39 ± 0,17mmol/L) et une tolérance au glucose dans les limites de la normale (4,88 ± 0,33 mmol/L, 120 min après l'ingestion à jeun d'une solution contenant 75 g de glucose). Pendant les deux jours qui ont précédé les évaluations à l'effort, les sujets se sont abstenus de faire de l'activité physique, de boire de l'alcool ou du café, et d'ingérer des aliments riches en <sup>13</sup>C (exemple : canne à sucre et maïs) (Lefebvre 1985) pouvant modifier les contenus corporel en <sup>13</sup>C et par conséquent influencer les quantités de <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> expirées.

## 2.2 Protocole expérimental

Tous les sujets ont été soumis, avant et après le voyage de ski, à un exercice de marche sur un tapis roulant (QUINTON Q 45, Bothell, WA) dans un laboratoire où la température et l'humidité étaient contrôlées (20 °C, 35 %). La durée de l'exercice était de 120 min et la vitesse était de 3,7 km/h avec une pente de 0 %. Afin de simuler la traction d'un traîneau une force horizontale dirigée dans la direction opposée au déplacement était appliquée au niveau de ceinture. Cette force était appliquée par une masse de 3,5 kg reliée au harnais, porté par les sujets pendant le voyage de ski, par un câble métallique passant par une poulie montée sur roulement à billes fixée sur une armature de métal fixée en arrière du tapis roulant, selon un montage couramment utilisé dans ce type d'exercice de traction (Garcin et al. 1996; Webb et al. 1988). Les deux exercices, qui ont été précédés par un échauffement de 10 min à une vitesse de 1,6 km/h, étaient réalisés entre 9:00 et 11:00 du matin après un jeûne d'une nuit, et un petit déjeuner standard pris deux heures avant le début de l'exercice (~500 kcal ; ~48 % glucides, ~35 % lipides, ~17 % protéines). La veille de chaque séance expérimentale un souper standard a été consommé entre 7:00 et 8:00 PM (~1,200 kcal ; ~55 % glucides, ~25 % lipides, ~20 % protéines).

Lors de l'exercice, les sujets ont ingéré 1,5 g/kg de glucose dilué dans de l'eau du robinet (150 g/L, 15%). La solution a été ingérée comme suit : 0,5 g/kg de glucose dans 3,33 mL/kg d'eau 30 min avant le début de l'exercice, et 0,25 g/kg de glucose dans 1,67 mL/kg d'eau à 0, 30, 60 et 90 min pendant la période d'exercice. La quantité totale de glucose ingéré était de  $131,0 \pm 8,4$  et  $123,0 \pm 7,3$  g, dans  $873 \pm 56$  et  $822 \pm 49$  mL d'eau, avant et après la randonnée à skis, respectivement.

Le glucose (Biopharm, Laval, Québec, Canada) dérivé du maïs ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C} = -11.03 \text{ ‰ } \delta^{13}\text{C PDB1}$ ) a été artificiellement enrichi en  $^{13}\text{C}$  avec du U  $^{13}\text{C}$ - glucose ( $^{13}\text{C}/\text{C} > 99\%$ , Isotec, Miamisburg, OH, USA) pour atteindre une composition isotopique finale voisine de  $35 \text{ ‰ } \delta^{13}\text{C PDB1}$  (valeur réelle mesurée par spectrométrie de masse =  $34.1 \text{ ‰ } \delta^{13}\text{C PDB1}$ ). Ce haut niveau d'enrichissement du glucose exogène en  $^{13}\text{C}$  fournit un signal très fort dans le  $\text{CO}_2$  expiré. Il permet de négliger les changements minimes de l'enrichissement du  $\text{CO}_2$  expiré qui sont



observés du repos à l'exercice (Peronnet et al. 1990) particulièrement aux basses puissances de travail (Gautier et al. 1993).

### 2.3 Calculs et mesures

Les mesures ont été faites au repos avant l'ingestion du glucose exogène, et toutes les 15 minutes pendant la période d'exercice. L'oxydation totale des lipides et du glucose a été calculée par calorimétrie indirecte respiratoire corrigée pour l'oxydation des protéines. A cette fin, la consommation de l'oxygène ( $VO_2$ ) et la production de  $CO_2$  ( $VCO_2$ ) ont été mesurés par spirométrie en circuit ouvert (période de collecte de 5 min). L'excrétion de l'urée a été estimée à partir de sa concentration dans l'urine, et de la production d'urine pendant toute la période de l'exercice. L'excrétion d'urée dans la sueur a été négligée parce que la sudation était minime compte tenu de ce que l'exercice était de puissance basse et que la température du laboratoire était fraîche.

Pour la mesure du  $^{13}C/^{12}C$  dans le  $CO_2$  expiré, des échantillons de 40 mL de gaz expiré ont été collectés dans des vacutainers (Becton Dickinson, Franklin Lakes, NJ) immédiatement avant l'ingestion de la première dose de  $^{13}C$ -glucose et à des intervalles de 30 min jusqu'à la fin de l'exercice. Finalement, des échantillons de sang (10 mL) ont été prélevés par un cathéter (Baxter Health Care Corp., Valencia, CA) inséré dans une veine antécubitale au début de l'expérience afin de mesurer les concentrations plasmatiques de glucose, de glycérol, d'insuline, d'acides gras libre et le  $^{13}C/^{12}C$  du glucose du plasma. Les échantillons d'urine et de plasma ont été conservés à  $-80\text{ }^\circ\text{C}$  jusqu'à leur analyse. La fréquence cardiaque a été monitorisée et enregistrée tout au long de la période d'exercice (système Polar).

L'oxydation des protéines et les quantités d'énergie fournies ont été calculées à partir de la quantité d'urée excrétée, en tenant compte que l'excrétion d'un gramme d'urée excrétée correspond à l'oxydation de 2,9 grammes de protéines et que le potentiel énergétique d'un gramme de protéine est de 4,7 kcal (Livesey and Elia 1988). L'oxydation des lipides et des glucides (g/min) a été calculée à partir du  $VO_2$  et  $VCO_2$  (L/min) (Peronnet and Massicotte 1991) corrigés

pour les volumes de CO<sub>2</sub> et d'O<sub>2</sub> correspondant à l'oxydation des protéines (0,843 et 1,010 L/g de protéines, respectivement) (Livesey and Elia 1988) :

$$\text{Oxydation des lipides} = 1,70 (\text{VO}_2 - \text{VCO}_2) \quad \text{éq. 1}$$

$$\text{Oxydation des glucides} = 4,59 (\text{VCO}_2 - \text{VO}_2) \quad \text{éq. 2}$$

La quantité d'énergie fournie par l'oxydation des lipides et du glucose total a été calculée à partir de leur potentiel énergétique respectif (9,75 et 3,87 kcal/g) (Livesey and Elia 1988).

Le <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C du glucose du plasma a été mesuré selon la méthode couramment utilisée dans notre laboratoire (Burelle et al. 1999). Brièvement, le glucose a été séparé par chromatographie sur colonnes échangeuses d'ions à deux étages (AG 50W-X8 H<sup>+</sup> and AG 1-X8 chloride, 200-400 mesh, Biorad, Mississauga, ON, Canada) après déprotéinisation avec de l'hydroxyde de baryum et du sulfate de zinc (0.3 N). L'éluat a été évaporé à sec (Virtis Research Equipment, New York, NY, USA) et le résidu a été brûlé pendant 60 min à 400°C avec de l'oxyde de cuivre et le CO<sub>2</sub> a été récupéré afin d'analyser sa composition isotopique. Les mesures de <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C dans le CO<sub>2</sub> expiré, dans le CO<sub>2</sub> provenant de la combustion du glucose du plasma et du glucose ingéré dans la solution (après évaporation), ont été effectuées par spectrométrie de masse (Prism, VG, Manchester, UK) suite à une cryodistillation, comme décrit précédemment (Massicotte et al. 1994). La composition isotopique du CO<sub>2</sub> expiré, du glucose du plasma et du glucose ingéré a été exprimée en delta pour mille par rapport au standard (Chicago PDB1):

$$\text{‰ } \delta^{13}\text{C PDB}_1 = [(\text{Réch}/\text{Rstd}) - 1] \times 1000,$$

où Réch et Rstd sont les rapports <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C dans l'échantillon et le standard (1.1237 ‰), respectivement (Burelle et al. 1999).

L'oxydation du glucose exogène (g/min) a été calculée comme suit :

Oxydation du glucose exogène

$$= \text{VCO}_2 [(\text{Rexp} - \text{Rréf}) / (\text{Rexo} - \text{Rréf})] / k \quad \text{éq. 3}$$

où le VCO<sub>2</sub> (non corrigé pour l'oxydation des protéines) est en L/min, Rexp est la composition isotopique observée dans le CO<sub>2</sub> expiré pendant l'exercice, Rréf est la composition isotopique observée dans le CO<sub>2</sub> expiré au repos avant l'ingestion de glucose, Rexo est la composition isotopique du glucose exogène ingéré (<sup>13</sup>C-glucose), et k (0,7426 L/g) est le volume de CO<sub>2</sub> fourni par l'oxydation complète du

glucose (Peronnet et al. 1990). Basé sur la composition isotopique du glucose du plasma observé ( $R_{glu}$ ), le taux d'oxydation du glucose de plasma (g/min) a été calculé comme suit (Couture et Péronnet Rhéaume):

$$\begin{aligned} & \text{Glucose du plasma (g/min)} \\ & = VCO_2 [(R_{exp} - R_{réf}) / (R_{glu} - R_{réf})] / k \quad \text{éq.4} \end{aligned}$$

L'oxydation du glucose libéré par le foie a été calculée comme la différence entre l'oxydation du glucose du plasma et du glucose exogène. L'oxydation du glucose dérivé du glycogène du muscle (g de glucose/min) directement ou par la navette du lactate (Brooks 1986), a été calculée comme la différence entre l'oxydation des glucides (éq. 2) et le taux d'oxydation du glucose du plasma (éq. 4). Ces calculs sont basés sur l'observation que, en réponse à l'exercice, le  $^{13}C$  fourni par le  $^{13}C$ -glucose n'est pas irréversiblement perdu dans le pool des intermédiaires du cycle de l'acide tricarboxylique (Ruzzin et al. 2003) et/ ou du bicarbonate (Trimmer et al. 2001), et que la récupération du  $^{13}CO_2$  dans les gaz expirés est, donc, complète ou presque complète. Cependant, le rapport  $^{13}C/^{12}C$  du  $CO_2$  expiré s'équilibre lentement avec le rapport  $^{13}C/^{12}C$  du  $CO_2$  produit dans les tissus (Pallikarakis et al. 1991). Dans le but de prendre en considération ce délai entre la production du  $^{13}CO_2$  dans les tissus et à la bouche, les calculs ont été faits sur les données obtenues après 30 minutes d'équilibration au début de la période de l'exercice. Les concentrations plasmatiques d'acides gras libres (Boehringer, Mannheim, Allemagne), de glycérol (Sigma Diagnostic, Mississauga, Ontario, Canada), de glucose et de lactate (YSI, 2300 StatPlus-D, Yellow Springs, OH, USA), ont été mesurées par des méthodes spectrophotométriques automatisées tandis que la concentration de l'insuline dans le plasma a été mesurée par une méthode radio-immunologique (KTSP-11001, Sciences Immunocorp, Montréal, Québec, Canada). La concentration de l'urée dans l'urine a été mesurée par un système automatique (Synchron Clinical System CX7, Beckman, Anaheim, CA, États-Unis).

## 2.4. Statistiques

Les données descriptives sont présentées par la moyenne  $\pm$  l'écart type de la moyenne (SE). Les comparaisons ont été faites en utilisant l'analyse de la variance à un ou deux facteurs pour mesures répétées (Statistica package ;

StatSoft, Tulsa, OK, USA). Le test post hoc de Tukey a été utilisé pour identifier l'emplacement des différences significatives ( $P < 0,05$ ) quand l'analyse de la variance a rapportée une valeur significative de F.

### 3. Résultats

La masse corporelle a été significativement réduite après la randonnée en ski, passant de  $87,3 \pm 12,5$  à  $82,2 \pm 10,9$  kg. La fréquence cardiaque a été légèrement mais significativement augmentée en réponse à l'exercice réalisé à basse intensité, et elle était stable au cours de la période d'exercice de 120 minutes (Figure 1). Une réduction significative marquée de la fréquence cardiaque a été observée au repos avant l'exercice (de  $76,7 \pm 3,5$  à  $56,4 \pm 3,5$  bpm) et en réponse à l'exercice après la randonnée à ski.

Comme on le voit au tableau 1, les échanges gazeux respiratoires au cours de l'exercice avant et après la randonnée à ski étaient stables au cours de la période d'exercice de 120 min. La réduction de  $\sim 10\%$  du  $VO_2$  (et du  $VCO_2$ ) n'a pas atteint le seuil de signification statistique en test bilatéral ( $P = 0,057$ ). Toutefois, la tendance à la réduction du  $VO_2$  est confirmée par le test unilatéral ( $P = 0,028$ ) ainsi que par le test non-paramétrique de Wilcoxon ( $P = 0,043$ ). Le quotient d'échanges gazeux respiratoires et l'excrétion de l'urée au cours des 120 min de l'exercice n'étaient pas significativement différents avant et après la randonnée à ski.

L'oxydation des protéines au cours de la période de deux heures d'exercice n'était pas significativement différente avant et après la randonnée, contribuant de  $\sim 7-8\%$  à la fourniture de l'énergie (Tableau 1 et figures 2 ; voir aussi les figures 6 et 8). Les quantités de glucides et des lipides oxydées pendant la période d'exercice, respectivement, n'étaient pas non plus, significativement différentes avant et après la randonnée, contribuant pour  $\sim 72-77$  et  $\sim 15-20\%$  à la fourniture de l'énergie, avant comme après la randonnée, respectivement (Tableau 1 et figure 2). La figure 2 montre aussi la dépense énergétique totale pour accomplir la marche de deux heures sur tapis roulant. Cette dépense diminue significativement de 719 (52) à 658 (18) kcal après la randonnée à ski. Toutefois, ceci est entièrement dû à la perte de masse corporelle significative de 5,1 kg au cours de la

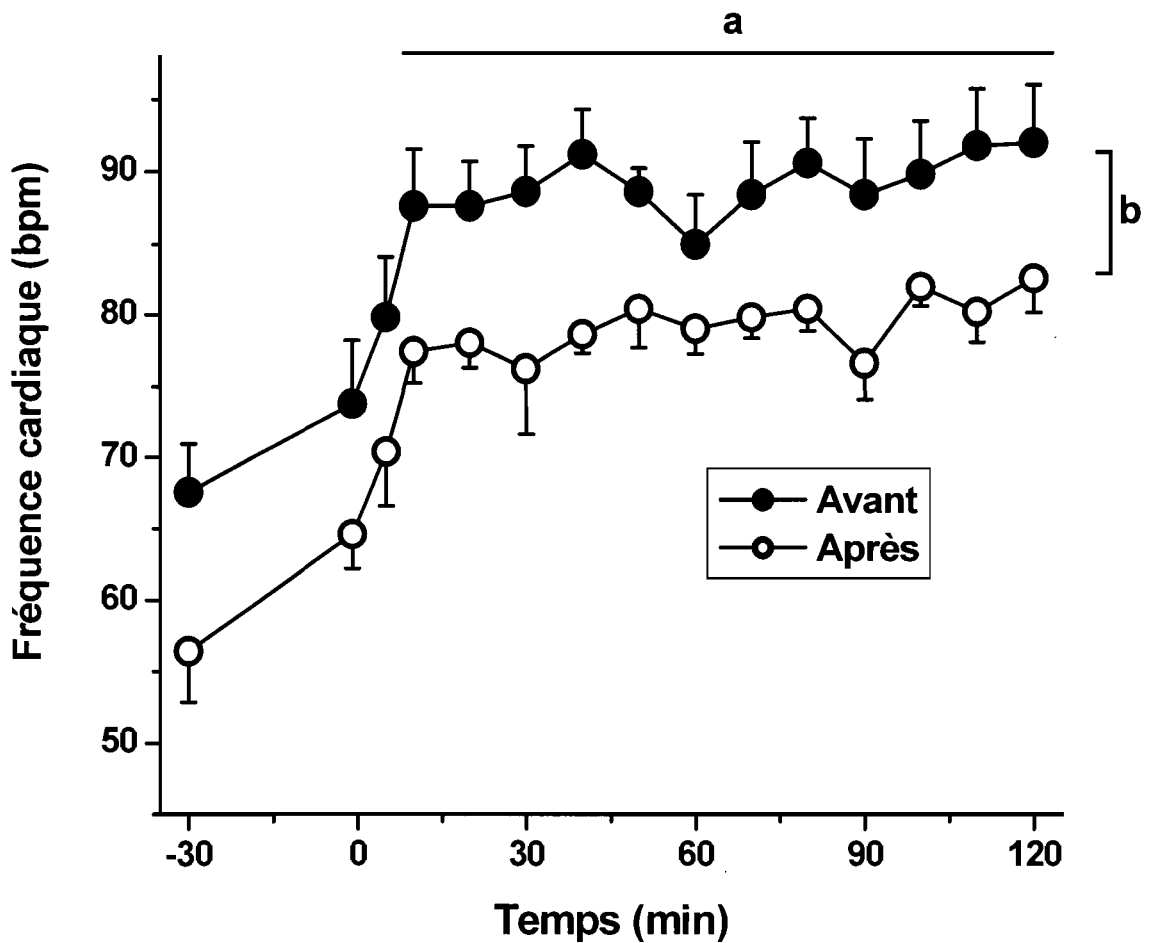


Figure 1: Fréquence cardiaque au repos et à l'exercice avant et après la randonnée à ski : moyenne (SD),  $n = 5$ ; (a) : significativement différent des valeurs correspondantes au repos avant et après la randonnée à ski (analyse de variance à un facteur et à mesures répétées,  $P < 0,05$ ); (b) : significativement différent avant et après la randonnée à ski (analyse de la variance à deux facteurs pour mesures répétées, effet principal,  $P < 0,05$ ). L'échauffement (10 min, 1,6 km/h) a pris place entre les minutes -10 et zéro. L'exercice a pris place entre les minutes zéro et 120. La solution de glucose a été ingérée aux minutes -30, 0, 30, 60 et 90.

Tableau 1 : Échanges gazeux respiratoires et excrétion d'urée dans l'urine au cours de la période de l'exercice avant et après la randonnée à ski (moyenne [SD], n = 5).

Temps		Avant	Après
min 0 à 30	VO <sub>2</sub> (L/min)	1,210 (0,180)	1,091 (0,070) a
	VCO <sub>2</sub> (L/min)	1,122 (0,153)	1,003 (0,056)
	RER	0,928 (0,019)	0,920 (0,024)
min 30 à 60	VO <sub>2</sub> (L/min)	1,216 (0,213)	1,085 (0,063) a
	VCO <sub>2</sub> (L/min)	1,133 (0,192)	1,014 (0,049)
	RER	0,932 (0,019)	0,935 (0,025)
min 60 à 90	VO <sub>2</sub> (L/min)	1,166 (0,187)	1,054 (0,080) a
	VCO <sub>2</sub> (L/min)	1,092 (0,164)	0,992 (0,073)
	RER	0,938 (0,016)	0,942 (0,026)
min 90 à 120	VO <sub>2</sub> (L/min)	1,098 (0,187)	1,062 (0,077) a
	VCO <sub>2</sub> (L/min)	1,032 (0,171)	1,006 (0,074)
	RER	0,941 (0,021)	0,947 (0,010)
min 0 à 120	Urine (L)	1,251 (0,237)	1,014 (0,120)
	Urée (mmol/L)	60,0 (12,8)	72,0 (8,7)
	Urée (g)	4,37 (0,16)	4,21 (4,2)

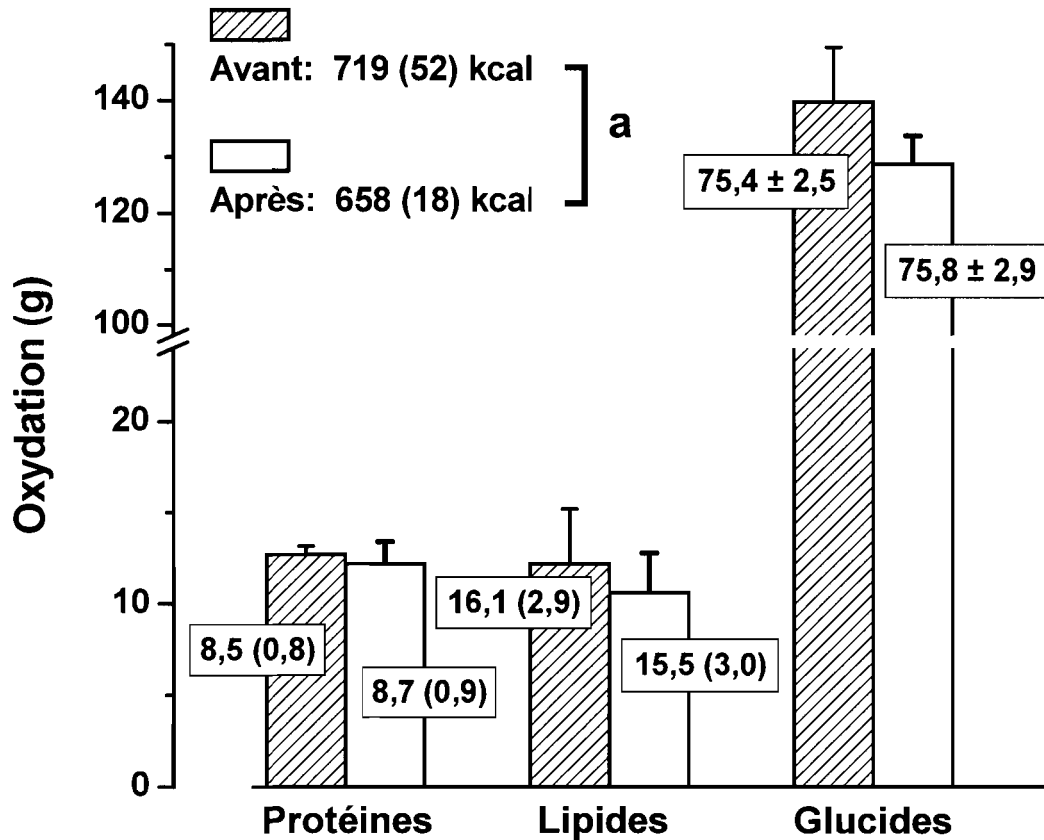


Figure 2: Oxydation des trois macronutriments au cours de la période d'exercice avant et après la randonnée. Les contributions de l'oxydation des macronutriments à la fourniture de l'énergie (dans les boîtes), ainsi que la dépense énergétique totale sont indiquées: moyenne (SD),  $n = 5$ ; (a) : significativement différent avant et après la randonnée à ski (analyse de variance à un facteur et à mesures répétées,  $P < 0,05$ ).

randonnée. En effet, si l'on exprime la dépense énergétique en fonction de la masse corporelle, elle n'est pas significativement différente avant et après la randonnée (1,113 [0,080] et 1,082 [0,029], respectivement).

L'enrichissement en  $^{13}\text{C}$  du  $\text{CO}_2$  expiré mesuré immédiatement avant l'ingestion de la première dose de la solution de  $^{13}\text{C}$ - glucose (-22,9 [0,7] et -22,4 [1,7]) ‰  $\delta^{13}\text{C}$  PDB<sub>1</sub> avant et après la randonnée, respectivement), ainsi que l'augmentation de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  du  $\text{CO}_2$  expiré observé juste avant le début et pendant la période d'exercice, respectivement, ont été remarquablement semblables avant et après la randonnée (Figure 3). L'enrichissement en  $^{13}\text{C}$  du glucose de plasma était aussi très semblable au repos avant l'exercice, avant et après la randonnée, mais le rapport  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  du glucose du plasma en réponse à l'exercice avec ingestion de  $^{13}\text{C}$ -glucose, a augmenté de façon plus rapide et a atteint des valeurs significativement plus élevées après qu'avant la randonnée (Figure 4). Ceci montre que le pourcentage de glucose du plasma qui a été dérivé du  $^{13}\text{C}$ - glucose exogène ingéré était plus grand après qu'avant la randonnée (Figure 4) : ~70% au cours de la dernière heure d'exercice contre seulement ~60% avant la randonnée.

La figure 5 montre l'oxydation du glucose provenant de diverses sources à 30, 60, 90, et 120 min au cours de la période d'exercice : glucose exogène, glucose libéré par le foie, glucose du plasma (qui est la somme du glucose exogène et du glucose libéré du foie), et glucose libéré du glycogène musculaire et qui est oxydé directement ou après conversion en lactate. Les contributions de l'oxydation des divers substrats énergétiques à la fourniture de l'énergie à partir de la 30<sup>ème</sup> min de l'exercice sont présentées à la figure 6, avant et après la randonnée à ski. Avant la randonnée de ski, l'oxydation du glucose du plasma est largement supérieure à l'oxydation du glucose provenant du glycogène musculaire (valeurs moyennes pour les quatre points de temps : 0,77 [0,17] contre 0,47 [0,20] g/min) (Figure 5). Ceci était dû à l'oxydation du glucose exogène qui augmente significativement avec le temps (effet principal ; valeur moyenne pour les quatre points de temps : 0,44 [0,16] g/min, contribuant de 16 à 36 % à l'énergie fournie) et à l'oxydation de glucose libérée par le foie qui reste stable (principal effet du temps non significatif ; Valeur moyenne pour les quatre points de temps : 0,33 [0,14] g/min, contribuant pour ~21% à l'énergie fournie). Suite à la randonnée à ski, l'oxydation du glucose plasmatique a été significativement plus faible au cours de



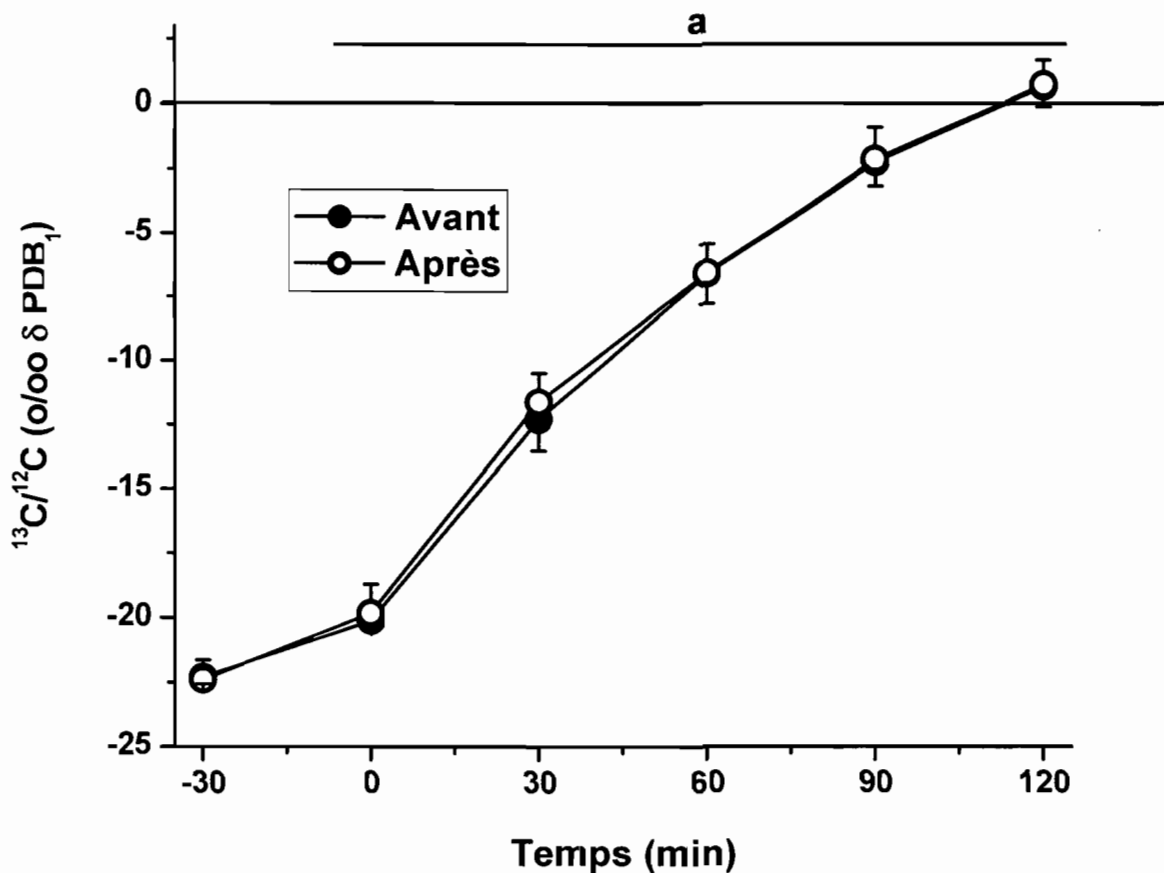


Figure 3 : Composition isotopique ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) du  $\text{CO}_2$  expiré au repos et pendant la période d'exercice avant et après la randonnée à ski: moyenne (SD);  $n = 5$ ; (a) : significativement différent des valeurs de repos (analyse de variance à un facteur, effet principal du temps,  $P < 0,05$ ). L'échauffement (10 min, 1,6 km/h) a pris place entre les minutes -10 et zéro. L'exercice a pris place entre les minutes zéro et 120. La solution de glucose a été ingérée aux minutes -30, 0, 30, 60 et 90.

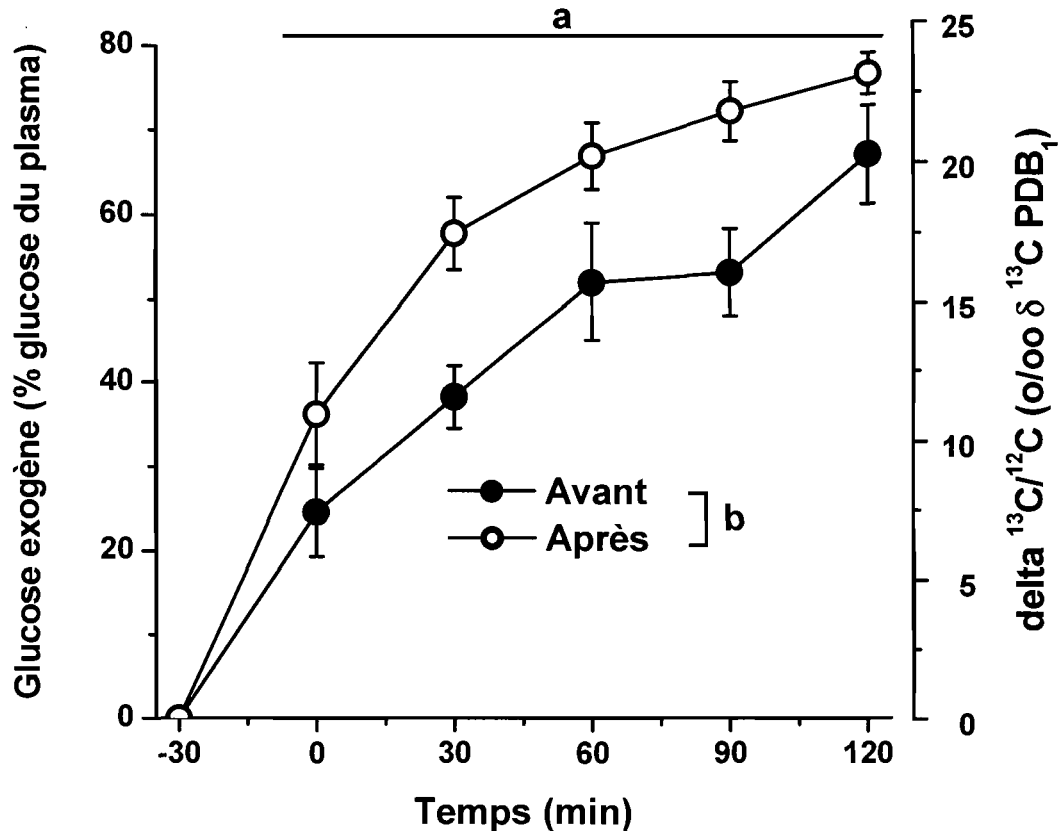


Figure 4 : Composition isotopique ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) du glucose du plasma et pourcentage de glucose du plasma dérivé du  $^{13}\text{C}$ -glucose ingéré au repos et pendant la période d'exercice avant et après la randonnée à ski: moyenne (SD);  $n = 5$ ; (a) : significativement différent des valeurs de repos (analyse de variance à un facteur, effet principal du temps,  $P < 0,05$ ); b : significativement différent des valeurs observées avant la randonnée à ski (analyse de variance à deux facteurs, effet principal du traitement,  $P < 0,05$ ). L'échauffement (10 min, 1,6 km/h) a pris place entre les minutes -10 et zéro. L'exercice a pris place entre les minutes zéro et 120. La solution de glucose a été ingérée aux minutes -30, 0, 30, 60 et 90.

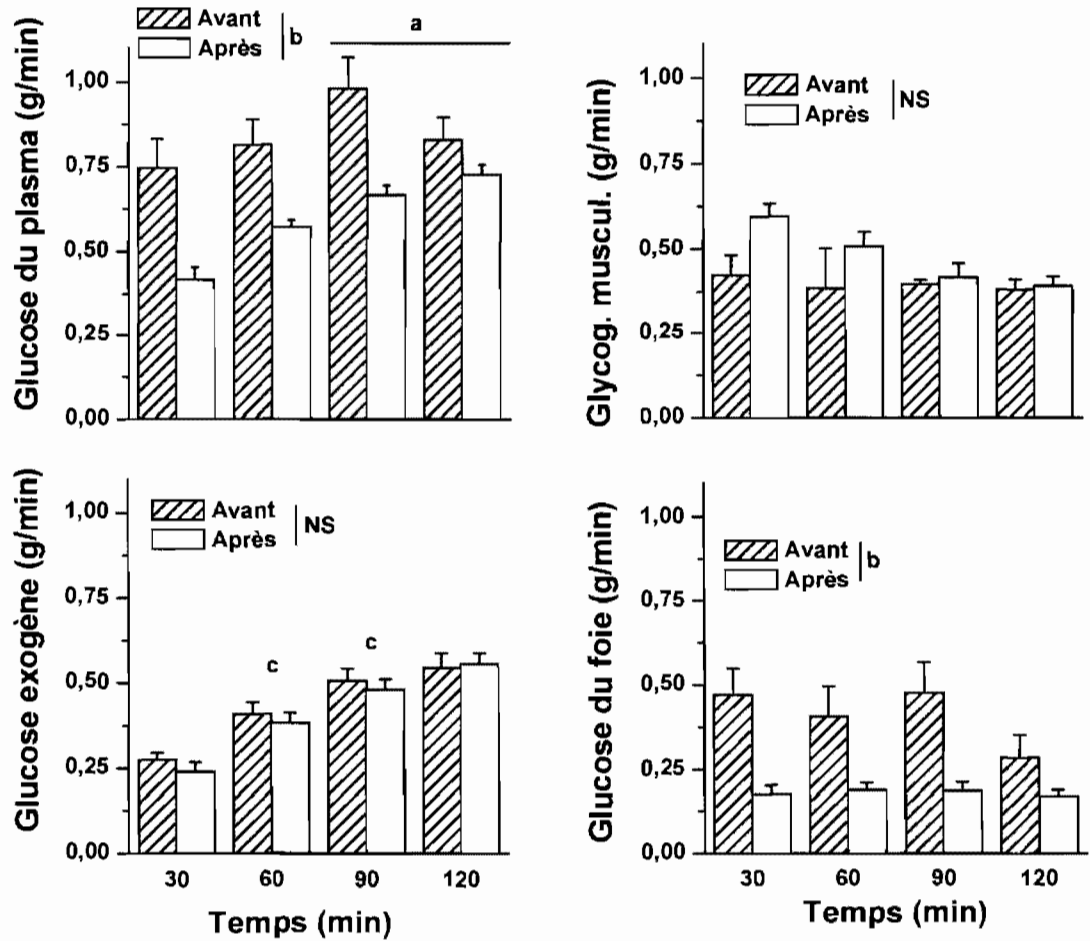


Figure 5 : Oxydation du glucose de diverses sources entre la 30<sup>ème</sup> et la 90<sup>ème</sup> minute de l'exercice avant et après la randonnée à ski: moyenne (SD); n = 5; NS : différence statistiquement non-significative; (a) : significativement différent des valeurs à la 30<sup>ème</sup> minute; (b) significativement différent des valeurs observées avant la randonnée à ski (effet principal); (c) : significativement différent des valeurs observées au temps immédiatement précédent (analyse de variance à deux facteurs pour mesures répétées,  $P < 0,05$ ).

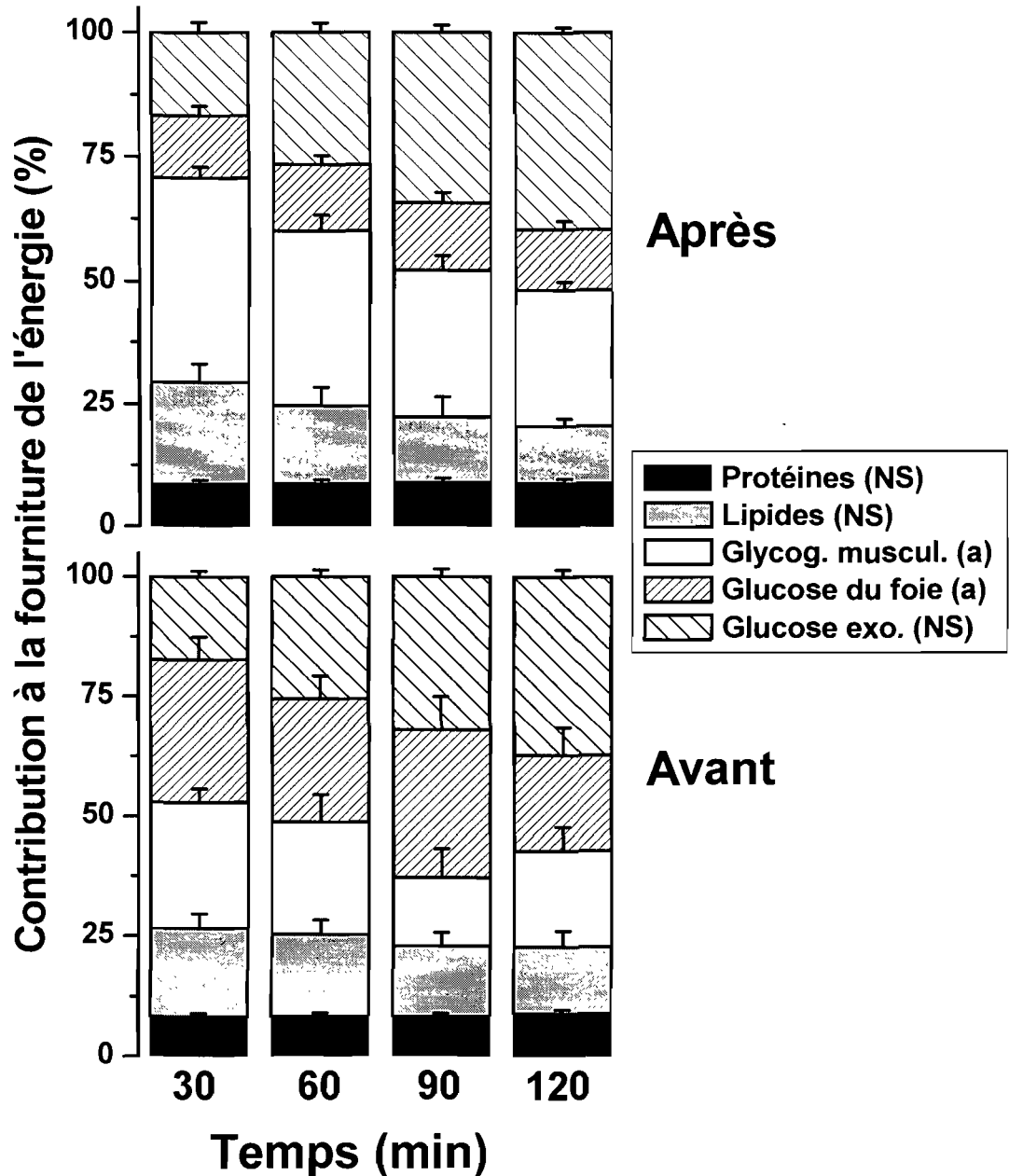


Figure 6: Contributions de l'oxydation des divers substrats à la fourniture de l'énergie à partir de la 30<sup>ème</sup> minute de l'exercice avant et après la randonnée à sk : moyenne (SD); n = 5; (a) valeurs significativement différentes avant et après la randonnée à ski (effet principal); NS : différence statistiquement non-significative (analyse de variance à deux facteurs pour mesures répétées,  $P < 0,05$ ).

la période d'exercice (effet principal) en raison d'une diminution notable du taux d'oxydation du glucose libéré par le foie (valeur moyenne pour les quatre points de temps: 0,18 [0,07] g/min contribuant seulement pour ~11 % à l'énergie fournie), tandis que l'oxydation du glucose exogène n'a pas été significativement modifiée (valeur moyenne pour les quatre points de temps: 0,40 [0,11] g/min, contribuant de ~15 à 32% à l'énergie fournie). Quant à l'oxydation du glycogène musculaire, elle a sensiblement augmentée (effet principal : valeur moyenne au cours des quatre points de temps : 0,66 [0,11] g/ min, contribuant pour ~40% à l'énergie fournie).

Comme on le voit à la figure 7, l'ingestion de glucose a entraîné une augmentation de la glycémie légère mais significative et qui est semblable avant et après la randonnée. La concentration d'insuline augmente aussi en réponse à l'exercice et à l'ingestion de glucose. Les valeurs de l'insulinémie observées après la randonnée ont une forte tendance à être inférieures à celle observées avant la randonnée ( $P = 0,052$ ). La concentration de lactate plasmatique ainsi que la concentration de glycérol plasmatique ont diminué progressivement au cours de la période d'exercice avant comme après la randonnée, sans différence significative de leur réponse avant et après la randonnée. Finalement la concentration des acides gras libres du plasma a augmentée transitoirement à 30 et 60 min mais de façon non significative et sa réponse est la même avant et après la randonnée.

## **4. Discussion**

### **4.1. Sélection globale des substrats**

Lors de la réalisation d'exercices prolongés à basse intensité, il est recommandé d'augmenter la disponibilité des glucides par ingestion d'un repas riche en glucides quelques heures avant l'exercice et par l'ingestion de glucides au cours de la période d'exercice (Ainslie et al. 2005; Rehrer 2001). Les résultats de l'expérience présentée ici montre que lorsque ces conseils sont suivis au cours d'un exercice de 120 min simulant une marche avec traction d'une charge telle un traîneau, l'oxydation des glucides fournit la majeure partie de l'énergie nécessaire : ~72 – 77 % contre seulement ~15-20% et ~ 7-8% pour l'oxydation des lipides et des protéines, respectivement. Avant la randonnée, la grande contribution de

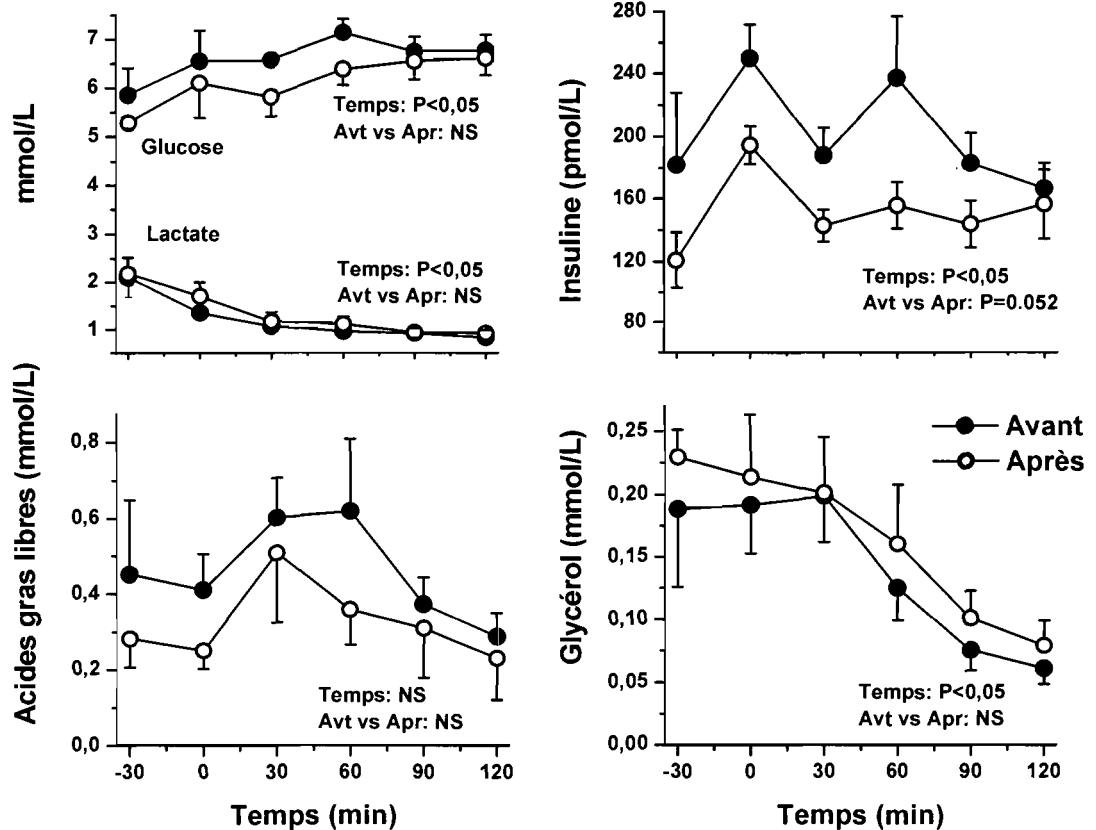


Figure 7 : Concentrations plasmatiques de glucose, lactate, insuline, acides gras libres et glycérol au repos et en réponse à l'exercice avant (Avt) et après (Apr) la randonnée à ski: moyenne (SD);  $n = 5$ ; NS : différence statistiquement non-significative (analyse de variance à deux facteurs pour mesures répétées: effet principal,  $P < 0,05$ ). L'échauffement (10 min, 1,6 km/h) a pris place entre les minutes -10 et zéro. L'exercice a pris place entre les minutes zéro et 120. La solution de glucose a été ingérée aux minutes -30, 0, 30, 60 et 90.

l'oxydation des glucides à la fourniture de l'énergie fournie est due en parties à peu près égales à l'oxydation du glucose exogène, du glucose libéré par le foie et du glycogène musculaire. En effet, ces trois sources de glucose fournissent, respectivement, ~27, ~21 et ~29% de l'énergie au cours des 90 dernières minutes d'exercice. À la suite de la randonnée, la contribution de l'oxydation du glucose exogène n'a pas été significativement modifiée (~25 % de l'énergie fournie), tandis que celle du glucose libéré par le foie a chuté jusqu'à ~11% et celle du glycogène musculaire a augmentée à ~40%.

Comme ceci est mentionné dans la revue de littérature, il existe peu de données relatives à l'utilisation des substrats énergétiques pendant l'exercice prolongé de basse intensité et certaines des études disponibles dans la littérature ont été effectuées après une période de 12 h de jeûne (Engels and Haymes 1992; Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000; van Loon et al. 2001; Willis et al. 2005). Willis et al (Willis et al. 2005) ont étudié la relation entre la vitesse de marche sur tapis roulant et la contribution respective de l'oxydation des lipides et des glucides à la fourniture de l'énergie pour un  $\text{VO}_2$  allant de ~8 à ~25  $\text{mg.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$  chez des sujets en état de jeûne. Les données rapportées montrent une grande dépendance de l'oxydation des lipides au dessous de la vitesse de marche préférée (4.7 km/h ou 1,3 m/s et  $\text{VO}_2 \sim 13.2 \text{ ml.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$  : par exemple à 4 km/h, 35 contre 65 % pour l'oxydation des glucides et lipides, respectivement) et une forte augmentation de l'oxydation des glucides au dessus de cette vitesse (par exemple, à 7,2 km/h 58 contre 40 % pour l'oxydation des glucides et lipides, respectivement). La même observation a été faite dans l'étude de Martin et al (Martin et al. 1992) où la vitesse de marche préférée était de 4,8 km/h. À la vitesse de 4 km/h les contributions respectives de l'oxydation des glucides et des lipides à la fourniture de l'énergie étaient de 56 et 44 % ; à 6,5 km/h, elles étaient de 80 et 20 %.

Toutefois, dans l'étude de Martin et al. (Martin et al. 1992) comme dans celle de Willis et al. (Willis et al. 2005), les mesures n'ont été effectuées que pendant de courtes périodes d'exercice sur tapis roulant (5-10 min). Une analyse détaillée sur la sélection des substrats au cours d'un exercice de 60 à 120 minutes à 25% du  $\text{VO}_2\text{max}$  à la suite d'une période de jeûne de 12 h a été effectuée par Romijn et al. en utilisant la combinaison de la calorimétrie indirecte et les techniques de traçage, à la fois sur des sujets masculins (Romijn et al. 1993) et

des sujets féminins (Romijn et al. 2000). Dans ces études, le taux d'oxydation du glucose plasmatique a été estimé égal à sa vitesse de disparition (Rd, calculé à l'aide de la perfusion de [6,6-<sup>2</sup>H] glucose) et le taux d'oxydation du glucose libéré du glycogène musculaire a été estimé par différence entre l'oxydation totale des glucides (calculé par calorimétrie indirecte respiratoire) et le Rd du glucose du plasma Rd. En outre, les taux de renouvellement du palmitate et du glycérol du plasma (en utilisant des perfusions de palmitate et de glycérol deutérés) ont été mesurés afin de décrire l'oxydation des stocks de triacylglycérol intramusculaire (IMTG) et des acides gras libres plasmatiques (FFA).

Dans l'étude sur des sujets masculins (Romijn et al. 1993) aucun glycogène musculaire n'a été oxydé et l'oxydation du glucose du plasma et des lipides ont contribué, respectivement, pour ~9 et ~87 % à la fourniture de l'énergie (en tenant compte d'une contribution de l'oxydation des protéines calculée à ~4.5 % sur la base d'un taux d'excrétion d'azote estimé constant à 135  $\mu\text{g}^{-1}.\text{kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$  (Carraro et al. 1990)). La mesure des taux de renouvellement du palmitate et du glycérol du plasma et de glycérol a montré que l'oxydation des IMTG a contribué pour ~6% à l'énergie totale fournie, contre ~81% provenant de l'oxydation des acides gras plasmatiques. Dans l'étude ultérieure des mêmes auteurs, réalisée sur des sujets féminins également à jeun de 12 h et effectuant un exercice de 60 min à 25 % du  $\text{VO}_2\text{max}$ , la sélection des substrats est analogue avec, toutefois, une modeste contribution de l'oxydation du glucose provenant du glycogène musculaire (Romijn et al. 2000). Ceci est représenté à la figure 8 qui montre la sélection des substrats observée au cours des 90 dernières minutes d'exercice dans l'étude réalisée ici avant et après la période de randonnée, et dans les études de Romijn et al. (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000).

#### **4.2. Disponibilité des glucides et sélection des substrats**

Comme l'illustre la figure 8, la sélection des substrats mesurée dans la présente expérience est nettement différente de celle rapportée par Romijn et al à la fois chez les sujets masculins et féminins (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000). Une plus grande contribution de l'oxydation des glucides et du glycogène musculaire a été observée dans notre étude, tandis que l'oxydation des lipides a été



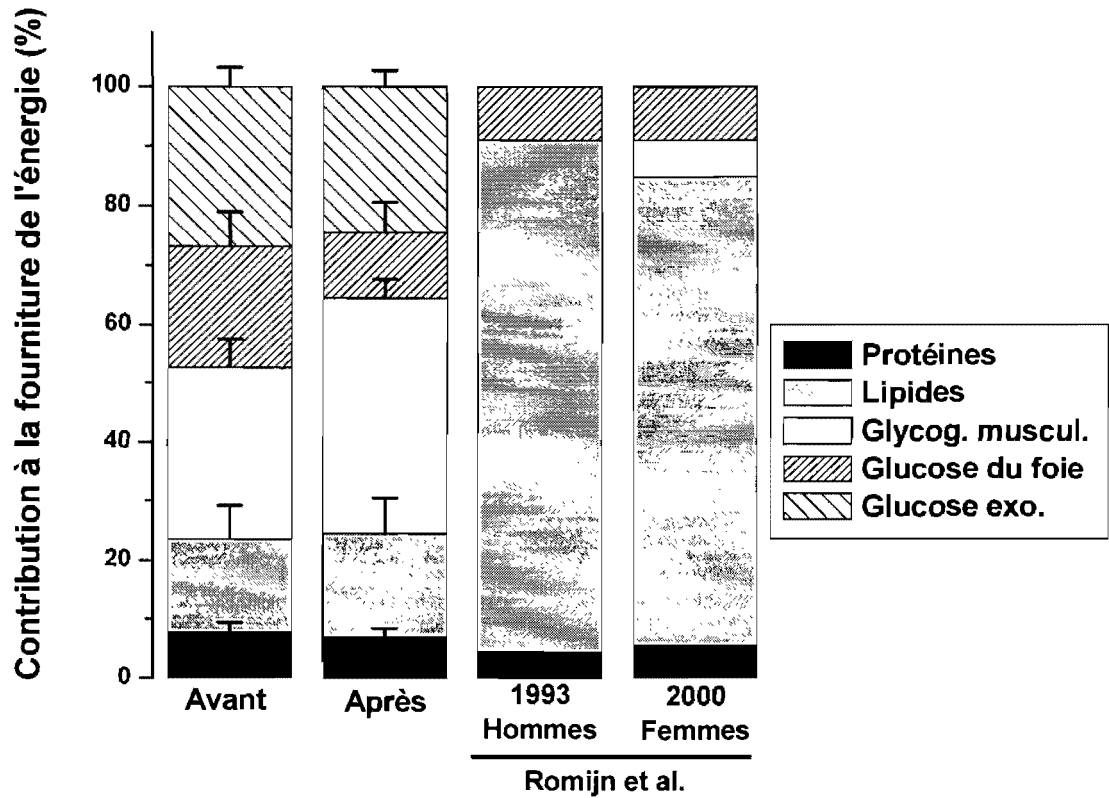


Figure 8 : Comparaison de la sélection des substrats observée au cours de 90 dernières de l'exercice (moyenne [(SD); n = 5) avant et après la randonnée de ski à celle observée par Romijn et al. à des puissances comparables chez des sujets masculins (Romijn et al. 1993) et féminins (Romijn et al. 2000).

beaucoup plus faible. Une contribution légèrement plus importante de l'oxydation des protéines à la fourniture de l'énergie a également été mesurée à partir de l'excrétion d'urée dans l'urine réelle : l'estimation de l'excrétion d'azote utilisée par Romijn et al. (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) tendant à faire sous estimer l'oxydation des protéines. Ces différences dans la sélection des substrats rapportée par Romijn et al. (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) et dans la présente expérience, pourrait être due en partie à des différences dans le type d'exercice réalisé (cyclisme contre marche sur tapis roulant en tirant une charge). Toutefois, Achten et al (Achten et al. 2003) ont montré que pour une même puissance d'exercice, l'oxydation des lipides est en fait plus élevée pendant la course que le cyclisme. Ces différences pourraient aussi être dues au fait que les cyclistes masculins et féminins entraînés en endurance étudiés par Romijn et al (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) étaient beaucoup plus jeunes et avaient probablement un  $VO_2\text{max}$  beaucoup plus élevé (24-27 ans;  $VO_2\text{max} = 67-70 \text{ mL}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ) que les sujets modérément actifs d'âge moyen de (36 [4.7] ans) étudiés dans la présente étude (leur  $VO_2\text{max}$  n'a malheureusement pas pu être évalué, pour des raisons pratiques, mais il n'excédait sans doute pas  $\sim 50 \text{ mL}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ). En effet, Venables et al. (Venables et al. 2005) ont montré que pour un % de  $VO_2\text{max}$  donné, le taux d'oxydation des lipides augmente avec le  $VO_2\text{max}$ , bien que la relation soit faible. Toutefois, l'explication la plus probable pour expliquer les différences de sélection des substrats observée par Romijn et al (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) et dans la présente étude, sont les différences d'état nutritionnel. En effet, contrairement aux études de Romijn et al (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) dans lesquelles les sujets ont été étudiés suite à un jeûne de 12 h et qui ont reçus seulement de l'eau au cours de la période d'exercice de 60 ou 120 min, dans la présente expérience les sujets ont ingéré un petit déjeuner de  $\sim 500$  kcal riche en glucides ( $\sim 48\%$  des glucides, correspondant à 60 g de glucose) deux heures avant le début de l'exercice. Ils ont aussi reçu en cinq doses successives, un total de  $\sim 130$  g de glucose, la première dose ayant été administrée 30 min avant le début de l'exercice et la dernière à la 90<sup>ème</sup> min de l'exercice (taux moyen d'ingestion de glucose = 1,1 g/min et 1,0 g/min avant et après le voyage de ski, respectivement, compte tenu de la baisse significative de la masse corporelle).

Un jeûne de 12 h est couramment utilisé dans les études de la réponse métabolique à l'exercice prolongé, car il s'agit d'un moyen simple de normaliser l'état nutritionnel des sujets. Cependant, cette méthode ne simule pas correctement la préparation nutritionnelle précédant un effort prolongé qui est recommandé et qui est généralement suivie (Ainslie et al. 2005; Rehrer 2001). En outre, même lorsque les efforts sont très prolongés, des glucides ne sont pas ingérés pendant l'exercice, contrairement aussi aux recommandations qui sont généralement faites. En fait, dans un document de synthèse publié en 2000, Coyle (Coyle 2000), un co-auteur des études de Romijn et al (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000), a reconnu que la sélection des substrats décrite dans ces études est la sélection des substrats à l'état de jeûne, et qu'elle est nettement différente de celle observée lorsque la disponibilité des glucides est augmentée (Coyle 1995).

Les modifications de la sélection des substrats suite à un repas avant l'exercice et/ou l'ingestion de glucose pendant l'exercice ont été décrites dans plusieurs études à intensité de travail modérée ou élevée (par exemple, (Coyle 1992, 2004; Coyle et al. 1986; Coyle et al. 1985; Jeukendrup 2004; Jeukendrup and Currell 2005; Jeukendrup and Jentjens 2000; Jeukendrup et al. 2005)). Toutefois, à l'exception du travail de Weller et al. (Weller et al. 1998) il existe peu d'études similaires réalisées à de faibles puissances. Dans l'étude de Weller et al. (Weller et al. 1998) effectuée au cours d'un exercice de 360 min (avec six pauses de 15 min : 270 min d'exercice effectif) à ~30 % du  $VO_2$ max en condition froide (4 à 5 °C, en chambre climatique), la sélection des substrats énergétiques a été comparée lorsque les sujets étaient normalement nourris ou à la suite d'un jeûne de 36 heures. En tenant compte d'une contribution de l'oxydation des protéines à la fourniture de l'énergie estimée à 12,5 %, les contributions respectives de l'oxydation des glucides et des lipides à la fourniture de l'énergie étaient de 18 vs 69,5 % et de 39 vs 48,5 % après 36 heures de jeûne et chez les sujets nourris. Cette différence de sélection des substrats est importante mais elle peut-être sous estimée par le fait que l'exercice de basse puissance a été précédé dans les deux situations par un exercice 120 min de puissance plus haute (50 %). Greenhaff et Maughan (Greenhaff et al. 1987) ont décrit les modifications des concentrations des métabolites du plasma en réponse à l'exercice prolongé (~9 heures) de faible intensité ( $VO_2 \sim 10 \text{ mg.kg}^{-1}.\text{min}^{-1}$ ) et leur relation avec l'état nutritionnel. Sur la base

de ces modifications, les auteurs ont suggéré que l'augmentation de la disponibilité des glucides pourrait réduire l'oxydation des lipides et accroître celle des glucides, mais les échanges gazeux et l'utilisation des substrats énergétiques n'étaient pas mesurés pour confirmer ces hypothèses. L'effet de l'ingestion de glucides sur la réponse à l'exercice prolongé à faible intensité de travail a été décrit dans un certain nombre d'autres études (Ainslie et al. 2002c; Greenhaff et al. 1987; Krzentowski et al. 1984b; Pirnay et al. 1982; Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980). Comme cela a été résumé dans la revue de littérature, l'oxydation des glucides contribue de façon importante à la fourniture de l'énergie (tableau 24). Dans l'étude de Ainslie et al (Ainslie et al. 2002b) Les sujets recevaient un apport alimentaire, avec ingestion alimentaire à volonté (la moyenne de l'apport des nutriments : 232 g de glucides, 37 g de lipides et 41 g de protéines). Au cours de la descente de colline, le pourcentage des contributions respectives de l'oxydation des graisses et des glucides à l'énergie fournie étaient 61 et 39%. Dans les études faites par Ravussin et al. (Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980), Krzentowski et al. (Krzentowski et al. 1984b), et Pirnay et al. (Pirnay et al. 1982), les sujets ont été étudiés au cours d'un exercice de 90 à 120 minutes suivant 12 h de jeûne, mais ils ont reçu 1,5 g / kg de glucose à 60 minutes avant le début de l'exercice (Ravussin et al. 1979), ou à la minute 15 dans la période d'exercice (Krzentowski et al. 1984a; Pirnay et al. 1982). Les contributions respectives de l'oxydation des lipides contre celle des glucides variaient entre 29 et 42% et de 47 à 67%, respectivement.

Les résultats de l'expérience présentée ici sont en bon accord avec ces données précédentes et, comparés avec les données de Romijn et al (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000), ils indiquent clairement que l'augmentation de la disponibilité des glucides avant et pendant un exercice prolongé à basse puissance favorise l'oxydation des glucides en limitant l'oxydation des lipides et donc en modifiant la sélection des substrats. Ces effets de l'ingestion des glucides avant et pendant l'exercice sur la sélection des substrats au cours d'un exercice prolongé et à basse intensité sont qualitativement similaires à ceux documentés à une intensité plus élevées (par exemple : (Coyle 2004; Jeukendrup and Jentjens 2000)). À titre d'hypothèse on peut suggérer que ces effets pourraient être quantitativement plus importants que ceux observés à plus haute puissance. En

effet, à haute puissance la contribution de l'oxydation des glucides est toujours importante, même si la disponibilité des glucides est faible (Coyle 2004; Jeukendrup and Jentjens 2000), et par conséquent celle de l'oxydation des lipides est toujours faible. La possibilité de modifier ces contributions et d'élever l'oxydation des glucides en augmentant leur disponibilité est donc faible, et d'autant plus faible que la puissance de travail est élevée et se rapproche de 100 %VO<sub>2</sub>max où l'on admet que 100 % de l'énergie aérobie est fournie par l'oxydation du glucose. C'est donc aux puissances les plus basses que la marge de modification de la sélection des substrats est la plus importante. Comme le montre les données de Romijn et al. (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) chez des sujets à jeun de 12 h, plus de 80 % de l'énergie est fournie par l'oxydation des lipides (Figure 8). Au contraire, chez des sujets nourris et qui ingèrent du glucose pendant l'exercice, près de 80 % de l'énergie est fournie par l'oxydation des glucides (Figure 8).

#### **4.3 Oxydation du glucose exogène**

Comme le montre la figure 5, par rapport à l'observation faite par Romijn et al (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000), dans la présente expérience l'augmentation du taux d'oxydation du glucose total associée à une grande disponibilité du glucose a été due en partie à l'oxydation du glucose exogène. En effet, comme le montre la figure 3, les modifications du <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C du CO<sub>2</sub> expiré, et donc du V<sup>13</sup>CO<sub>2</sub> à la bouche, indiquent que le glucose ingéré immédiatement avant et pendant la période d'exercice, qui a été marquée avec du <sup>13</sup>C, a été rapidement disponible pour l'oxydation. De 30 min à 120 min, son taux d'oxydation avant le voyage de ski a significativement augmenté en passant de 0,26 à 0,56 g/min (Figure 5). Au cours des dernières 90 minutes de l'exercice, le taux d'oxydation moyen du glucose exogène était 0,44g/min, et la quantité cumulative de glucose exogène oxydé était 40,8 (9,4) g ou 31,0 (4,0) % de la quantité ingérée fournissant 26,8 (3,1) % de l'énergie fournie.

Comme cela est mentionné dans l'introduction, bien que le taux d'oxydation des glucides exogènes ait été décrite dans de nombreuses études (Hawley et al. 1992; Jeukendrup and Jentjens 2000; Peronnet et al. 1992), seulement quatre

expériences ont été menées à une intensité de travail très basse (20 à 40% du  $VO_2\text{max}$ ) (Krzentowski et al. 1984b; Pirnay et al. 1982; Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980). Dans ces études le taux d'oxydation moyen et le pic de glucose exogène ainsi que sa contribution à la fourniture de l'énergie ont été légèrement inférieurs à ceux observée dans cette étude (tableau 3). Cela pourrait être dû au fait que dans ces études antérieures le glucose a été ingéré sous la forme d'un seul bolus de 100 g après 15 min d'exercice (Krzentowski et al. 1984b; Pirnay et al. 1982) ou 60 min avant le début de l'exercice (Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980), tandis que dans la présente expérience, le glucose a été administré 30 min avant le début de l'exercice et en quatre petites doses à intervalles réguliers jusqu'à la 90<sup>ème</sup> minute de l'exercice. Bien qu'aucune étude n'ait systématiquement comparée l'oxydation du glucose exogène lorsqu'il est ingéré en un seul bolus ou à des doses successives répétées, les données de Caron et al (Caron et al. 2004) suggèrent que l'oxydation du glucose exogène est maximisée lorsqu'il est administré avant et pendant l'exercice. Dans les études de Pirnay et al (Pirnay et al. 1982) et (Krzentowski et al. 1984b) effectuées à 22 et 40% du  $VO_2\text{max}$  respectivement, et où le glucose a été ingéré en un seul bolus, le taux d'oxydation du glucose exogène augmente linéairement de la 15<sup>ème</sup> minute jusqu'à la fin de la période de l'exercice (120 min ou 90 min après l'ingestion de glucose), avec des valeurs pics de 0,31 et 0,43 g/min. Dans les études de Ravussin et al (Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980), bien que le glucose exogène ait été ingéré 60 min avant l'exercice le pic d'oxydation du glucose exogène est aussi d'environ 0.4 g/min chez des sujets de poids normal (Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980) comme les sujets obèses (96 [8,4] kg) (Ravussin et al. 1980). Finalement dans l'étude de Krzentowski et al. (Krzentowski et al. 1984b) où les sujets ont été étudiés à une puissance basse, le pic d'oxydation du glucose exogène est de 0,51 et 0,56 g/min, avant et après une période d'entraînement de six semaines, respectivement (voir aussi la section ci-dessous. Les valeurs observées dans l'étude présentée ici cette expérience se situent bien dans la fourchette des observations rapportées à des puissances relatives comparables: 0,41 et 0,39 g/min avant et après le voyage de ski. Prises dans leur ensemble, ces données cohérentes de la littérature (Krzentowski et al. 1984b; Pirnay et al. 1982; Ravussin et al. 1979; Ravussin et al. 1980) et de l'expérience

Tableau 3: comparaison de l'oxydation du glucose exogène dans la présente expérience avec les données de la littérature, à une faible charge de travail.

	(Ravussin et al. 1979)		(Ravussin et al. 1980)		(Pirnay et al. 1982)		(Krzentowski et al. 1984)		Présente étude	
	Dépletion	Non	Obèses	Non Obèses	22%	39%	Avant	Après	Avant	Après
n	5	5	6	6	4	4	6	6	5	5
âge (ans)	23	25	22	29	23.2	23,2	25	25	36	36
masse corporelle (kg)	68	70	65	96	62.7	62,7	68	68	87,3	82,7
VO <sub>2</sub> max (ml.kg <sup>-1</sup> .min <sup>-1</sup> )	52.1	58,3	64.6	36,6	67.9	67,9	47.7	62	ND	ND
%VO <sub>2</sub> max VO <sub>2</sub> (ml.kg <sup>-1</sup> .min <sup>-1</sup> )	40 20.8	40 23,3	20 12.9	20 7,2	22 15.2	39 27	40.6 19.3	32,1 20	ND 13,4	ND 12,9
Durée (min)	120	120	120	120	120 (3)	120 (3)	120 (3)	120(3)	120	120
Glucose ingéré (g)	100 (3)	100 (3)	100 (3)	100 (3)	100 (4)	100 (4)	100 (4)	100 (4)	131	125
Oxydation des Protéines g (% En)	6 (4)	11 (3)	6.5 (4.7)	7 (4)	9.3 (10.5)	6 (4)	NA	NA	7,8	7,3
Oxydation des Lipides g (% En)	24 (29)	73 (70)	26.4 (39.3)	26 (37)	17.7 (41.7)	29 (39)	23.7 (36.0)	29 (42.0)	15,8	17,5
Oxydation des Glucides g (% En)	140 (67)	61 (27)	94.3 (56.4)	94 (59)	51.4 (48.6)	109 (57)	106.9 (64.5)	100 (58.0)	76	75
Oxydation du glucose exogène g (% En) Peak g/min	41 (20)	38 (15)	28.1 (16.6)	34 (18)	15.9 (14.7)	33 (17)	34.5 (20.7)	40 (24.0)	41 26 0,41	36 24 0,39

actuelle indiquent que lorsqu'il est ingéré en quantité modérée (~1,5 g/kg ou ~1 g/min) avant et/ou pendant un exercice prolongé de basse intensité, le glucose exogène est oxydé à un taux voisin de 0,5 g/min, ce qui permet à son oxydation de contribuer pour 15 à 25 % de l'énergie totale fournie, après 90 à 120 min d'exercice. Cette contribution est semblable à celles observées à des intensités modérées (par exemple : jentjens et jeukendrup, (Jeukendrup and Jentjens 2000)). D'un point de vue pratique, ces observations constituent un soutien supplémentaire à la recommandation selon laquelle les glucides et/ou une alimentation riche en glucides devraient être ingérés, si cela est possible, au cours d'exercices de longue durée et de puissance basse.

#### **4.4 Glucose du plasma vs glycogène musculaire**

Dans la présente étude, l'enrichissement progressif en  $^{13}\text{C}$  du glucose du plasma indique qu'entre 60 et 120 min, le  $^{13}\text{C}$ -glucose exogène a contribué pour 57-76% au glucose de plasma. Ce phénomène a été associé à une augmentation soutenue dans la concentration du glucose de plasma qui est resté au dessus de 6mmol/L pendant toute la période d'exercice. Le taux d'oxydation du glucose plasmatique a également augmenté avec le temps, avec une moyenne de 0,77 g/min au cours des dernières 90 minutes d'exercice la randonnée à ski, et un pic d'une valeur de 0,92 g/min qui a été atteint à la minute 90, fournissant à ce moment-là 57 % de l'énergie. L'oxydation du glucose plasmatique était dû à part à peu près égales à l'oxydation du glucose exogène qui a été discuté ci-dessus et à l'oxydation du glucose libéré par le foie qui représentait en moyenne 0,33 g/min au cours des dernières 90 minutes de l'exercice, avant la randonnée à ski, contribuant pour 20 % à l'énergie fournie. Cependant, contrairement à ce qui a été observé par Romijn et al (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000), l'oxydation totale des glucides était bien au dessus du taux d'oxydation du glucose de plasma. En conséquence, une grande partie de glucose oxydé provenait du glycogène musculaire, directement ou à travers la navette du lactate. En fait, le taux d'oxydation du glycogène musculaire, qui a légèrement diminué de 30 à 120 min, atteignait une moyenne de 0,47 g/min et contribuait pour 28 % à l'énergie totale fournie avant la randonnée à ski, au cours des dernières 90 min de l'exercice (Figure 8). Les



différences entre les résultats obtenues par Romijn et al (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000) et ceux de l'expérience actuelle concernant l'utilisation du glucose du plasma et le glucose provenant du glycogène musculaire, pourrait être due en partie à la disponibilité de glucose qui était plus grande dans l'étude présentée ici. Cependant, il est également dû en partie aux différences dans la technique de traçage utilisée. Dans la présente expérience, le taux d'oxydation du glucose de plasma a été calculé à partir de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  du glucose du plasma et du  $\text{V}^{13}\text{CO}_2$  à la bouche. L'oxydation du glucose libéré par le foie a été calculée comme la différence entre l'oxydation du glucose du plasma et l'oxydation du glucose exogène. Enfin, l'oxydation du glycogène musculaire a été calculée par différence entre l'oxydation du glucose total (calculé en g de glucose/min par calorimétrie indirecte respiratoire corrigée pour l'excrétion d'urée dans l'urine) et l'oxydation du glucose de plasma. Cette méthode qui a été suggérée pour la première fois par Derman et al (Derman et al. 1996) en 1996 et qui a été largement utilisée depuis, présente l'avantage de mesurer directement le devenir oxydatif du glucose de plasma. Dans l'approche alternative utilisée par exemple par Romijn et al (Romijn et al. 1993; Romijn et al. 2000), le Rd du glucose du plasma est calculé en utilisant une perfusion de glucose deutéré ou tritié et on suppose que tout le glucose pris par les tissus est oxydé. Toutefois, les données (Bosch et al. 1993) montrent que lorsque le Rd du glucose du plasma et le taux d'oxydation du glucose du plasma sont mesurés simultanément pendant l'exercice en utilisant l'administration simultanée de glucose tritié et de  $^{14}\text{C}$ -glucose, le premier pourrait être supérieur au second, suggérant qu'un devenir non-oxydatif du glucose du plasma est présente. Dans l'étude de Romijn et al (Romijn et al. 1993), la limitation du Rd comme estimation du taux d'oxydation du glucose du plasma est discutée. Les auteurs reconnaissent explicitement que le Rd est une estimation maximale du taux d'oxydation du glucose du plasma, alors que la différence entre l'oxydation des glucides et le Rd du glucose de plasma est une estimation minimale de l'oxydation du glycogène musculaire. Dans l'expérience de Romijn et al (Romijn et al. 1993), qui a été réalisée à la suite d'une période de jeûne de 12 h et sans ingestion de glucose avant ni pendant la période d'exercice, le Rd du glucose du plasma atteignait une moyenne de 0,14 g/minute (sans changement majeur du début jusqu'à la fin de l'exercice), le taux d'oxydation du glucose de plasma a

contribué au maximum pour 4,5 % à la fourniture d'énergie fournie. Ce chiffre correspond seulement au taux d'oxydation du glucose libéré par le foie puisque les sujets n'ont pas reçu de glucose exogène. Cependant, cette valeur pourrait surestimer le taux d'oxydation du glucose du plasma et donc sous-estimer celui du glycogène musculaire.

#### **4.5 Effet de la randonnée à ski**

La figure 2 montre que les 20 jours de randonnée à ski n'ont pas eu d'effet sur la contribution des protéines, des lipides et des glucides à la fourniture d'énergie. La réduction de l'oxydation des glucides et l'augmentation de celle des lipides pour une intensité de travail relative ou absolue donnée, est un effet bien établi de l'entraînement (Achten and Jeukendrup 2004). Cependant, dans la majorité des études, l'effet de l'entraînement sur la sélection des substrats n'a été décrit qu'à une charge de travail modérée à la suite d'une période de jeûne de 12 h et sans ingestion de glucides. La seule exception, à notre connaissance, est l'étude menée par Krzentowski et al (Krzentowski et al. 1984b) dans la quelle les sujets ont ingéré 100 g de glucose pendant une période d'exercice de 120 min effectuée à une même puissance absolue avant et après un entraînement de six semaines. Compte tenu de l'amélioration du  $VO_2\text{max}$ , la puissance relative a diminué de ~40 à ~32 % du  $VO_2\text{max}$  après l'entraînement. Le glucose a été ingéré après 15 min d'exercice. Comme cela était prévu, après 15 min d'exercice sans ingestion de glucose, l'oxydation des lipides était plus élevée et celle des glucides était plus faible après qu'avant l'entraînement. Toutefois, suite à l'ingestion de glucose cette différence a disparue et au cours des 60 dernières minutes d'exercice, seule une faible réduction de l'oxydation des lipides a été observée sans modification de l'oxydation totale des glucides. Ces résultats de Krzentowski et al (Krzentowski et al. 1984b) et de l'expérience présentée ici concordent bien et indiquent que l'effet de l'entraînement sur l'oxydation des lipides à une puissance de travail absolue donnée pourrait entièrement disparaître quand la disponibilité des glucides augmente, au moins à une puissance de travail basse. Dans cette situation, à la fois avant et après l'entraînement, l'augmentation de la disponibilité des glucides promeut leur oxydation de la même façon. La contribution de leur

oxydation à la fourniture de l'énergie étant alors importante, l'effet de l'entraînement sur l'utilisation des lipides disparaît.

La figure 8 montre également que, bien que la contribution de l'oxydation du glucose total à la fourniture d'énergie n'a pas été modifiée après la randonnée à ski, les contributions respectives de l'oxydation du glucose libéré par le foie et ; a partir du glycogène musculaire ont été modifiées, tandis que la contribution de l'oxydation du glucose exogène ne l'était pas. Les données concernant l'absence de modification de l'oxydation de glucose exogène sont cohérentes avec les résultats de l'étude transversale de Jeukendrup et al (Jeukendrup et al. 1997) déjà citée. Dans cette étude, la quantité légèrement supérieure de glucose exogène oxydée chez des sujets entraînés (50 vs 40 g au cours de 120 min d'exercice) et son pourcentage de contribution à la fourniture de l'énergie (24 vs 19%) n'étaient pas significativement différents. En revanche, dans l'étude longitudinale réalisée par Krzentowski et al (Krzentowski et al. 1984b) déjà citée, le taux d'oxydation de glucose exogène est largement supérieur à la minute 90 après qu'avant l'entraînement et la quantité totale de glucose exogène oxydée était légèrement mais significativement supérieure (40,3 [2] contre 34,5 [2,9]). Toutefois, ces valeurs comprennent la quantité de glucose exogène oxydé non seulement pendant les 90 min de l'exercice mais également au cours des 90 minutes de récupération. Quant à l'effet de l'entraînement sur l'oxydation du glucose du plasma, du glucose libéré par le foie et du glucose libéré par le glycogène musculaire, il ne semble pas y avoir de données disponibles dans la littérature. Dans la présente étude, à l'issue de 20 jours d'exercice soutenu à faible puissance de travail, le taux d'oxydation du glucose du plasma n'a pas été significativement modifié, tandis que celui du glucose libéré par le foie a été diminué et celui libéré du glycogène musculaire a été augmenté. Ces modifications des sources de glucose endogènes utilisées suite à la randonnée à ski pourraient être dues à de nombreux facteurs, parmi lesquels, d'une part une augmentation des réserves de glycogène musculaire qui sont connus pour favoriser l'oxydation du glycogène musculaire lors de l'exercice, et, par ailleurs une augmentation de la sensibilité à l'insuline qui pourrait se traduire par une inhibition de la libération de glucose du foie. Dans la présente étude ce phénomène pourrait être suspecté sur la base de la plus faible concentration d'insuline avant et pendant l'exercice après la

randonnée à ski, en dépit de l'ingestion de la même quantité de glucose et de la même glycémie.

## Bibliographie :

Achten J, Jentjens RL, Brouns F, Jeukendrup AE (2007) Exogenous oxidation of isomaltulose is lower than that of sucrose during exercise in men. *J Nutr* 137: 1143-1148

Achten J, Jeukendrup AE (2004) Optimizing fat oxidation through exercise and diet. *Nutrition* 20: 716-727

Achten J, Venables MC, Jeukendrup AE (2003) Fat oxidation rates are higher during running compared with cycling over a wide range of intensities. *Metabolism* 52: 747-752

Ainslie PN, Abbas K, Campbell IT, Frayn KN, Harvie M, Keegan MA, MacLaren DP, Macdonald IA, Paramesh K, Reilly T (2002a) Metabolic and appetite responses to prolonged walking under three isoenergetic diets. *J Appl Physiol* 92: 2061-2070

Ainslie PN, Campbell IT, Frayn KN, Humphreys SM, MacLaren DP, Reilly T (2002b) Physiological and metabolic responses to a hill walk. *J Appl Physiol* 92: 179-187

Ainslie PN, Campbell IT, Frayn KN, Humphreys SM, MacLaren DP, Reilly T, Westerterp KR (2002c) Energy balance, metabolism, hydration, and performance during strenuous hill walking: the effect of age. *J Appl Physiol* 93: 714-723

Ainslie PN, Campbell IT, Lambert JP, MacLaren DP, Reilly T (2005) Physiological and metabolic aspects of very prolonged exercise with particular reference to hill walking. *Sports Med* 35: 619-647

Bigard AX, Guillemot PY, Chauve JY, Duforez F, Portero P, Guezennec CY (1998) Nutrient intake of elite sailors during a solitary long-distance offshore race. *International journal of sport nutrition* 8: 364-376

Black AE, Coward WA, Cole TJ, Prentice AM (1996) Human energy expenditure in affluent societies: an analysis of 574 doubly-labelled water measurements. *European journal of clinical nutrition* 50: 72-92

Bosch AN, Dennis SC, Noakes TD (1993) Influence of carbohydrate loading on fuel substrate turnover and oxidation during prolonged exercise. *J Appl Physiol* 74: 1921-1927

- Bosch AN, Weltan SM, Dennis SC, Noakes TD (1996) Fuel substrate turnover and oxidation and glycogen sparing with carbohydrate ingestion in non-carbohydrate-loaded cyclists. *Pflugers Arch* 432: 1003-1010
- Branth S, Hambraeus L, Westerterp K, Andersson A, Edsgren R, Mustelin M, Nilsson R (1996) Energy turnover in a sailing crew during offshore racing around the world. *Medicine and science in sports and exercise* 28: 1272-1276
- Brooks GA (1986) The lactate shuttle during exercise and recovery. *Med Sci Sports Exerc* 18: 360-368
- Brooks GA, Mercier J (1994) Balance of carbohydrate and lipid utilization during exercise: the "crossover" concept. *J Appl Physiol* 76: 2253-2261
- Brouns F, Saris WH, Stroecken J, Beckers E, Thijssen R, Rehrer NJ, ten Hoor F (1989) Eating, drinking, and cycling. A controlled Tour de France simulation study, Part I. *International journal of sports medicine* 10 Suppl 1: S32-40
- Burelle Y, Lamoureux M-C, Péronnet F, Massicotte D, Lavoie C, etc. (2006) Comparison of exogenous glucose, fructose and galactose oxidation during exercise using  $^{13}\text{C}$ -labelling. *The British journal of nutrition* (Sous presse)
- Burelle Y, Massicotte D, Lussier M, Lavoie C, Hillaire-Marcel C, Peronnet F (2001) Oxidation of  $[(^{13}\text{C})\text{glycerol}$  ingested along with glucose during prolonged exercise. *J Appl Physiol* 90: 1685-1690
- Burelle Y, Peronnet F, Charpentier S, Lavoie C, Hillaire-Marcel C, Massicotte D (1999) Oxidation of an oral  $^{13}\text{C}$ glucose load at rest and prolonged exercise in trained and sedentary subjects. *J Appl Physiol* 86: 52-60
- Calloway DH, Odell AC, Margen S (1971) Sweat and miscellaneous nitrogen losses in human balance studies. *J Nutr* 101: 775-786
- Caron A, Lavoie C, Peronnet F, Hillaire-Marcel C, Massicotte D (2004) Oxidation of  $^{13}\text{C}$ glucose ingested before and/or during prolonged exercise. *Eur J Appl Physiol* 91: 217-223
- Carraro F, Stuart CA, Hartl WH, Rosenblatt J, Wolfe RR (1990) Effect of exercise and recovery on muscle protein synthesis in human subjects. *Am J Physiol* 259: E470-476
- Castellani JW, Delany JP, O'Brien C, Hoyt RW, Santee WR, Young AJ (2006) Energy expenditure in men and women during 54 h of exercise and caloric deprivation. *Medicine and science in sports and exercise* 38: 894-900

- Conlee RK (1987) Muscle glycogen and exercise endurance: a twenty-year perspective. *Exerc Sport Sci Rev* 15: 1-28
- Coward WA (1998) Contributions of the doubly labeled water method to studies of energy balance in the Third World. *Am J Clin Nutr* 68: 962S-969S
- Coyle EF (1992) Carbohydrate feeding during exercise. *International journal of sports medicine* 13 Suppl 1: S126-128
- Coyle EF (1995) Substrate utilization during exercise in active people. *Am J Clin Nutr* 61: 968S-979S
- Coyle EF (2000) Physical activity as a metabolic stressor. *Am J Clin Nutr* 72: 512S-520S
- Coyle EF (2004) Fluid and fuel intake during exercise. *J Sports Sci* 22: 39-55
- Coyle EF, Coggan AR, Hemmert MK, Ivy JL (1986) Muscle glycogen utilization during prolonged strenuous exercise when fed carbohydrate. *J Appl Physiol* 61: 165-172
- Coyle EF, Coggan AR, Hemmert MK, Lowe RC, Walters TJ (1985) Substrate usage during prolonged exercise following a preexercise meal. *J Appl Physiol* 59: 429-433
- da Rocha EE, Alves VG, da Fonseca RB (2006) Indirect calorimetry: methodology, instruments and clinical application. *Curr Opin Clin Nutr Metab Care* 9: 247-256
- Decombaz J, Arnaud MJ, Milon H, Moesch H, Philippossian G, Thelin AL, Howald H (1983) Energy metabolism of medium-chain triglycerides versus carbohydrates during exercise. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 52: 9-14
- Decombaz J, Schmitt B, Ith M, Decarli B, Diem P, Kreis R, Hoppeler H, Boesch C (2001) Postexercise fat intake repletes intramyocellular lipids but no faster in trained than in sedentary subjects. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 281: R760-769
- DeLany JP, Schoeller DA, Hoyt RW, Askew EW, Sharp MA (1989) Field use of D2 18O to measure energy expenditure of soldiers at different energy intakes. *J Appl Physiol* 67: 1922-1929
- Derman KD, Hawley JA, Noakes TD, Dennis SC (1996) Fuel kinetics during intense running and cycling when fed carbohydrate. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 74: 36-43

- di Prampero PE (1985) *La Locomozione Umana Su terra in Acqua*, in Aria Fatti E Teorie. edi-ermes, Milano
- Ebine N, Feng JY, Homma M, Saitoh S, Jones PJ (2000) Total energy expenditure of elite synchronized swimmers measured by the doubly labeled water method. *Eur J Appl Physiol* 83: 1-6
- Ebine N, Rafamantanantsoa HH, Nayuki Y, Yamanaka K, Tashima K, Ono T, Saitoh S, Jones PJ (2002) Measurement of total energy expenditure by the doubly labelled water method in professional soccer players. *J Sports Sci* 20: 391-397
- Edholm OG, Adam JM, Healy MJ, Wolff HS, Goldsmith R, Best TW (1970) Food intake and energy expenditure of army recruits. *The British journal of nutrition* 24: 1091-1107
- Edwards JE, Lindeman AK, Mikesky AE, Stager JM (1993) Energy balance in highly trained female endurance runners. *Medicine and science in sports and exercise* 25: 1398-1404
- Eisenmann JC, Wickel EE (2007) Estimated energy expenditure and physical activity patterns of adolescent distance runners. *International journal of sport nutrition and exercise metabolism* 17: 178-188
- Engels HJ, Haymes EM (1992) Effects of caffeine ingestion on metabolic responses to prolonged walking in sedentary males. *International journal of sport nutrition* 2: 386-396
- Fogelholm (1991a) Nutritional evaluation of a sailing crew during a transatlantic race. *Scand J Med Sci Sports* 1: 99-103
- Fogelholm GM (1991b) Nutritional evaluation of a sailing crew during a transatlantic race. *Scand J Med Sci Sports* 1: 99-103
- Forbes-Ewan CH, Morrissey BL, Gregg GC, Waters DR (1989) Use of doubly labeled water technique in soldiers training for jungle warfare. *J Appl Physiol* 67: 14-18
- Friedl KE, DeWinne CM, Taylor RL (1987) The use of the Durnin-Womersley generalized equations for body fat estimation and their impact on the Army Weight Control Program. *Mil Med* 152: 150-155
- Frykman PN, Harman EA, Opstad PK, Hoyt RW, DeLany JP, Friedl KE (2003) Effects of a 3-month endurance event on physical performance and body composition: the G2 trans-Greenland expedition. *Wilderness Environ Med* 14: 240-248



- Gabel KA, Aldous A, Edgington C (1995) Dietary intake of two elite male cyclists during 10-day, 2,050-mile ride. *International journal of sport nutrition* 5: 56-61
- Galloway SD, Wootton SA, Murphy JL, Maughan RJ (2001) Exogenous carbohydrate oxidation from drinks ingested during prolonged exercise in a cold environment in humans. *J Appl Physiol* 91: 654-660
- Garcin M, Cravic JY, Vandewalle H, Monod H (1996) Physiological strains while pushing or hauling. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 72: 478-482
- Gautier JF, Pirnay F, Jandrain B, Lacroix M, Mosora F, Scheen AJ, Lefebvre PJ (1993) Endogenous substrate oxidation during exercise and variations in breath  $^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$ . *J Appl Physiol* 74: 133-138
- Graham T (1995) Skeletal muscle aminoacid metabolism and ammonia production during exercise à compléter
- Greenhaff PL, McCormick K, Maughan RJ (1987) The metabolic response to prolonged walking in fed and fasted men. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 56: 115-119
- Haisman MF (1972) Energy expenditure of soldiers in a warm humid climate. *The British journal of nutrition* 27: 375-381
- Hargreaves M (1995) Skeletal muscle carbohydrate metabolism during exercise. In: compléter à (ed)
- Hargreaves M, Hawley JA, Jeukendrup A (2004) Pre-exercise carbohydrate and fat ingestion: effects on metabolism and performance. *J Sports Sci* 22: 31-38
- Hawley JA, Dennis SC, Noakes TD (1992) Oxidation of carbohydrate ingested during prolonged endurance exercise. *Sports Med* 14: 27-42
- Heini AF, Minghelli G, Diaz E, Prentice AM, Schutz Y (1996) Free-living energy expenditure assessed by two different methods in rural Gambian men. *European journal of clinical nutrition* 50: 284-289
- Henriksson J (1995) Muscle fuel selection: effect of exercise and training. *Proc Nutr Soc* 54: 125-138
- Hill RJ, Davies PS (2001) Energy expenditure during 2 wk of an ultra-endurance run around Australia. *Medicine and science in sports and exercise* 33: 148-151
- Hill RJ, Davies PS (2002) Energy intake and energy expenditure in elite lightweight female rowers. *Medicine and science in sports and exercise* 34: 1823-1829

- Hoyt RW, Jones TE, Baker-Fulco CJ, Schoeller DA, Schoene RB, Schwartz RS, Askew EW, Cymerman A (1994) Doubly labeled water measurement of human energy expenditure during exercise at high altitude. *The American journal of physiology* 266: R966-971
- Hoyt RW, Jones TE, Stein TP, McAninch GW, Lieberman HR, Askew EW, Cymerman A (1991) Doubly labeled water measurement of human energy expenditure during strenuous exercise. *J Appl Physiol* 71: 16-22
- Hoyt RW, Opstad PK, Haugen AH, DeLany JP, Cymerman A, Friedl KE (2006) Negative energy balance in male and female rangers: effects of 7 d of sustained exercise and food deprivation. *The American journal of clinical nutrition* 83: 1068-1075
- Hultman E (1995) Fuel selection, muscle fibre. *Proc Nutr Soc* 54: 107-121
- Ide K, Schmalbruch IK, Quistorff B, Horn A, Secher NH (2000) Lactate, glucose and O<sub>2</sub> uptake in human brain during recovery from maximal exercise. *J Physiol* 522 Pt 1: 159-164
- Jentjens RL, Wagenmakers AJ, Jeukendrup AE (2002) Heat stress increases muscle glycogen use but reduces the oxidation of ingested carbohydrates during exercise. *J Appl Physiol* 92: 1562-1572
- Jeukendrup A, Gleeson M (2005) Sport nutrition: An introduction to energy production and performance. Human Kinetics, Champaign, IL
- Jeukendrup AE (1999) Dietary fat and physical performance. *Curr Opin Clin Nutr Metab Care* 2: 521-526
- Jeukendrup AE (2004) Carbohydrate intake during exercise and performance. *Nutrition* 20: 669-677
- Jeukendrup AE, Aldred S (2004) Fat supplementation, health, and endurance performance. *Nutrition* 20: 678-688
- Jeukendrup AE, Currell K (2005) Should time trial performance be predicted from three serial time-to-exhaustion tests? *Medicine and science in sports and exercise* 37: 1820; author reply 1821
- Jeukendrup AE, Jentjens R (2000) Oxidation of carbohydrate feedings during prolonged exercise: current thoughts, guidelines and directions for future research. *Sports Med* 29: 407-424

- Jeukendrup AE, Jentjens RL, Moseley L (2005) Nutritional considerations in triathlon. *Sports Med* 35: 163-181
- Jeukendrup AE, Martin J (2001) Improving cycling performance: how should we spend our time and money. *Sports Med* 31: 559-569
- Jeukendrup AE, Mensink M, Saris WH, Wagenmakers AJ (1997) Exogenous glucose oxidation during exercise in endurance-trained and untrained subjects. *J Appl Physiol* 82: 835-840
- Jeukendrup AE, Saris WH, Schrauwen P, Brouns F, Wagenmakers AJ (1995) Metabolic availability of medium-chain triglycerides coingested with carbohydrates during prolonged exercise. *J Appl Physiol* 79: 756-762
- Jeukendrup AE, Saris WH, Wagenmakers AJ (1998a) Fat metabolism during exercise: a review--part II: regulation of metabolism and the effects of training. *International journal of sports medicine* 19: 293-302
- Jeukendrup AE, Saris WH, Wagenmakers AJ (1998b) Fat metabolism during exercise: a review. Part I: fatty acid mobilization and muscle metabolism. *International journal of sports medicine* 19: 231-244
- Jeukendrup AE, Wallis GA (2005) Measurement of substrate oxidation during exercise by means of gas exchange measurements. *International journal of sports medicine* 26 Suppl 1: S28-37
- Jones PJ, Jacobs I, Morris A, Ducharme MB (1993) Adequacy of food rations in soldiers during an arctic exercise measured by doubly labeled water. *J Appl Physiol* 75: 1790-1797
- Jones PJ, Leitch CA (1993) Validation of doubly labeled water for measurement of caloric expenditure in collegiate swimmers. *J Appl Physiol* 74: 2909-2914
- Juhani I, Pekka S, Timo A (1986) Strain while skiing and hauling a sledge or carrying a backpack. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 55: 597-603
- Kajiser L, Berglund B (1992) Myocardial lactate extraction and release at rest and during heavy exercise in healthy men. *Acta Physiol Scand* 144: 39-45
- Kashiwazaki H, Dejima Y, Orias-Rivera J, Coward WA (1995) Energy expenditure determined by the doubly labeled water method in Bolivian Aymara living in a high altitude agropastoral community. *The American journal of clinical nutrition* 62: 901-910

- Kiens B (2006) Skeletal muscle lipid metabolism in exercise and insulin resistance. *Physiological reviews* 86: 205-243
- Kim JY, van de Wall E, Laplante M, Azzara A, Trujillo ME, Hofmann SM, Schraw T, Durand JL, Li H, Li G, Jelicks LA, Mehler MF, Hui DY, Deshaies Y, Shulman GI, Schwartz GJ, Scherer PE (2007) Obesity-associated improvements in metabolic profile through expansion of adipose tissue. *J Clin Invest*
- Kjaer M (1995) Hepatic fuel metabolism during exercise. In: compléter à (ed)
- Korach-Andre M, Burelle Y, Peronnet F, Massicotte D, Lavoie C, Hillaire-Marcel C (2002) Differential metabolic fate of the carbon skeleton and amino-N of [13C]alanine and [15N]alanine ingested during prolonged exercise. *J Appl Physiol* 93: 499-504
- Krssak M, Petersen KF, Bergeron R, Price T, Laurent D, Rothman DL, Roden M, Shulman GI (2000) Intramuscular glycogen and intramyocellular lipid utilization during prolonged exercise and recovery in man: a 13C and 1H nuclear magnetic resonance spectroscopy study. *J Clin Endocrinol Metab* 85: 748-754
- Krzentowski G, Jandrain B, Pirnay F, Mosora F, Lacroix M, Luyckx AS, Lefebvre PJ (1984a) Availability of glucose given orally during exercise. *J Appl Physiol* 56: 315-320
- Krzentowski G, Pirnay F, Luyckx AS, Lacroix M, Mosora F, Lefebvre PJ (1984b) Effect of physical training on utilization of a glucose load given orally during exercise. *Am J Physiol* 246: E412-417
- Lefebvre PJ (1985) From plant physiology to human metabolic investigations. *Diabetologia* 28: 255-263
- Leijssen DP, Saris WH, Jeukendrup AE, Wagenmakers AJ (1995) Oxidation of exogenous [13C]galactose and [13C]glucose during exercise. *J Appl Physiol* 79: 720-725
- Lifson N (1966) Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance. *J Theor Biol* 12: 46-74
- Lifson N, Gordon GB, Mc CR (1955) Measurement of total carbon dioxide production by means of D2O18. *J Appl Physiol* 7: 704-710
- Lifson N, Little WS, Levitt DG, Henderson RM (1975) D2 18O (deuterium oxide) method for CO2 output in small mammals and economic feasibility in man. *J Appl Physiol* 39: 657-664

- Lindholm A (1995) What determines fuel selection in relation to exercise? *Proc Nutr Soc* 54: 275-282
- Livesey G, Elia M (1988) Estimation of energy expenditure, net carbohydrate utilization, and net fat oxidation and synthesis by indirect calorimetry: evaluation of errors with special reference to the detailed composition of fuels. *Am J Clin Nutr* 47: 608-628
- Martin MK, Martin DT, Collier GR, Burke LM (2002) Voluntary food intake by elite female cyclists during training and racing: influence of daily energy expenditure and body composition. *International journal of sport nutrition and exercise metabolism* 12: 249-267
- Martin PE, Rothstein DE, Larish DD (1992) Effects of age and physical activity status on the speed-aerobic demand relationship of walking. *J Appl Physiol* 73: 200-206
- Massicotte D, Peronnet F, Adopo E, Brisson GR, Hillaire-Marcel C (1994) Effect of metabolic rate on the oxidation of ingested glucose and fructose during exercise. *Int J Sports Med* 15: 177-180
- Massicotte D, Peronnet F, Brisson GR, Hillaire-Marcel C (1992) Oxidation of exogenous medium-chain free fatty acids during prolonged exercise: comparison with glucose. *J Appl Physiol* 73: 1334-1339
- Massicotte D, Péronnet F, Bronsard E, Hillaire-Marcel C (1996) Comparaison de l'oxydation de glucose, d'un mélange de glucose et de fructose, et de saccharose ingérés en bolus ou en doses fractionnées au cours de l'exercice. *Sciences et Sports* 1: 233-242
- Massicotte D, Scotto A, Peronnet F, M'Kaouar H, Milot M, Lavoie C (2006) Metabolic fate of a large amount of <sup>13</sup>C-glycerol ingested during prolonged exercise. *Eur J Appl Physiol* 96: 322-329
- McConell G, Fabris S, Proietto J, Hargreaves M (1994) Effect of carbohydrate ingestion on glucose kinetics during exercise. *J Appl Physiol* 77: 1537-1541
- Mudambo KS, Scrimgeour CM, Rennie MJ (1997) Adequacy of food rations in soldiers during exercise in hot, day-time conditions assessed by doubly labelled water and energy balance methods. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 76: 346-351
- Nilsson LH (1973) Liver glycogen content in man in the postabsorptive state. *Scand J Clin Lab Invest* 32: 317-323

- Nilsson LH, Hultman E (1973) Liver glycogen in man--the effect of total starvation or a carbohydrate-poor diet followed by carbohydrate refeeding. *Scand J Clin Lab Invest* 32: 325-330
- Nilsson LH, Hultman E (1974) Liver and muscle glycogen in man after glucose and fructose infusion. *Scand J Clin Lab Invest* 33: 5-10
- Nuutila P, Kalliokoski K (2000) Use of positron emission tomography in the assessment of skeletal muscle and tendon metabolism and perfusion. *Scand J Med Sci Sports* 10: 346-350
- Pallikarakis N, Sphiris N, Lefebvre P (1991) Influence of the bicarbonate pool and on the occurrence of  $^{13}\text{CO}_2$  in exhaled air. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 63: 179-183
- Passmore R, Durnin JV (1955) Human energy expenditure. *Physiological reviews* 35: 801-840
- Peronnet F, Adopo E, Massicotte D, Hillaire-Marcel C (1992) Exogenous substrate oxidation during exercise: studies using isotopic labelling. *Int J Sports Med* 13 Suppl 1: S123-125
- Péronnet F, Bourdon É (2007) Exercice physique. *Traité de nutrition artificielle de l'adulte*. Springer, pp. 499-517
- Peronnet F, Burelle Y, Massicotte D, Lavoie C, Hillaire-Marcel C (1997) Respective oxidation of  $^{13}\text{C}$ -labeled lactate and glucose ingested simultaneously during exercise. *J Appl Physiol* 82: 440-446
- Peronnet F, Massicotte D (1991) Table of nonprotein respiratory quotient: an update. *Can J Sport Sci* 16: 23-29
- Peronnet F, Massicotte D, Brisson G, Hillaire-Marcel C (1990) Use of  $^{13}\text{C}$  substrates for metabolic studies in exercise: methodological considerations. *J Appl Physiol* 69: 1047-1052
- Peronnet F, Rheume N, Lavoie C, Hillaire-Marcel C, Massicotte D (1998) Oral [ $^{13}\text{C}$ ]glucose oxidation during prolonged exercise after high- and low-carbohydrate diets. *J Appl Physiol* 85: 723-730
- Perseghin G, Lattuada G, De Cobelli F, Ragona F, Ntali G, Esposito A, Belloni E, Canu T, Terruzzi I, Scifo P, Del Maschio A, Luzi L (2007) Habitual physical activity is associated with intrahepatic fat content in humans. *Diabetes Care* 30: 683-688

- Pirnay F (1995) *Sciences et sports* 10: 123
- Pirnay F, Crielaard JM, Pallikarakis N, Lacroix M, Mosora F, Krzentowski G, Luyckx AS, Lefebvre PJ (1982) Fate of exogenous glucose during exercise of different intensities in humans. *J Appl Physiol* 53: 1620-1624
- Pollack.H (1944) calories expended in military activities. *USMedDepBull* 74: 110-114
- Price TB, Rothman DL, Shulman RG (1999) NMR of glycogen in exercise. *Proc Nutr Soc* 58: 851-859
- Pulfrey SM, Jones PJ (1996) Energy expenditure and requirement while climbing above 6,000 m. *J Appl Physiol* 81: 1306-1311
- Ravussin E, Pahud P, Dorner A, Arnaud MJ, Jequier E (1979) Substrate utilization during prolonged exercise preceded by ingestion of <sup>13</sup>C-glucose in glycogen depleted and control subjects. *Pflugers Arch* 382: 197-202
- Ravussin E, Pahud P, Thelin-Doerner A, Arnaud MJ, Jequier E (1980) Substrate utilization during prolonged exercise after ingestion of <sup>13</sup>C-glucose in obese and control subjects. *Int J Obes* 4: 235-242
- Rehrer NJ (2001) Fluid and electrolyte balance in ultra-endurance sport. *Sports Med* 31: 701-715
- Reilly T, Thomas V (1979) Estimated daily energy expenditures of professional association footballers. *Ergonomics* 22: 541-548
- Rennie MJ (1996) Influence of exercise on protein and amino acid metabolism. In: Rowell (ed) *Handbook*
- Rennie MJ, Bohe J, Smith K, Wackerhage H, Greenhaff P (2006) Branched-chain amino acids as fuels and anabolic signals in human muscle. *J Nutr* 136: 264S-268S
- Rennie MJ, Tipton KD (2000) Protein and amino acid metabolism during and after exercise and the effects of nutrition. *Annu Rev Nutr* 20: 457-483
- Richter EA (1996) Glucose utilization. *Handbook*
- Rico-Sanz J, Frontera WR, Mole PA, Rivera MA, Rivera-Brown A, Meredith CN (1998) Dietary and performance assessment of elite soccer players during a period of intense training. *International journal of sport nutrition* 8: 230-240

- Rico-Sanz J, Zehnder M, Buchli R, Dambach M, Boutellier U (1999) Muscle glycogen degradation during simulation of a fatiguing soccer match in elite soccer players examined noninvasively by  $^{13}\text{C}$ -MRS. *Medicine and science in sports and exercise* 31: 1587-1593
- Riddell MC, Bar-Or O, Hollidge-Horvat M, Schwarcz HP, Heigenhauser GJ (2000) Glucose ingestion and substrate utilization during exercise in boys with IDDM. *J Appl Physiol* 88: 1239-1246
- Riddell MC, Bar-Or O, Wilk B, Parolin ML, Heigenhauser GJ (2001) Substrate utilization during exercise with glucose and glucose plus fructose ingestion in boys ages 10--14 yr. *J Appl Physiol* 90: 903-911
- Romijn JA, Coyle EF, Sidossis LS, Gastaldelli A, Horowitz JF, Enderit E, Wolfe RR (1993) Regulation of endogenous fat and carbohydrate metabolism in relation to exercise intensity and duration. *Am J Physiol* 265: E380-391
- Romijn JA, Coyle EF, Sidossis LS, Rosenblatt J, Wolfe RR (2000) Substrate metabolism during different exercise intensities in endurance-trained women. *J Appl Physiol* 88: 1707-1714
- Ruby BC, Shriver TC, Zderic TW, Sharkey BJ, Burks C, Tysk S (2002) Total energy expenditure during arduous wildfire suppression. *Medicine and science in sports and exercise* 34: 1048-1054
- Ruzzin J, Peronnet F, Tremblay J, Massicotte D, Lavoie C (2003) Breath [ $^{13}\text{CO}_2$ ] recovery from an oral glucose load during exercise: comparison between [U- $^{13}\text{C}$ ] and [1,2- $^{13}\text{C}$ ]glucose. *J Appl Physiol* 95: 477-482
- Saris WH, van Erp-Baart MA, Brouns F, Westerterp KR, ten Hoor F (1989) Study on food intake and energy expenditure during extreme sustained exercise: the Tour de France. *International journal of sports medicine* 10 Suppl 1: S26-31
- Satabin P, Portero P, Defer G, Bricout J, Guezennec CY (1987) Metabolic and hormonal responses to lipid and carbohydrate diets during exercise in man. *Medicine and science in sports and exercise* 19: 218-223
- Savage DB, Petersen KF, Shulman GI (2007) Disordered lipid metabolism and the pathogenesis of insulin resistance. *Physiological reviews* 87: 507-520
- Schoeller DA (1999) Recent advances from application of doubly labeled water to measurement of human energy expenditure. *J Nutr* 129: 1765-1768



- Schoeller DA, Hnilicka JM (1996) Reliability of the doubly labeled water method for the measurement of total daily energy expenditure in free-living subjects. *J Nutr* 126: 348S-354S
- Shetty PS, Henry CJ, Black AE, Prentice AM (1996) Energy requirements of adults: an update on basal metabolic rates (BMRs) and physical activity levels (PALs). *European journal of clinical nutrition* 50 Suppl 1: S11-23
- Shulman RG, Rothman DL, Price TB (1996) Nuclear magnetic resonance studies of muscle and applications to exercise and diabetes. *Diabetes* 45 Suppl 1: S93-98
- Singh J, Prentice AM, Diaz E, Coward WA, Ashford J, Sawyer M, Whitehead RG (1989) Energy expenditure of Gambian women during peak agricultural activity measured by the doubly-labelled water method. *The British journal of nutrition* 62: 315-329
- Sjodin AM, Andersson AB, Hogberg JM, Westerterp KR (1994) Energy balance in cross-country skiers: a study using doubly labeled water. *Medicine and science in sports and exercise* 26: 720-724
- Speakman JR (1998) The history and theory of the doubly labeled water technique. *Am J Clin Nutr* 68: 932S-938S
- Stroud MA, Coward WA, Sawyer MB (1993) Measurements of energy expenditure using isotope-labelled water ( $2\text{H}_2(18)\text{O}$ ) during an Arctic expedition. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 67: 375-379
- Stroud MA, Ritz P, Coward WA, Sawyer MB, Constantin-Teodosiu D, Greenhaff PL, Macdonald IA (1997) Energy expenditure using isotope-labelled water ( $2\text{H}_218\text{O}$ ), exercise performance, skeletal muscle enzyme activities and plasma biochemical parameters in humans during 95 days of endurance exercise with inadequate energy intake. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 76: 243-252
- Tappy L, Paquot N, Tounian P, Schneiter P, Jequier E (1995) Assessment of glucose metabolism in humans with the simultaneous use of indirect calorimetry and tracer techniques. *Clin Physiol* 15: 1-12
- Tarnopolsky MA (2000a) Gender differences in metabolism; nutrition and supplements. *J Sci Med Sport* 3: 287-298
- Tarnopolsky MA (2000b) Gender differences in substrate metabolism during endurance exercise. *Can J Appl Physiol* 25: 312-327

- Tipton KD, Witard OC (2007) Protein requirements and recommendations for athletes: relevance of ivory tower arguments for practical recommendations. *Clin Sports Med* 26: 17-36
- Trimmer JK, Casazza GA, Horning MA, Brooks GA (2001) Recovery of  $(13)\text{CO}_2$  during rest and exercise after  $[1-(13)\text{C}]\text{acetate}$ ,  $[2-(13)\text{C}]\text{acetate}$ , and  $\text{NaH}(13)\text{CO}_3$  infusions. *Am J Physiol Endocrinol Metab* 281: E683-692
- Tsintzas K, Williams C (1998) Human muscle glycogen metabolism during exercise. Effect of carbohydrate supplementation. *Sports Med* 25: 7-23
- Van Hall G, Jensen-Urstad M, Rosdahl H, Holmberg HC, Saltin B, Calbet JA (2003) Leg and arm lactate and substrate kinetics during exercise. *Am J Physiol Endocrinol Metab* 284: E193-205
- van Loon LJ, Greenhaff PL, Constantin-Teodosiu D, Saris WH, Wagenmakers AJ (2001) The effects of increasing exercise intensity on muscle fuel utilisation in humans. *J Physiol* 536: 295-304
- van Loon LJ, Jeukendrup AE, Saris WH, Wagenmakers AJ (1999) Effect of training status on fuel selection during submaximal exercise with glucose ingestion. *J Appl Physiol* 87: 1413-1420
- van Loon LJ, Oosterlaar AM, Hartgens F, Hesselink MK, Snow RJ, Wagenmakers AJ (2003) Effects of creatine loading and prolonged creatine supplementation on body composition, fuel selection, sprint and endurance performance in humans. *Clin Sci (Lond)* 104: 153-162
- Venables MC, Achten J, Jeukendrup AE (2005) Determinants of fat oxidation during exercise in healthy men and women: a cross-sectional study. *J Appl Physiol* 98: 160-167
- Webb P, Saris WH, Schoffelen PF, Van Ingen Schenau GJ, Ten Hoor F (1988) The work of walking: a calorimetric study. *Med Sci Sports Exerc* 20: 331-337
- Weller AS, Millard CE, Greenhaff PL, Macdonald IA (1998) The influence of cold stress and a 36-h fast on the physiological responses to prolonged intermittent walking in man. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 77: 217-223
- Weller AS, Millard CE, Stroud MA, Greenhaff PL, Macdonald IA (1997a) Physiological responses to a cold, wet, and windy environment during prolonged intermittent walking. *The American journal of physiology* 272: R226-233

- Weller AS, Millard CE, Stroud MA, Greenhaff PL, Macdonald IA (1997b) Physiological responses to cold stress during prolonged intermittent low- and high-intensity walking. *The American journal of physiology* 272: R2025-2033
- Westerterp KR, Kayser B, Brouns F, Herry JP, Saris WH (1992) Energy expenditure climbing Mt. Everest. *J Appl Physiol* 73: 1815-1819
- Westerterp KR, Kayser B, Wouters L, Le Trong JL, Richalet JP (1994) Energy balance at high altitude of 6,542 m. *J Appl Physiol* 77: 862-866
- Westerterp KR, Saris WH, van Es M, ten Hoor F (1986) Use of the doubly labeled water technique in humans during heavy sustained exercise. *J Appl Physiol* 61: 2162-2167
- Willis WT, Ganley KJ, Herman RM (2005) Fuel oxidation during human walking. *Metabolism* 54: 793-799
- Yao M, McCrory MA, Ma G, Li Y, Dolnikowski GG, Roberts SB (2002) Energy requirements of urban Chinese adults with manual or sedentary occupations, determined using the doubly labeled water method. *European journal of clinical nutrition* 56: 575-584
- Yki-Jarvinen H (2005) Fat in the liver and insulin resistance. *Ann Med* 37: 347-356