

Université de Montréal

**Méta-analyse sur l'oxydation du glucose exogène et sa
contribution à la fourniture d'énergie au cours de
l'exercice prolongé**

par Mélanie Paradis

Département de kinésiologie
[Nom de la Faculté]

Mémoire présenté
en vue de l'obtention du grade de Maîtrise (M.Sc.)
en sciences de l'activité physique
option physiologie de l'exercice

Avril 2016

© Mélanie Paradis, 2016

Résumé

L'utilisation du glucose exogène est un déterminant de la performance sportive, particulièrement lors d'épreuves de plus d'une heure. Les caractéristiques des sujets, les conditions d'exercice et d'ingestion du glucose sont tous des facteurs pouvant affecter l'oxydation de glucose exogène (OGE). De plus, la co-ingestion d'autres substrats et l'environnement dans lequel l'activité est pratiquée peuvent également avoir un impact sur l'OGE et sa contribution à la fourniture d'énergie.

Il est souvent difficile, voire impossible, de comparer les résultats des études qui ont examiné l'OGE due au manque d'uniformité dans la méthodologie. Afin de clarifier l'effet de ces facteurs sur le taux d'OGE, ainsi que sa contribution à la fourniture d'énergie lors de l'exercice prolongé, une revue de littérature et une méta-analyse ont été effectuées. Le sexe, l'âge, la masse corporelle, le VO_2 max des participants, le moment d'ingestion, le taux d'ingestion, la concentration de la solution, la puissance absolue et relative de l'exercice, et la durée de l'exercice ont été utilisés comme modérateurs.

Les facteurs pouvant influencer le taux d'OGE et sa contribution à la fourniture d'énergie pendant l'exercice prolongé rapportés dans cette méta-analyse confirment une relation dose-réponse curvilinéaire. D'autres facteurs, tels le VO_2 et le % VO_2 max de l'exercice, ainsi que le moment d'ingestion, permettent également d'expliquer la relation observée dans le taux d'oxydation exogène et sa contribution à la fourniture d'énergie. La grande majorité des études ayant été effectuées sur une population restreinte (hommes sportifs ou en santé, âgés entre 20 et 30 ans), davantage de travaux sont nécessaires chez les femmes et les sujets d'âge et de masse corporelle différents afin d'éviter les biais d'interprétation dus à au sexe ou aux caractéristiques physiques. Les résultats de cette méta-analyse pourront aider à améliorer les recommandations sur l'ingestion de glucides au cours de l'exercice prolongé.

Mots-clés : sélection des substrats, isotope du carbone, traçage isotopique, calorimétrie indirecte respiratoire

Abstract

Exogenous glucose oxidation is a determinant of sports performance especially in activities lasting over 1 hour. Many factors concerning the subjects, the substrate and the exercise itself could influence the capacity of the human body to oxidize exogenous glucose. Furthermore, the co-ingestion of other substrates, as well as the environment in which the activity is performed, could also influence the rate of exogenous glucose oxidation (EGO) and its contribution to the energy yield.

The lack of uniformity in methodologies used to investigate EGO makes it very difficult, and in some cases even impossible, to make direct comparisons between study results. In an attempt to shed some light on the impact of those various factors on the rate of EGO and its contribution to the energy yield, the literature was reviewed and a meta-analysis was done. The sex, age, body mass, VO_2 max, timing of ingestion, rate of ingestion, solution concentration, exercise's absolute and relative intensity, and exercise duration were used as moderators.

Many factors can contribute to EGO and its contribution to the energy yield and the results from this meta-analysis confirm a dose-response relationship. Additional factors, such as exercise VO_2 or % VO_2 max, and ingestion timing also have a significant effect. Further studies might be needed with women and subjects with different age and body mass to avoid bias due to an unbalanced number of studies when comparing subject characteristics. These results should help improve nutritional recommendations for carbohydrate ingestion during prolonged exercise.

Keywords : fuel selection, oxidation, substrate utilization, carbon 13, carbon 14, carbon isotopes, labeled carbon, exercise

Table des matières

RÉSUMÉ	I
ABSTRACT	II
TABLE DES MATIÈRES	III
LISTE DES TABLEAUX	V
LISTE DES FIGURES	VI
LISTE DES SIGLES	VIII
LISTE DES ABRÉVIATIONS	IX
CHAPITRE 1 : INTRODUCTION	1
CHAPITRE 2 : MÉTHODOLOGIE DU TRAÇAGE AU CARBONE-13	3
2.1 REVUE HISTORIQUE	3
2.2 SURVOL DES PRINCIPES DE BASES	4
CHAPITRE 3 : FACTEURS POUVANT AFFECTER L'OXYDATION DU GLUCOSE EXOGÈNE À L'EXERCICE	6
3.1 LES CARACTÉRISTIQUES DES SUJETS.....	7
3.1.1 <i>Le sexe</i>	7
3.1.2 <i>L'âge</i>	13
3.1.3 <i>La masse corporelle</i>	17
3.1.4 <i>L'état nutritionnel</i>	22
3.2 LES CARACTÉRISTIQUES DE LA BOISSON ET DES MODALITÉS D'INGESTION	23
3.2.1 <i>Le moment d'ingestion</i>	23
3.2.2 <i>La concentration de glucose de la solution</i>	25
3.2.3 <i>Le taux d'ingestion</i>	28
3.3 LES CARACTÉRISTIQUES DE L'EXERCICE	32
3.3.1 <i>Effet de la puissance de travail</i>	32
3.4 AUTRES FACTEURS INFLUENÇANT L'OXYDATION DES GLUCIDES EXOGÈNES.....	35
3.4.1 <i>L'effet de la co-ingestion d'autres substrats sur l'oxydation exogène du glucose</i>	35
3.4.2 <i>Les facteurs environnementaux</i>	40

CHAPITRE 4 : RECOMMANDATIONS NUTRITIONNELLES	41
CHAPITRE 5 : MÉTA-ANALYSE.....	46
EXOGENOUS GLUCOSE OXIDATION AND ITS CONTRIBUTION TO ENERGY YIELD DURING PROLONGED EXERCISE: A META-ANALYSIS	46
OXYDATION DE GLUCOSE EXOGÈNE ET SA CONTRIBUTION À LA FOURNITURE D'ÉNERGIE AU COURS DE L'EXERCICE PROLONGÉ: UNE MÉTA-ANALYSE	46
<i>Mélanie Paradis¹, François Peronnet¹, Laurent Bosquet², Jonathan Tremblay¹.....</i>	<i>46</i>
¹ <i>Department of Kinesiology, University of Montreal, Montreal, Québec, CANADA; ²Faculty of Sport Sciences, Laboratory MOVE (EA 6413), University of Poitiers, Poitiers, France</i>	<i>46</i>
<i>ABSTRACT.....</i>	<i>46</i>
<i>KEYWORDS.....</i>	<i>47</i>
<i>INTRODUCTION.....</i>	<i>47</i>
<i>METHODS.....</i>	<i>48</i>
<i>RESULTS</i>	<i>51</i>
<i>DISCUSSION</i>	<i>59</i>
<i>Acknowledgements.....</i>	<i>69</i>
<i>REFERENCES.....</i>	<i>69</i>
BIBLIOGRAPHIE	I

Liste des tableaux

Tableau 3.2 Tirée de Smith et al. 2010. Performance et amélioration de la puissance développée pendant un contre la montre de 20 km avec ingestion de 15, 30 et 60 g/h de glucose. Les valeurs en minutes et watts sont les moyennes \pm SD.....	30
Tableau 4.1 Tirée de l'ACSM 2016. Extrait du tableau résumant les recommandations sur l'ingestion des glucides par les athlètes.....	45

Liste des figures

- Figure 3.1 Tirée de Wallis et al. 2006. L'oxydation exogène du glucose pendant l'exercice lors de l'essai avec glucose chez les hommes (Males) et les femmes (Females). Les valeurs sont les moyennes \pm SE. 9
- Figure 3.2 Tirée de Wallis et al. 2006. Contribution relative des substrats à la dépense énergétique totale pendant les dernières 60 min d'exercice avec ingestion d'eau ou de glucose (CHO) chez les hommes (Males) et les femmes (Females). Les valeurs sont les moyennes \pm SE. Exo CHO, oxydation exogène du glucose; LGO, oxydation du glucose provenant du foie; MGO, oxydation du glycogène musculaire. Les effets principaux observés pour l'oxydation du Exo CHO, LGO, et des lipides lors des essais ($P < 0.05$). 10
- Figure 3.3 Tirée de Tremblay et al. 2010. Contribution moyenne de l'oxydation des protéines (Protein), lipides (Fat), glucides endogènes (CHOendo), et glucose exogènes (GLUexo) à la dépense énergétique pendant les dernières 80 min d'exercice. Le panneau de gauche représente les situations avec la diète mixte (Mixed diet) et le panneau de droite représente la diète élevée en glucides (High_CHO diet). Les panneaux du haut et du bas représentent les situations où l'eau et le glucose étaient ingérés respectivement pendant l'exercice. La ligne pointillée à 50% donne un aide visuel. Hommes (Men); Femmes sans contraceptifs oraux (W-OC); Femmes avec contraceptifs oraux (W+OC)..... 12
- Figure 3.4 Tirée de Riddell et al. 2001. Taux d'oxydation exogène des glucides pendant l'exercice lors d'essai avec ingestion d'eau (W), de glucose (G), ou de fructose et glucose (FG). Les valeurs sont des moyennes \pm SE. Oxydation exogène du glucose et du fructose sont significativement différent ($P < 0.05$)..... 16
- Figure 3.5 Tirée de Jeukendrup 2010. Aucune corrélation entre la masse corporelle et l'oxydation exogène des glucides. Cette figure a été construite en se basant sur les données d'individus dans plusieurs études. « Exogenous carbohydrate oxidation », oxydation exogène des glucides; « Body mass », masse corporelle; « Glu », glucose; « frc », fructose; « Glu in mix », mélange de glucides..... 19
- Figure 3.6 Tirée de Cox et al. 2010. Données d'oxydation du glucose exogène avant et après une diète riche (HIGH) et faible (LOW) en glucose. Les valeurs sont des moyennes \pm SD.

*Significativement différent de la période avant l'intervention ($P<0.01$). †Significativement différent lorsque comparé au groupe LOW après l'intervention ($P<0.05$).....	21
Figure 3.7 Tirée de Rehrer et al.1992. Dose ingérée, volume de solution vidangé et quantité de glucides exogène oxydée pour des solutions de glucose ayant des concentrations de 4.5% (4.5G) ou 17% (17G); et une solution de maltodextrine à 17% (17% MD).....	27
Figure 3.8 Tirée de Smith et al. 2010. Taux d'oxydation du glucose provenant de l'oxydation exogène du glucose, du glucose plasmatique, du glucose hépatique et du glycogène musculaire pendant la deuxième heure d'exercice avec ingestion de 15, 30 et 60 g/h de glucose. Valeurs sont les moyennes \pm SD.....	29
Figure 3.9 Tirée de Jentjens et al. 2004. Taux d'oxydation exogène des glucides pendant l'exercice. Fruc+Glu, 1.2 + 0.6 g/min; Med-Glu, 1.2 g/min; High-Glu, 1.8 g/min; EGO, oxydation exogène du glucose; EFO, oxydation exogène du fructose. Valeurs sont les moyennes \pm SE. ^a significativement différent du Med-Glu et High-Glu, $P<0.01$	37
Figure 3.10 Tirée de Jeukendrup et al. 1998. Taux d'oxydation exogène des glucides pendant un exercice de 120 min à 60% du VO_2 max avec ingestion d'une solution à 10% glucose (CHO) ou 10% glucose et 5% MCT (CHO+MCT). MCT, triglycérides à chaîne moyenne. Les valeurs sont les moyennes \pm SEM.	38
Figure 3.11 Tirée de Oosthuyse et al. 2015. Taux d'oxydation exogène des glucides avec ingestion de solution de glucides seule (CHO-only), glucides + lactosérum (Whey) et glucides + caséine (Casein) pendant 2 heures de vélo à 60% de la puissance maximal. Les valeurs sont les moyennes \pm SD.....	39

Liste des sigles

ACSM : American College of Sports Medicine

ADA : American Dietetics Association

DC : Diététistes du Canada

Liste des abréviations

%En : Contribution de l'oxydation du substrat à la fourniture d'énergie

%VO₂max : Intensité relative de l'exercice

VO₂ : Consommation d'oxygène

VO₂max: Consommation maximale d'oxygène

³C : Carbone-3

⁴C : Carbone-4

¹²C : Carbone-12

¹³C : Carbone-13

¹⁴C : Carbone-14

C : Carbone

CHO : Glucides

CHOendo : Glucides endogènes

CHOexo : Glucides exogènes

CO₂ : Dioxyde de carbone

E₂ : Estradiol

Exo : Exogène

g : Gramme

Glu : Glucose

h : Heure

j : Jour

kg : Kilogramme

km : Kilomètre

L : Litre

mg : Milligramme

min : Minute

SD : Écart-type

SE : Erreur type

Je voudrais dédier ce mémoire à mes parents, Louise et Réal Paradis, pour leurs supports constants tout au long de mes études. J'aimerais aussi remercier ma sœur Manon qui a su m'écouter et me donner conseil tout au long de ce processus. Finalement, ma sœur Renée et mon frère Carol pour leurs encouragements. Sans leurs appuis, le travail des 6 dernières années aurait été beaucoup plus ardu.

Remerciements

J'aimerais remercier mon directeur M Jonathan Tremblay pour son aide et sa disponibilité tout au long de ce cheminement. Je voudrais aussi prendre l'occasion pour remercier M Laurent Bosquet, mon codirecteur, ainsi que M François Péronnet et M Denis Arvisais pour leur temps et leurs conseils. Ce mémoire n'aurait pas été possible sans votre aide.

Chapitre 1 : Introduction

La découverte, dans les années 1900, que les glucides étaient des substrats énergétiques importants pendant l'exercice a engendré de nombreuses études sur le sujet (Krogh & Lindhard, 1920). Le développement de la méthode de traçage au carbone 13 et 14 à la fin des années 60 et au début des années 70 a particulièrement fait évoluer les connaissances sur l'oxydation exogène du glucose et des autres substrats énergétiques puisque cette technique a permis d'évaluer l'oxydation des substrats exogènes à l'aide de l'air expiré (Bénadé, Jansen, Rogers, Wyndham, & Strydom, 1973; Costill, Bennet, Branam, & Eddy, 1973). Par la suite, il y a eu près de 20 ans d'attente avant la publication des premières études démontrant que l'oxydation exogène des glucides avait un impact positif sur la capacité de faire de l'exercice (Coggan & Coyle, 1987; Coyle, Hagberg, & Hurley, 1983). De grands progrès ont ensuite été faits au milieu des années 2000 concernant les paramètres entourant l'ingestion de glucides pendant l'exercice. Par exemple, les effets des mélanges de glucides, de la dose, de la diète et du sexe sur l'oxydation exogène des substrats et leur contribution à la fourniture d'énergie pendant l'exercice d'endurance ont été publiés après 2004 (Hulston, Wallis, & Jeukendrup, 2009; Jentjens, Moseley, Waring, Harding, & Jeukendrup, 2004; Oosthuysen, Carstens, & Millen, 2015; Smith et coll., 2010; Tremblay, Peronnet, Massicotte, & Lavoie, 2010).

Il est généralement accepté que l'ingestion de glucose lors d'exercice prolongé est importante pour optimiser la performance en endurance (Academy of Nutrition and Dietetics, Dietitians of Canada, & American College of Sports Medicine, 2016b). Par contre, il existe des lacunes dans l'information concernant les caractéristiques qui peuvent potentiellement influencer l'oxydation du glucose. Ceci limite la capacité des intervenants à ajuster les recommandations générales pour répondre aux besoins spécifiques des athlètes et leurs conditions d'entraînement. De nombreuses revues publiées dans les derniers 10 ans ont tenté de clarifier ces recommandations (Colombani, Mannhart, & Mettler, 2013; Jeukendrup, 2014; Jeukendrup, 2011; Ormsbee, Bach, & Baur, 2014; Rowlands et coll., 2015; Stellingwerff & Cox, 2014a), mais aucune de ces études n'a utilisé une approche quantitative pour interpréter l'impact des principaux facteurs pouvant influencer le taux d'oxydation du glucose exogène et sa contribution à la fourniture d'énergie au cours de l'exercice prolongé.

Le but de cette maîtrise est donc de réviser l'information disponible et de tenter, à l'aide d'une méta-analyse, de clarifier l'effet du sexe, de l'âge, de la masse corporelle, de l'état nutritionnel, du moment d'ingestion, de la concentration de la solution, du taux d'ingestion, de l'effet de la puissance de travail, de la co-ingestion d'autres substrats et des facteurs environnementaux sur le taux d'oxydation exogène du glucose ainsi que sa contribution à la fourniture d'énergie au cours de l'exercice prolongé. L'information recueillie suite à cette étude contribuera à ajuster les recommandations actuelles sur l'ingestion du glucose en fonction des besoins spécifiques des athlètes.

Chapitre 2 : Méthodologie du traçage au carbone-13

Il est important d'établir les différences entre les types de carbone ainsi que leurs sources respectives afin de comprendre la théorie derrière la méthode du traçage au carbone-13. Pour cette raison, ce chapitre débutera avec une brève revue historique qui permettra de comprendre la progression du développement de cette méthode au fil du temps.

L'atome de carbone a 3 isotopes naturels connus soit, le carbone-12 (^{12}C), le carbone-13 (^{13}C) et le carbone-14 (^{14}C). Les chiffres 12, 13 et 14 représentent le nombre de neutrons contenu dans le noyau atomique de chaque atome de carbone et influencent le poids atomique. Le ^{12}C et le ^{13}C sont des isotopes stables du carbone tandis que le ^{14}C est un isotope radioactif qui possède une demi-vie de 5 700 ans. Le ^{14}C est le seul isotope de carbone radioactif retrouvé naturellement dans la nature (Haynes, 2013).

2.1 Revue historique

Comme mentionné dans l'article de Welch et Péronnet (2015), la technique du traçage au ^{13}C a été introduite en biologie entre les années 1968 et 1973 en Belgique lorsque des chercheurs à Liège ont examiné les variations dans la composition de l'air expiré (CO_2) entre diverses espèces animales. Au même moment, Bender rapportait que le contenu en ^{13}C était plus élevé dans les plantes qui utilisent le cycle Hatch-Slack (^4C) que le cycle photosynthétique (^3C). Peu de temps après, Mosora et coll. (1971) observent que la variation de ^{13}C dans l'air expiré qu'on pouvait observer entre les espèces était reliée à la différence du contenu de ^{13}C dans leur diète respective. À la suite de ces découvertes, des chercheurs ont tenté de perfectionner cette méthode du traçage au ^{13}C afin de calculer, à partir du CO_2 expiré, la quantité d'un substrat marqué au ^{13}C (ou au ^{14}C) qui est oxydé lors de l'exercice chez l'humain. Ce fut alors les débuts de la méthode du traçage au carbone.

En 1973, les deux premières études (Bénadé et coll., 1973; Costill et coll., 1973) examinant l'oxydation exogène du glucose pendant l'exercice utilisant la méthode de traçage au ^{14}C sont publiées. Une des études rapporte une oxydation du glucose exogène non significative (2,5 g seulement) lors de 60 min d'exercice à 60-72% VO_2max (Costill et coll., 1973). L'autre étude rapporte l'oxydation de 44 des 100 g de glucose exogène ingéré pendant

4 h d'exercice à 47 % du VO_2max , représentant 25 % de la dépense énergétique totale (Bénadé et coll., 1973). Cette dernière étude a joué un rôle important dans la mise en place d'un consensus, soit que la consommation de glucides nouvellement ingérés pouvait fournir une partie de l'énergie nécessaire à l'exécution d'un exercice même si la majorité de l'énergie fournie provenait des réserves endogènes de lipides et de glucides. En 1975, Pirnay et coll. publient la première étude examinant l'oxydation exogène du glucose pendant l'exercice prolongé en utilisant la méthode du traçage au ^{13}C , donc en utilisant un isotope de carbone non radioactif (Pirnay, Lacroix, & Mosora, 1977; Pirnay, Lacroix, Mosora, Luyckx, & Lefebvre, 1977). Leurs résultats indiquent que 100 g de glucose naturellement enrichi au ^{13}C ingérés lors d'un exercice de 210 min à environ 50 % du VO_2max (VO_2 entre 1,9 et 2,1 L/min) représentent 24-27% de la dépense énergétique totale. Plusieurs études ont dès lors été publiées sur l'oxydation du glucose exogène pendant l'exercice. Par contre d'autres substrats exogènes ont aussi été étudiés avec la méthode du traçage au ^{13}C (ou ^{14}C). D'autres types de glucides ainsi que des mélanges de glucides ont aussi été étudiés utilisant cette méthode de traçage (Jeukendrup, 2014).

2.2 Survol des principes de bases

La technique de traçage au ^{13}C (ou ^{14}C) a évolué depuis sa conception. Aujourd'hui, il est maintenant bien établi que la molécule du traceur utilisé doit être absolument identique à la molécule tracée (Tremblay, 2009). Par exemple, un traceur ^{13}C -glucose doit être utilisé pour tracer le devenir métabolique du glucose exogène vs un traceur de ^{13}C -fructose et de ^{13}C -amidon pour tracer du fructose et de l'amidon exogènes respectivement (Tremblay, 2009). Le non-respect de cette précaution est à l'origine d'une erreur méthodologique importante que l'on retrouve dans certaines études publiées dans les années 1990 (Bosch, Dennis, & Noakes, 1994; Bosch, Weltan, Dennis, & Noakes, 1996a, 1996 b; Décombaz et coll., 1983; Hawley et coll., 1991b; Moodley et coll., 1992; Saris et coll., 1993). Le « spiking » est une erreur méthodologique qui a premièrement été identifiée par Péronnet et coll. (1992) dans l'étude de Hawley et coll. (1991a). Dans cette étude, les auteurs avaient donné un polymère de glucose (22 unités glycosyls) ou de l'amidon à des sujets lors d'un effort de 90 min sur ergocycle à 70 % du VO_2max . Les deux solutions étaient marquées au ^{14}C -glucose afin d'augmenter le niveau d'enrichissement des glucides exogènes. Malheureusement, le taux d'oxydation de la

solution d'amidon était surestimé puisque la digestion et l'absorption du glucose marqué étaient plus rapides que l'amidon présente dans la solution. Il est en effet essentiel que la nature du traceur utilisé soit identique à la substance tracée afin d'éliminer ce biais méthodologique.

De plus, quatre grandes hypothèses doivent être respectées lors de l'utilisation de la méthode de traçage au ^{13}C (ou ^{14}C). La première est qu'il n'existe pas d'effets isotopiques dans les mécanismes de transport ou les voies métaboliques qui favoriseraient ou défavoriseraient le traceur par rapport à la substance tracée (Tremblay, 2009). Ceci fait référence à la différence de poids atomique entre les molécules marquées au ^{13}C (ou ^{14}C) vs le ^{12}C qui est naturellement présent dans le substrat. Moseley et coll. (2005) ont rapporté dans une étude comparant les données d'oxydation du glucose exogène obtenues à partir d'un traçage au ^{14}C et au ^{13}C que les deux méthodes fournissaient des résultats significativement différents (67 vs 77 g oxydés sur les 120 min d'exercice). Il est donc possible qu'une substance marquée ait un devenir métabolique différent d'une substance non marquée. La deuxième hypothèse est que le CO_2 marqué expiré est fourni exclusivement par le substrat marqué. Hors, plusieurs études utilisant cette méthode de traçage ont été publiées entre 1975 et les années 1990. La majorité d'entre elles utilisaient une source de glucides naturellement riche en ^{13}C , donc des sources de glucides végétales provenant de plantes utilisant le cycle Hatch-Slack. Par contre en 1990, Péronnet et coll. (1990) montrent que « *l'utilisation d'une source naturellement enrichie au ^{13}C pouvait entraîner une surestimation de l'oxydation exogène du glucose (ou tout autre substrat exogène) puisque l'enrichissement naturel est faiblement au-dessus du niveau de base retrouvé dans les réserves de substrats endogènes* ». Pour cette raison, les travaux de Péronnet suggèrent qu'il serait préférable d'utiliser des substrats exogènes avec un niveau d'enrichissement largement supérieur à celui des substrats endogènes afin d'obtenir un rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ expiré qui est moins influencé par les variations de bruit de fond. Pour ce faire, ils ont suggéré d'ajouter une petite quantité de traceurs très fortement enrichis à la substance tracée ce qui permet d'enrichir le substrat ingéré à un niveau beaucoup plus élevé que les substrats endogènes. La technique du traçage au ^{13}C est utilisée dans la grande majorité des études publiées depuis. Finalement, les hypothèses trois et quatre font référence à la perte des isotopes du carbone pendant la période d'observation dans les produits dérivant du cycle de Krebs ou dans le pool de bicarbonate et le carbonate des os

respectivement (Tremblay, 2009). Pour contrer ce problème, il est préférable de calculer les données d'oxydation exogène des substrats marqués à l'exercice après les premières 40 min d'exercice. Ou alors d'interpréter les données calculées dans les premières 40 min avec prudence.

Une fois le substrat à l'étude choisi et les précautions mentionnées ci-haut respectés, celui-ci peut être administré de diverses façons selon la question à l'étude. Par exemple, les sujets peuvent consommer une quantité spécifique de substrat marqué au carbone ce qui permettra au chercheur d'obtenir de l'information sur l'oxydation exogène des substrats en prenant compte de l'effet du système digestif. À l'opposé, il est possible d'éliminer l'influence du système digestif en injectant le substrat directement dans la circulation sanguine des sujets. Il est aussi possible d'étudier l'influence de la dose, du mode d'administration ainsi que du moment d'ingestion d'un substrat en variant la quantité du substrat, en donnant un bolus vs des doses répétées, ou encore en variant le temps où le substrat est administré.

Cette brève revue sur la technique de traçage au carbone 13 se conclut en mentionnant qu'il existe plusieurs techniques permettant de mesurer le ratio de ^{13}C sur ^{12}C dans l'air expiré ainsi que dans les tissus. Ce ratio est essentiel au calcul des substrats exogènes oxydés, par contre ces techniques ne seront pas abordées dans ce mémoire. Pour plus de détails sur ces méthodes ainsi que sur la méthode de traçage au carbone, se référer à l'ouvrage de Welch et Péronnet publié en 2015 (2015).

Chapitre 3 : Facteurs pouvant affecter l'oxydation du glucose exogène à l'exercice

Plusieurs facteurs peuvent influencer les données d'oxydation exogène du glucose pendant l'exercice. La grande variabilité des protocoles utilisés dans les études recensées ainsi que l'hétérogénéité des sujets rendent très difficile, voire dans certains cas impossible, la comparaison des résultats publiés dans la littérature. De plus, plusieurs facteurs ayant le potentiel d'influencer l'oxydation du glucose exogène à l'exercice ont été identifiés, mais sont discutés de façon indépendante en plus ou moins de détails dans les revues de littérature. Malheureusement, on ne retrouve pas d'approche quantitative combinant tous ces résultats.

Voici donc une revue des informations que l'on retrouve actuellement dans les écrits scientifiques sur chacun de ces facteurs.

3.1 Les caractéristiques des sujets

3.1.1 Le sexe

Un nombre limité d'études a été publié ayant pour sujets des athlètes féminines. La complexité de leurs réponses hormonales ainsi que l'influence des hormones sexuelles sur le métabolisme énergétique rendent le processus plus laborieux puisque les chercheurs doivent prendre en compte le cycle menstruel de la femme athlète lors de l'étude. Par exemple, l'œstradiol (E_2), un type d'estrogène, influencerait à la hausse l'oxydation des lipides durant l'exercice tandis que la progestérone diminuerait l'influence de l'estrogène (Campbell, Angus, & Febbraio, 2001). L'état des connaissances nous indique que les taux d'hormones sexuelles féminines varient selon la phase du cycle menstruel. En effet, les taux de progestérone sont 12 à 20 fois plus élevés durant la phase lutéale que durant la phase folliculaire du cycle menstruel tandis que les taux d'estrogènes sont seulement 3 fois plus élevés (Campbell et coll., 2001). Pour rendre la situation encore plus complexe, beaucoup d'athlètes féminines prennent la pilule contraceptive (Burrows & Peters, 2007). Or, il existe 3 grands types de pilules contraceptives, et chaque pilule contient une grande variabilité de type et de dose des hormones estrogènes et progestérone (Burrows & Peters, 2007). Tous ces facteurs rendent donc plus difficile l'évaluation du métabolisme énergétique de la femme lors de l'ingestion de glucose pendant l'exercice et les effets des hormones sexuelles sur celui-ci.

Peu d'études ont été recensées qui portaient spécifiquement sur les femmes ou les différences entre les hommes et les femmes lors d'exercices en endurance avec consommation de glucose. En 2006, Wallis et al publient une étude qui compare directement les réponses métaboliques des hommes et des femmes modérément entraînés lors d'ingestion de glucides durant un exercice d'intensité modéré. Huit femmes aménorrhéiques avec un cycle menstruel entre 25-32 jours n'ayant pas pris d'agents contraceptifs depuis plus de 6 mois ainsi que 8 hommes sont recrutés pour l'étude. Les sujets font 120 min de vélo à environ 67 % du VO_2 max avec ingestion d'une solution de glucose à 10,9 % (1,5 g/min) ou de l'eau. Comme il est possible de voir à la figure 3.1 (page 9), il ne semble pas y avoir de différence significative

dans l'oxydation exogène du glucose entre les hommes et les femmes. Les résultats suggèrent donc que les hommes et les femmes semblent avoir des réponses métaboliques semblables, et qu'ils bénéficient également de la supplémentation en glucose pendant l'exercice prolongé. M'Kaouar et coll. (2004) étaient arrivés à la même conclusion deux ans plus tôt lorsqu'ils ont comparé la réponse métabolique des hommes et des femmes lors d'un exercice prolongé à une intensité semblable avec ingestion de glucose. Finalement, la figure 3.2 (page 10) montre bien que la contribution relative de l'oxydation exogène des glucides à la dépense énergétique totale ne diffère pas entre les femmes et les hommes dans les 2 essais (Wallis, Dawson, Achten, Webber, & Jeukendrup, 2006).

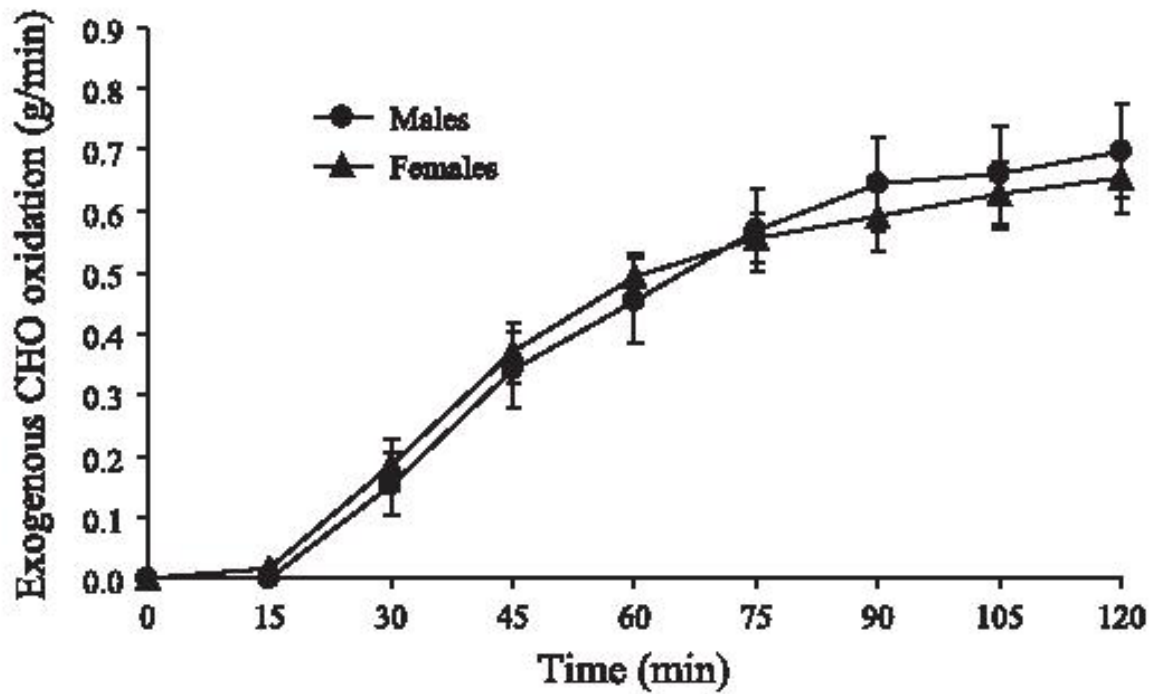


Figure 3,1 Tirée de Wallis et coll. 2006. L'oxydation exogène du glucose pendant l'exercice lors de l'essai avec glucose chez les hommes (Males) et les femmes (Females). Les valeurs sont les moyennes \pm SE.

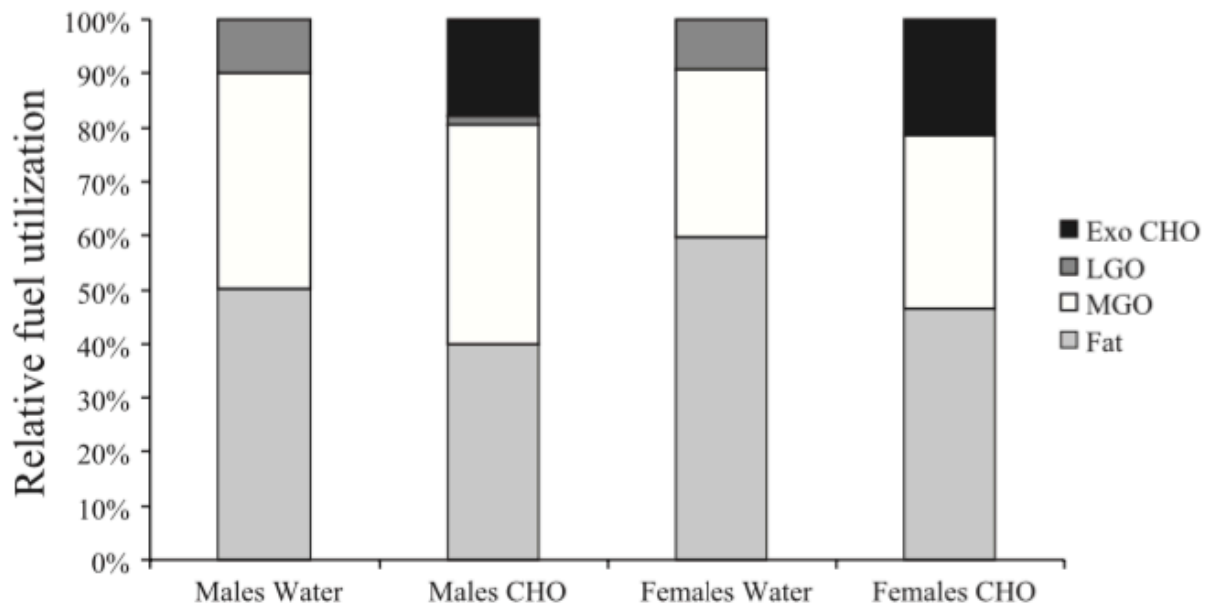


Figure 3,2 Tirée de Wallis et coll. 2006. Contribution relative des substrats à la dépense énergétique totale pendant les dernières 60 min d'exercice avec ingestion d'eau ou de glucose (CHO) chez les hommes (Males) et les femmes (Females). Les valeurs sont les moyennes \pm SE. Exo CHO, oxydation exogène du glucose; LGO, oxydation du glucose provenant du foie; MGO, oxydation du glycogène musculaire. Les effets principaux observés pour l'oxydation du Exo CHO, LGO, et des lipides lors des essais ($P < 0,05$).

Enfin, une étude publiée en 2010 a investigué l'effet d'une diète riche en glucides (80 % glucides), de l'ingestion de glucose (2g/kg) pendant l'exercice (120 min, 57 % VO₂max), ainsi que l'effet combiné des deux conditions sur la sélection des substrats chez les femmes et les hommes (Tremblay et coll., 2010). De plus, les femmes étaient séparées en deux groupes selon qu'elles prennent la pilule contraceptive depuis au moins 1 an ou non. Comme démontré à la figure 3.3 (page 12), les auteurs ont noté que le pourcentage de l'énergie provenant de l'oxydation des glucides était plus élevé chez les hommes que chez les femmes lors de l'ingestion d'une diète mixte préexercice et d'eau durant l'exercice. Par contre, cette différence disparaît lorsque l'on supplémente les sujets avec des glucides pendant l'exercice, ou lorsqu'ils ingèrent une diète riche en glucides (le pourcentage de l'énergie provenant de l'oxydation des glucides augmente chez les 2 groupes). L'augmentation de la contribution de l'oxydation des glucides à la fourniture d'énergie observée chez les femmes étant due à une diminution moins importante de la contribution de l'oxydation des glucides endogènes (en effet, le %En CHO_{exo} était le même lors de la supplémentation, peu importe le sexe). Dans cette étude, la prise de contraceptifs oraux ne semble pas avoir eu d'impact sur la sélection des substrats chez les femmes.

Pour conclure, il existe peu d'études sur l'effet de la pilule contraceptive et la capacité à faire de l'exercice, mais l'on croit que la fluctuation des taux d'hormones sexuelles sanguines pourrait exercer une influence sur la performance athlétique (Burrows & Peters, 2007). Par contre, il semble que l'ingestion d'une diète riche en glucides avant l'exercice ou la prise de glucose pendant l'exercice annulerait l'effet des hormones sexuelles sur le métabolisme énergétique de la femme lors d'exercices d'endurance.

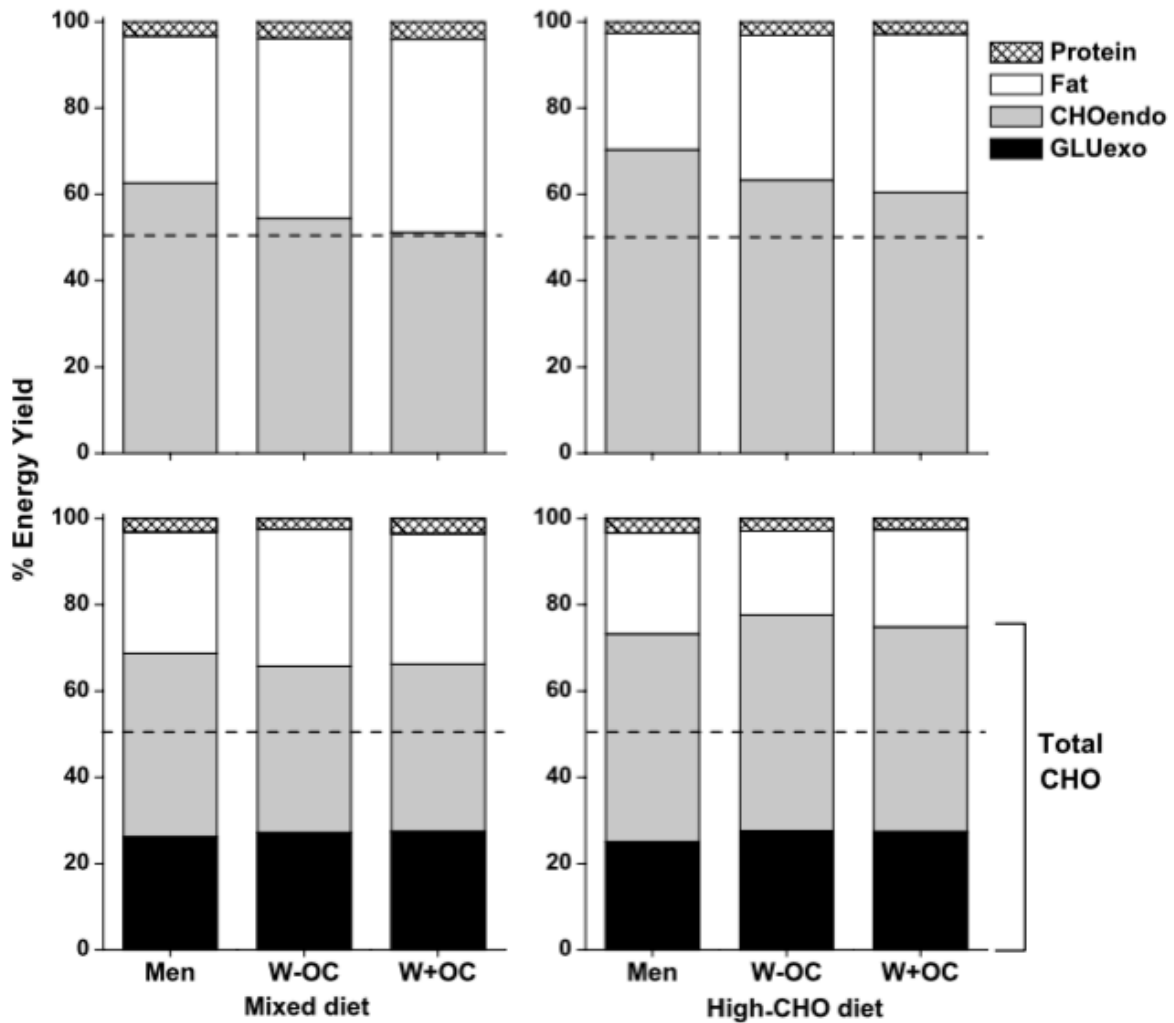


Figure 3,3 Tirée de Tremblay et coll. 2010. Contribution moyenne de l'oxydation des protéines (Protein), lipides (Fat), glucides endogènes (CHOendo), et glucose exogènes (GLUexo) à la dépense énergétique pendant les dernières 80 min d'exercice. Le panneau de gauche représente les situations avec la diète mixte (Mixed diet) et le panneau de droite représente la diète élevée en glucides (High-CHO diet). Les panneaux du haut et du bas représentent les situations où l'eau et le glucose étaient ingérés respectivement pendant l'exercice. La ligne pointillée à 50 % donne un aide visuel. Hommes (Men); Femmes sans contraceptifs oraux (W-OC); Femmes avec contraceptifs oraux (W+OC).

3.1.2 L'âge

Peu d'études ont été publiées sur l'oxydation exogène des glucides à l'exercice chez les personnes plus âgées. En fait, une seule étude a été recensée qui traitait spécifiquement des différences métaboliques glucidiques entre les hommes actifs âgés (moyenne de 58 ans) et les jeunes (moyenne de 22 ans) pendant une marche de 3 heures sur tapis roulant à pente ascendante de 5 % et à une vitesse fixée entre 4 et 5 km/h avec consommation de 100 g de glucose après 15 min d'exercice (Pirnay, Spadin, Scheen, Lacroix, Mosora, et coll., 1995). D'après les résultats de cette étude, les hommes plus âgés avaient un taux d'oxydation exogène du glucose inférieur au groupe plus jeune (0,36 vs 0,44 g/min). Une étude de Timmons et coll. (2003a) a quant à elle investigué la différence d'oxydation exogène des glucides entre 12 garçons pré pubescents de 10 ans et 10 hommes de 22 ans lors de 60 min de vélo à 70 % du VO_{2pic} avec ingestion d'une solution de 6 % de glucides (4 % sucrose et 2 % glucose) à une dose de 0,84 et 1,98 g/min respectivement (24 ml/kg poids corporel). Les données rapportées sont basées sur les observations faites dans les dernières 30 min d'exercice. Le taux d'oxydation exogène des glucides était significativement plus élevé chez les garçons que chez les hommes (0,32 vs 0,51 g/min respectivement) et fournit un plus grand pourcentage de la dépense énergétique totale (22 % vs 15 % respectivement). Les garçons semblent donc dépendre plus des glucides exogènes que les hommes et ceci semble leur permettre d'épargner leurs réserves endogènes. Selon les auteurs, ceci serait possiblement relié à leur état pré pubescent.

Un peu plus d'études ont investigué l'oxydation exogène des glucides ainsi que la sélection des substrats à l'exercice chez les jeunes. Riddell et coll. (2000; Riddell, Bar-Or, Wilk, Parolin, & Heigenhauser, 2001) ont publié deux études ayant pour sujet des garçons. La première publiée en 2000 a investigué 8 garçons de 13-17 ans, non entraînés, lors d'un exercice de 120 min (5 min de repos à chaque 30 min) à 60% VO_{2max} , avec ingestion de glucose à une dose de 3g/kg masse corporelle. La boisson contenait une concentration de 8 % de glucose pour un total moyen ingéré de 173 g. Les auteurs ont rapporté l'oxydation de 58 des 172,8 g de glucides ingérés. L'ingestion de glucose exogène semble avoir épargné les glucides et les lipides endogènes de 16 et 45 % respectivement, et contribué à environ 25 % de la dépense énergétique totale avec une contribution plus marquée dans les dernières 60 min

d'un exercice de 120 min (Riddell et coll., 2000). La deuxième étude publiée en 2001 a comparé les taux d'oxydation d'une solution de glucose à 6 % et d'un mélange de glucose et fructose à 6 % (3 % glucose et 3 % fructose) chez 12 adolescents entre 11 et 14 ans, actifs, mais non entraînés, lors d'un exercice de 90 min (5 min de repos à chaque 30 min) à un VO_2 pic de 55 % suivi d'un contre la montre jusqu'à épuisement à 90 % de la puissance pic. L'ingestion totale moyenne en glucides était de 68 g pour chaque solution (Riddell et coll., 2001). Comme il est possible de constater au bas de la figure 3.4 (page 15), les taux d'oxydation du glucose et du mélange de glucose et fructose sont similaires. Ces résultats contrastent fortement de ceux publiés par Adopo et coll. en 1994 qui rapportaient une augmentation du taux d'oxydation exogène des glucides lorsqu'un mélange de glucides était administré chez des hommes. En effet, Adopo et al avaient administré du glucose (50 et 100 g), du fructose (50 et 100 g) et un mélange de glucose et de fructose (50 g + 50 g) à 6 hommes actifs pendant un exercice de 120 min à 60 % VO_2 max (Adopo, Péronnet, Massicotte, Brisson, & Hillaire-Marcel, 1994). Malgré les différences entre les protocoles utilisés dans ces 2 études, il semble clair que plus d'investigations sont nécessaires afin de déterminer si l'absorption et l'oxydation des glucides varient chez les adolescents comparés aux adultes.

Timmons et coll. quant à eux ont étudié l'effet de la puberté sur les taux d'oxydation des glucides endogènes, des glucides exogènes et des lipides pendant l'exercice. Ils ont publié 2 études en 2007, une chez les garçons et l'autre chez les filles dans lesquelles les sujets ingéraient une solution à 6 % de glucides (4 % sucrose et 2 % glucose) pendant 60 min d'exercice sur ergomètre à 70 % du VO_2 max (Timmons, Bar-Or, & Riddell, 2007 b, 2007c). Les résultats présentés sont basés sur les données obtenues dans les dernières 15 min d'exercice seulement. Dans la première étude, ils ont étudié 20 garçons de 12 ans qu'ils ont séparés en 3 groupes selon leurs stades de puberté (7 pré pubertaires, 7 début puberté, 6 tard puberté) et 9 garçons de 14 ans dans leur puberté (Timmons et coll., 2007c). Ils ont conclu que l'oxydation des glucides exogènes était particulièrement sensible au statut de puberté et que les taux les plus élevés étaient observés chez les garçons en pré puberté ou tôt dans la puberté, et ce indépendamment de l'âge chronologique des sujets. Finalement, ils ont noté que le pourcentage de la dépense énergétique dû à l'oxydation des glucides exogènes semblait être

inversement proportionnel aux taux de testostérone. Dans la deuxième étude, ils ont étudié 12 préadolescentes de 12 ans et 10 adolescentes de 14 ans qui étaient actives (Timmons et coll., 2007b). Ils ont conclu que l'ingestion de glucides exogènes et l'âge influençaient tous deux l'oxydation endogène des substrats, mais que l'oxydation totale des glucides exogènes ne différait pas entre les 2 groupes (0,33 vs 0,40 g/min). L'ingestion de glucides exogène diminuait l'oxydation des lipides endogènes chez les filles plus jeunes, mais pas chez les plus vieilles. Ces conclusions sont à l'opposé de ce qu'ils ont observé chez de jeunes garçons où la puberté avait un effet sur l'oxydation des glucides exogènes. En se basant sur ces deux études, il semble donc y avoir une différence entre les sexes chez les jeunes personnes actives, par contre plus d'études sont nécessaires pour confirmer ces observations.

Finalement, dans sa revue sur la nutrition chez les jeunes athlètes, Meyer (2007) recommande que les jeunes consomment une solution de 6 % de glucides lors de l'exercice. Cette recommandation est basée sur une étude de Shi et coll. publiée en 2004. Dans cette étude, 18 adolescents ont fait des exercices intermittents à haute intensité pendant 48 min (sprint sur tapis roulant, sauts latéraux et verticaux, et des courses navettes) avec ingestion de boissons de glucides et d'électrolytes à 6 ou 8 % de glucides (Shi et coll., 2004). Les résultats ont montré que la boisson à 6 % était mieux tolérée au niveau gastro-intestinal qu'une solution à 8 % de glucides du à son osmolalité plus faible (Meyer et coll., 2007).

Il semble exister des différences physiologiques, métaboliques et biochimiques importantes entre les jeunes athlètes et les athlètes adultes (Meyer et coll., 2007). Malheureusement, dues à des considérations éthiques, peu d'études ont été faites avec de jeunes populations. L'information disponible sur les besoins physiologiques et nutritionnels des jeunes athlètes est donc limitée, et il en existe encore moins sur les différentes disciplines athlétiques auxquels ils s'adonnent. À la lumière de ces écrits, il semble donc que plus d'études seraient nécessaires afin d'affiner les recommandations nutritionnelles pendant l'exercice que ce soit chez les jeunes athlètes ou les personnes plus âgées.

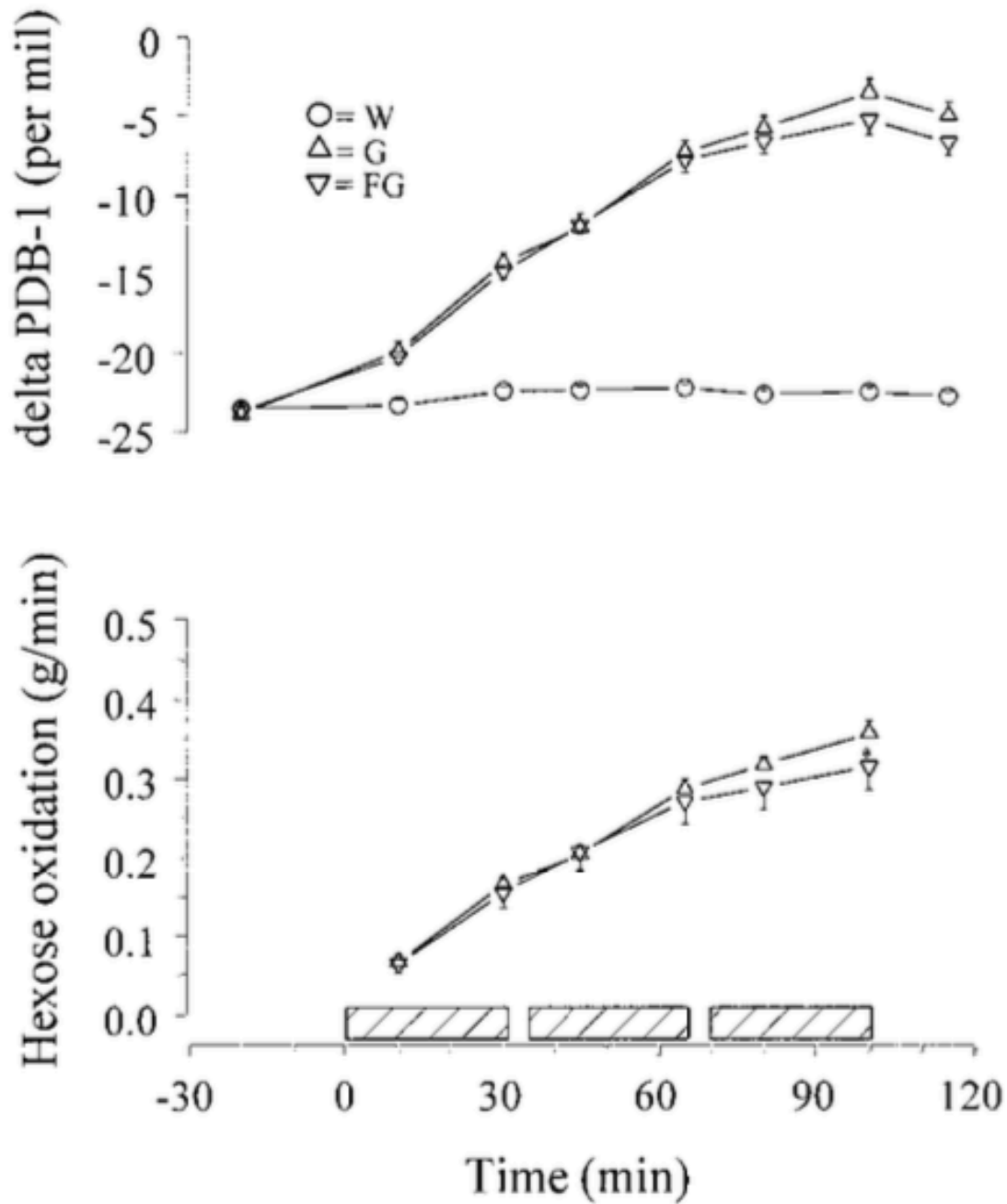


Figure 3,4 Tirée de Riddell et coll. 2001. Taux d'oxydation exogène des glucides pendant l'exercice lors d'essai avec ingestion d'eau (W), de glucose (G), ou de fructose et glucose (FG). Les valeurs sont des moyennes \pm SE. Oxydation exogène du glucose et du fructose sont significativement différent ($P < 0,05$).

3.1.3 La masse corporelle

Il est bien établi dans la littérature que le poids corporel doit être pris en considération lors des calculs des besoins énergétiques journaliers des athlètes. Ceci est aussi valable pour le calcul des besoins en glucides pendant la récupération, ainsi que les stratégies de surcharges en glucides adoptées par les athlètes dans les jours ou heures précédant une compétition. Par contre, pour des raisons plus ou moins claires, les recommandations n'incluent pas le poids corporel dans le calcul des besoins en glucides pendant une activité physique.

En 2010, Jeukendrup (2010) a publié une revue dans laquelle il émet une conclusion relative à l'effet de la masse corporelle sur l'oxydation exogène des glucides pendant un exercice en endurance. Cette conclusion se base sur les données recueillies lors de 5 études administrant du glucose et un mélange de glucides dans 3 autres études. Selon lui, il n'existe pas de corrélation entre la masse corporelle des sujets et l'oxydation exogène des glucides durant la dernière heure d'un exercice lorsque l'on compare les données d'oxydation exogène des glucides entre les sujets d'une même étude ou d'une même condition dans une étude. Voir la figure 3.5 (p 19). Selon lui, l'oxydation exogène des glucides serait donc indépendante de la masse corporelle et de la masse maigre. Cette conclusion différait des recommandations émises en 2009 par l'American College of Sports Medicine (ACSM) et l'American Dietetics Association (ADA) suggérant la prise de 0,7 g de glucides par kilogramme de poids corporel par heure d'exercice (Academy of Nutrition and Dietetics, Dietitians of Canada, & American College of Sports Medicine, 2009). Par contre, dans leurs nouvelles recommandations publiées en 2016, l'ACSM recommande maintenant seulement une quantité de glucides par unité de temps et semble être en accord avec les conclusions de Jeukendrup (Academy of Nutrition and Dietetics et al., 2016b). De plus, Jeukendrup (2010) soutient que le taux d'oxydation exogène serait plutôt fonction du taux d'absorption intestinale et à un certain niveau, de la puissance absolue de travail. Pour ces raisons, il recommande que la consommation de glucides par les athlètes durant l'exercice ne doit pas être déterminée par leur poids corporel en kilogramme, mais bien par la durée totale de l'exercice, avec un ajustement des quantités optimales selon l'intensité absolue du travail effectué. Il a réitéré cette position dans une revue publiée en 2014 (Jeukendrup, 2014). Cette position a aussi été partagée par Stellingwerff et coll. (2014a) qui se sont appuyés sur la revue de Jeukendrup de 2010 pour émettre leurs recommandations sur le

sujet dans leur revue publié en 2010. Rappelons encore que les recommandations mentionnées ci-haut diffèrent des recommandations sur la prise quotidienne de glucides ainsi que sur la surcharge en glucides qui prend en compte le poids de l'individu, et donc prennent en considération la masse maigre et la quantité totale de glycogène musculaire des athlètes. Si on prend pour exemple deux hommes de 70 et 55 kg, tous les deux complétant un marathon en 3 heures. Alors, selon les recommandations, les deux participants devraient consommer jusqu'à un maximum de 270 g de glucides (3 h x 90 g). Ceci équivaut respectivement à un taux de 3,86 g et 4,9 g de glucides par kilogramme de poids corporel pour la période d'activité de 3 heures. Il est possible d'imaginer que l'homme de 55 kg possède une plus petite masse musculaire que l'homme de 70 kg, et qu'il a donc un potentiel plus faible d'oxydation du glucose par les muscles. Il faut noter qu'une faible proportion des études ont été effectuées chez des sujets ayant une masse inférieure à 65 kg (20 conditions expérimentales recensées à ce jour, sur un total de 118), la majorité étant des femmes ou des enfants, ou supérieure à 80 kg (11 conditions). Il est donc difficile de départager l'effet de la masse corporelle de la multitude de facteurs pouvant influencer l'oxydation de glucose exogène et ainsi introduire de la variabilité dans les résultats rapportés.

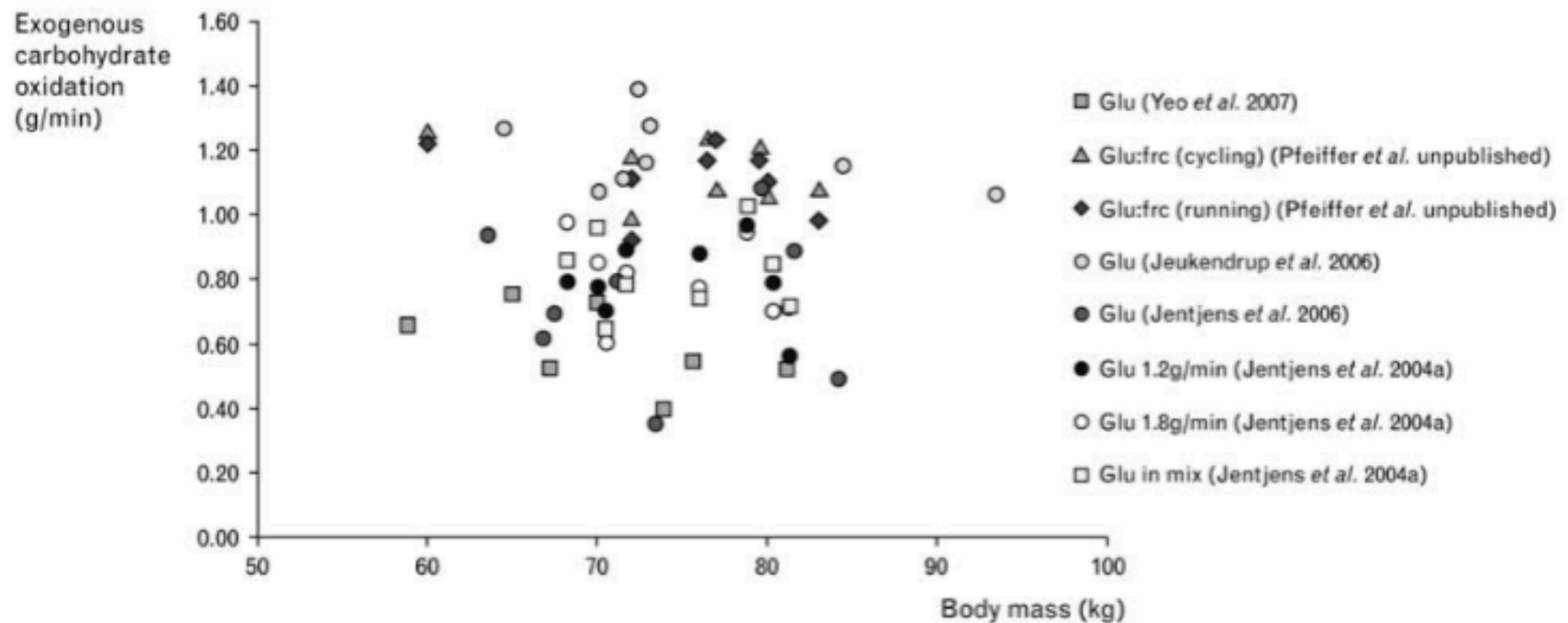


Figure 3,5 Tirée de Jeukendrup 2010. Aucune corrélation entre la masse corporelle et l'oxydation exogène des glucides. Cette figure a été construite en se basant sur les données d'individus dans plusieurs études. « Exogenous carbohydrate oxidation », oxydation exogène des glucides; « Body mass », masse corporelle; « Glu », glucose; « frc », fructose; « Glu in mix », mélange de glucides.

Pour terminer, selon une étude de Cox publiée en 2010, il serait par contre possible d'améliorer la capacité d'absorption des glucides en modifiant la diète des athlètes. Dans son étude, il a assigné une diète riche en glucides (6,5 g/kg poids corporel par jour) et faible en glucides (5g/kg poids corporel par jour) pendant 28 jours à 16 athlètes entraînés (Cox et coll., 2010). L'auteur rapporte une augmentation significative du taux d'oxydation exogène du glucose chez le groupe ayant suivi une diète riche en glucides vs une diète faible en glucides lors d'un exercice de 100 min sur ergocycle à 70 % du VO_2 pic avec ingestion d'une solution de 10 % de glucose à un taux de 5ml/kg pendant l'exercice (voir la figure 3.6, page 21). Les résultats ne montrent pas de changement du nombre de transporteurs GLUT4 qui transporte le glucose de la circulation sanguine aux tissus adipeux et aux muscles striés (squelettique et cardiaque). Par contre, puisque l'augmentation de l'oxydation exogène du glucose est arrivée sans augmentation du nombre de transporteurs GLUT4 musculaire, les auteurs supposent qu'il y a eu augmentation du taux d'absorption du glucose dans l'intestin. Par contre, plus d'études seront nécessaires afin de confirmer s'il y a réellement une augmentation du nombre de transporteurs (GLUT2, SGLT1 ou SGLT2) dans l'intestin et si ceci contribue à augmenter le taux d'absorption intestinal de glucose chez l'humain.

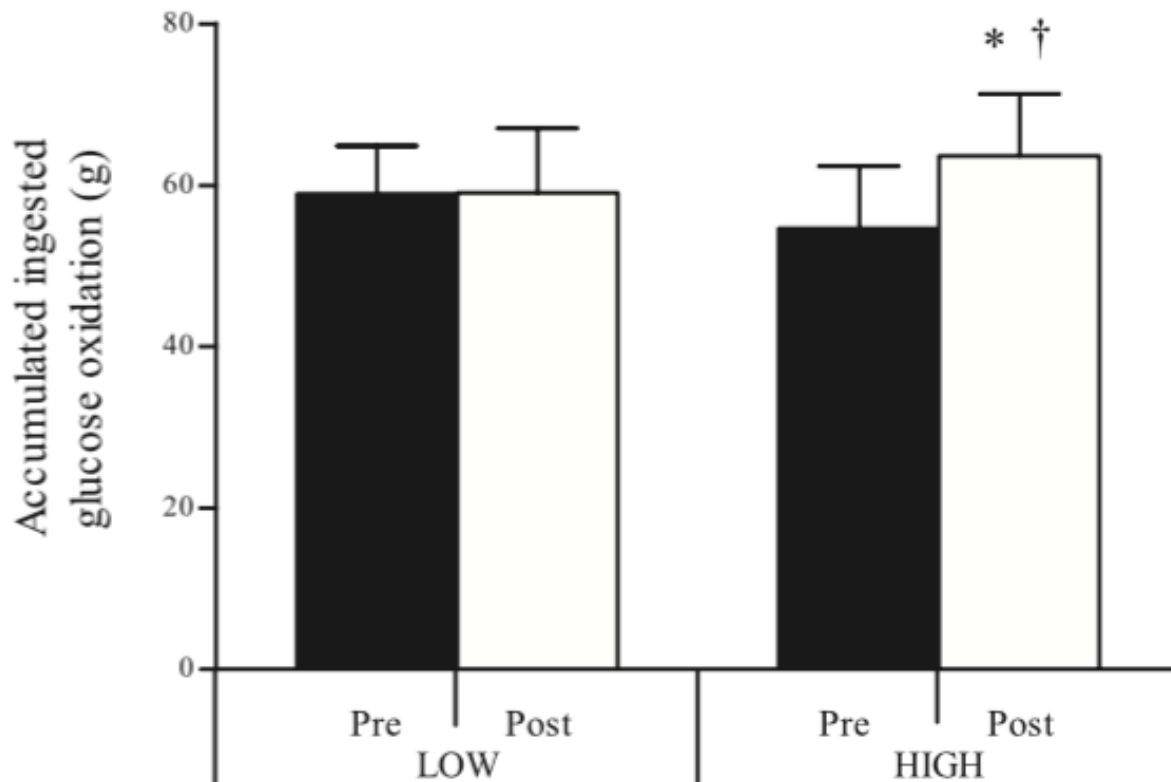


Figure 3,6 Tirée de Cox et coll. 2010. Données d'oxydation du glucose exogène avant et après une diète riche (HIGH) et faible (LOW) en glucose. Les valeurs sont des moyennes \pm SD. *Significativement différent de la période avant l'intervention ($P < 0,01$). †Significativement différent lorsque comparé au groupe LOW après l'intervention ($P < 0,05$).

3.1.4 L'état nutritionnel

L'état nutritionnel préexercice des athlètes est un facteur qui peut influencer l'oxydation exogène du glucose. Widrick et coll. (1993) ont étudié l'effet d'une diète riche (HG) ou pauvre (LG) en glucides avec ingestion de 1,0 g/min de sirop de maïs à haute teneur en fructose (CHO), ou un placebo (P) chez 8 cyclistes entraînés qui ont fait 120 min à 76 % VO_2max . Selon les auteurs, l'augmentation des taux d'oxydation des glucides pendant l'exercice serait entièrement due à l'ingestion d'une diète riche en glucides et non pas la prise de glucides pendant l'exercice (3,5, 3,0, 2,5 et 2,4 g/min pour les conditions HG-CHO, HG-P, LG-CHO et LG-P) (Widrick et coll., 1993). Selon d'autres auteurs, une diète riche en glucides tend à augmenter le taux d'oxydation des glucides pendant l'exercice (Tremblay et coll., 2010). Une étude publiée en 2010 a investigué l'effet d'une diète riche en glucides (80 % glucides vs 55 %), de l'ingestion de glucose (2g/kg) pendant l'exercice (120 min, 57 % VO_2max), ainsi que l'effet combiné des deux conditions sur la sélection des substrats chez les femmes et les hommes (Tremblay et coll., 2010). Selon cette étude, la diète riche en glucides a augmenté l'oxydation des glucides de façon équivalente chez les hommes et les femmes lors d'ingestion d'eau (62-70%En et 53-62%En respectivement) ou d'un supplément de glucose (68-73%En et 65-75%En respectivement) pendant l'exercice. Cette augmentation d'oxydation des glucides a aussi été notée chez les femmes dans deux autres études. Une par Walker (2000) qui rapporte une augmentation du taux d'oxydation des glucides de 2,38 à 2,74 g/min lors de 110 min d'un exercice à 80 % VO_2max et une autre par Tarnopolsky (1995) qui a noté une augmentation de 69-75%En de la dépense énergétique due à l'oxydation des glucides lors de 60 min d'exercice à 75 % VO_2max . Pour conclure, il est possible d'altérer la sélection des substrats à l'exercice, incluant l'oxydation exogène des glucides, en augmentant ou diminuant la quantité de glucides ingérée par les athlètes entraînés pendant leur entraînement quotidien (Cox et coll., 2010). Par contre, dans l'étude de Cox et al (2010), ceci ne se traduit pas nécessairement en une amélioration de la performance.

3.2 Les caractéristiques de la boisson et des modalités d'ingestion

3.2.1 Le moment d'ingestion

Très peu d'études ont examiné spécifiquement l'effet du moment d'ingestion sur le taux d'oxydation du glucose exogène pendant l'exercice d'endurance. La première étude recensée qui a observé ce phénomène est celle publiée par Krzentowski et coll. (1984). Dans cette étude, les auteurs ont donnée 100 g de glucose à neuf hommes 15 min après (4 sujets) vs 120 min après (5 sujets) le début d'un exercice de 4 heures à 45 % du VO_2 max et, ils ont recueilli les données d'oxydation exogène pendant les 2 heures suivant la prise de glucose. Les taux d'oxydation exogène du glucose rapporté étaient très semblables soit 55 et 54 g / 2 h respectivement. Dans une étude, Massicotte et coll. (1996) ont comparé les valeurs d'oxydation de quantités isocaloriques de glucose, d'un mélange de glucose et fructose, et de saccharose pendant un exercice de 120 min à 58 % du VO_2 max, et ont investigué l'effet du mode d'ingestion (bolus vs doses fractionnées) sur ces valeurs. Ils ont noté des quantités de glucides exogènes oxydés similaires pour les 3 solutions (53, 57 et 50 g pour le glucose, le glucose + fructose et le saccharose). Ils ont aussi rapporté que l'ingestion d'un bolus en début d'exercice ne modifiait pas l'oxydation du glucose (58 g), mais augmentait significativement l'oxydation du mélange glucose + fructose (67 g). Les auteurs suggèrent que cette différence dans la quantité de glucides oxydés était probablement due à une augmentation de l'oxydation du fructose puisque son utilisation exige un certain délai. Burelle et coll. (1997), pour leur part ont étudié les taux d'oxydation de glucides marqués ingérés comme repas avant l'exercice, avec et sans ingestion de glucides pendant l'exercice. Pour ce faire, 6 hommes actifs ont ingéré une boisson contenant 100 g de glucose ou de fructose en 3 doses égales entre les 180 à 90 min précédant un exercice de 120 min à 60 % du VO_2 max. Les sujets ont ensuite ingéré 120 g de sucrose ou un placebo en 4 doses égales pendant l'exercice. Suite à cette étude, les auteurs ont conclut que le sucrose ingéré pendant l'exercice n'entrait pas en compétition avec le glucose et le fructose ingéré avant l'exercice. En effet, leurs résultats démontrent qu'il n'y a pas de différence significative entre les quantités de glucides totales oxydées pendant la période de 2 heures lorsqu'il y a ingestion de glucose ou de fructose préexercice avec un placebo (269 et 284 g respectivement), ou du sucrose (306 et 320 g respectivement) pendant

l'exercice. Caron et coll. (2004) ont d'investigé l'effet d'ingérer du glucose avant, pendant ou avant et pendant un exercice de longue durée sur le taux d'oxydation du glucose exogène. Dans cette étude, 6 hommes modérément actifs ont fait 120 min de vélo à environ 70 % du VO_2 max en ingérant du glucose marqué à des doses de 50 g 30 min avant l'exercice, 110 g pendant l'exercice (petites doses à toutes les 15 min), ou 160 g pendant l'exercice. Ils ont aussi donné de glucose non marqué avant et/ou pendant de façon à ce que les sujets consomment un total de 160 g de glucose à chaque essai. Les résultats indiquent une oxydation du glucose exogène marqué de 16,4 g, 29,8 g et 46,4 g respectivement. Malheureusement, ces données ne révèlent pas réellement l'effet du moment d'ingestion sur le taux d'oxydation exogène, mais plutôt l'effet de la dose.

Même s'il y a peu d'information sur le sujet, il est bien établi que le taux d'apparition du glucose dans la circulation sanguine dépend du temps de transit et de l'absorption du glucose par le système gastro-intestinal. Puisque le glucose est déjà un sucre simple, et n'a donc pas besoin d'être digéré par les enzymes digestives, sa disponibilité pour l'absorption par l'intestin grêle est accélérée lorsqu'on le compare à des sucres plus complexes. Un autre facteur pouvant influencer le temps de transit, et donc le taux d'apparition du glucose dans la circulation sanguine, est la vidange gastrique. La vidange gastrique est un processus naturel qui consiste en l'élimination du contenu de l'estomac dans le petit intestin à une vitesse plus ou moins grande. L'état actuel des connaissances suggère que le volume ingéré semble être le facteur déterminant de la vidange gastrique à l'effort (Tremblay, 2009). De plus, celle-ci ne semble pas être réduite par l'ingestion d'une boisson énergétique à une concentration de glucides allant jusqu'à 6-8%, et ce peu importe le type de glucides ingérés, la densité énergétique du liquide ou l'osmolalité (Tremblay, 2009). Par contre, un volume gastrique très élevé peut inhiber la vidange gastrique et entraîner de la détresse gastro-intestinale (Duchman et coll., 1997). Il semble aussi que la vidange gastrique soit plus rapide avec une solution contenant un mélange de glucose et de fructose vs une solution de glucose seul (Jeukendrup & Moseley, 2010; Murray, 1987). Finalement, la concentration de la solution ainsi que le taux d'ingestion du glucose sont d'autres facteurs pouvant possiblement influencer la disponibilité du glucose. Ceux-ci seront abordés aux sections 3.2.2 et 3.2.3. En prenant ces facteurs en considération, il est possible que le moment où les athlètes ingèrent le glucose puisse avoir un

effet important sur sa disponibilité pendant l'exercice ce qui pourrait ensuite avoir un effet sur le taux d'oxydation exogène du glucose à l'exercice.

3.2.2 La concentration de glucose de la solution

La concentration de glucose d'une solution réfère à la masse de glucose en gramme (g) par volume de liquide, en litre (L), d'une solution, et est rapportée en g/L ou pourcentage (%), correspondant à des g/100mL). Moodley et coll. (1992) ont publié un article portant sur l'effet du type de glucides et de la concentration d'une solution sur les taux d'oxydation exogène des glucides lors d'un exercice prolongé. Vingt-six cyclistes ou triathlonsiens compétitifs ont fait 90 min de vélo à 70 % du VO_2 max avec ingestion de glucose, de sucrose ou de polymères de glucose (11 ou 22 unités glycosyls) à des concentrations de 7,5 %, 10 % ou 15 % (Moodley et coll., 1992). Le taux d'ingestion était de 100 mL par 10 min. Les auteurs ont tenté de suivre tracer les polymères de glucose en utilisant du ^{13}C -glucose comme traceur, ils ont donc commis une erreur méthodologique importante (« spiking », décrit à la section 2.2) ne permettant pas de bien interpréter les résultats rapportés. De plus, ils ont ensuite regroupé toutes les solutions lorsqu'ils ont comparé les taux d'oxydation exogène des différentes concentrations. Ce dernier aspect limite grandement l'interprétation des résultats puisqu'il est impossible de comparer les taux d'oxydation des trois solutions de glucose entre elles. Dans une autre étude, Jandrain et coll. (1989) ont comparé le taux d'oxydation exogène de trois solutions de glucose soit 25, 12,5 et 8 % lors de 240 min d'exercice à 46 % VO_2 max. Pour éliminer l'effet de la dose et du moment d'ingestion, ils ont donné 50 g de glucose dissous dans 200, 400 ou 600 mL d'eau 15 minutes après le début de l'exercice (Jandrain, Pirnay, Lacroix, Mosora, Scheen, & Lefebvre, 1989). Ils ont rapporté des taux d'oxydation exogène similaires dans les trois conditions expérimentales, et il n'y avait aucune différence significative dans la quantité totale de glucose exogène oxydé pendant l'exercice (masses totales oxydées de 42,6, 43,4, 48,7 g pendant 4 heures, respectivement). Finalement en 2001, Galloway et coll. (2001) ont observé 6 hommes actifs faisant du vélo jusqu'à épuisement à 80 % du VO_2 max à une température de 10 °C. Trois solutions ont été étudiées soit une à 2 %, à 6 % et à 12 % de glucose avec électrolytes ainsi qu'un placebo. Les résultats démontrent que le taux d'oxydation du glucose était significativement inférieur avec la solution à 2 % (0,02 g/min) que les solutions à 6 et 12 % (0,5 et 0,7 g/min), et que ces taux étaient similaires

à ceux observés lors d'un exercice à intensité et durée similaires dans un environnement plus chaud. Avec le peu de données disponibles sur cette question, on peut donc difficilement conclure sur le lien entre la concentration d'une solution de glucose et le taux d'oxydation exogène du glucose pendant un exercice de longue durée.

Certains auteurs ont plutôt tenté de mesurer l'effet de la concentration d'une solution sur la vidange gastrique, et ont ensuite mesuré les taux d'oxydation exogène des substrats. En 1992, Rehrer et coll. ont administré une solution de glucose à une concentration de 17 % et 4,5 %, une solution de maltodextrine à une concentration de 7 % ainsi qu'un placebo à 8 sujets lors d'un exercice de 80 min à 70%VO₂max (Rehrer et coll., 1992a). Les résultats indiquent une moyenne de vidange gastrique significativement inférieure lors de l'ingestion des solutions à concentrations plus élevées (60 %, 67 % et 95 % pour les solutions à 17 % de glucose, 17 % de maltodextrine et 4,5 % de glucose, respectivement) (voir figure 3.7, page 29), mais aucune différence d'oxydation exogène absolue entre les solutions et ce, peu importe la quantité totale de glucides ingérés (varie entre 31-42 g). Finalement, comme il est possible de constater à la même figure, le type de glucides ne semble pas avoir d'effet sur la vidange gastrique. À la lumière de ces informations, la vidange gastrique n'apparaît pas être un facteur limitant l'oxydation exogène des glucides.

Pour conclure, si une solution à concentration élevée en glucose ralentit la vidange gastrique, il est possible qu'il y ait augmentation des inconforts gastro-intestinaux pendant l'exercice dû à une malabsorption du glucose dans l'intestin. De plus, il ne semble pas y avoir de bénéfice à ingérer une solution très concentrée en glucose puisque ceci ne semble pas se traduire en une augmentation du taux d'oxydation exogène du glucose. Au contraire, en ralentissant la vidange gastrique, une concentration élevée de glucose en solution pourrait nuire à son absorption intestinale, sa mise en disponibilité et ainsi son oxydation.

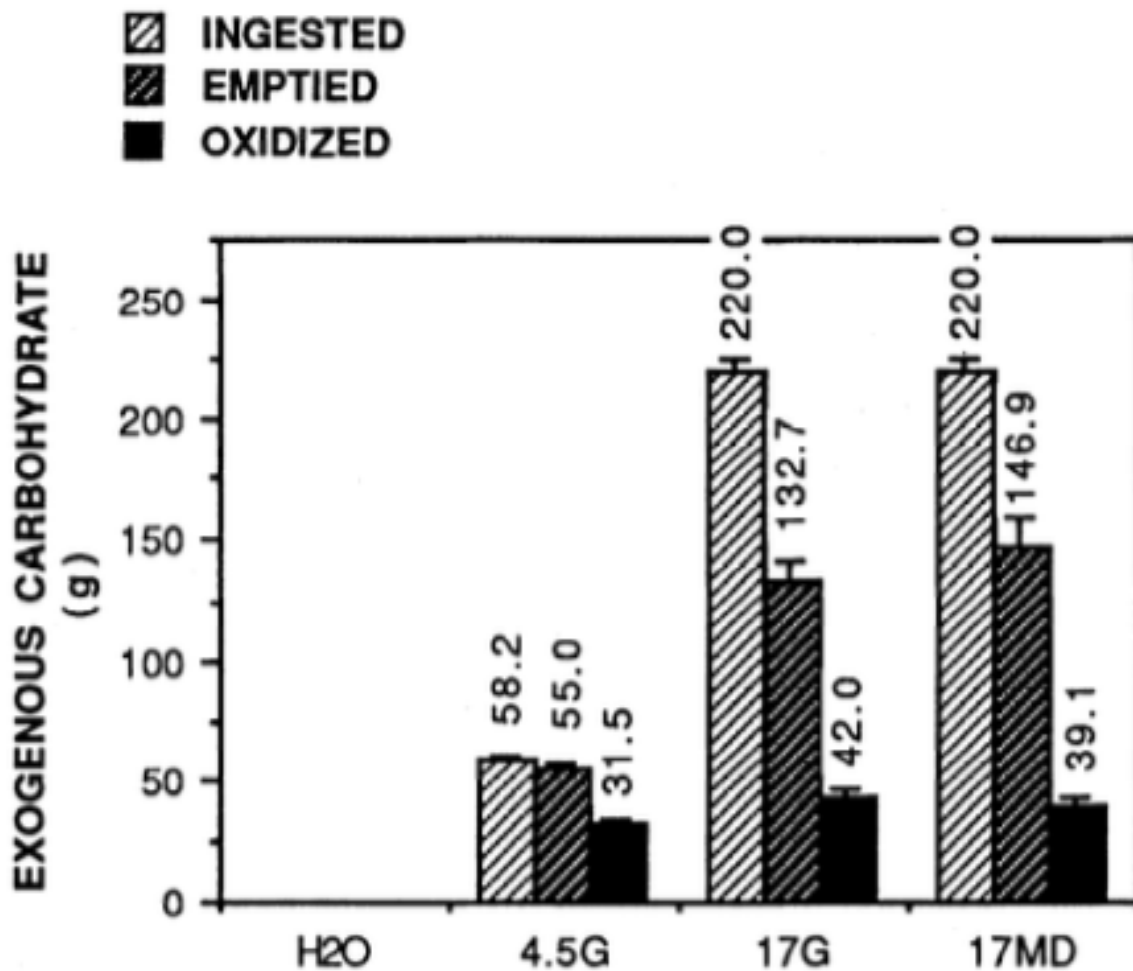


Figure 3,7 Tirée de Rehrer et al.1992. Dose ingérée, volume de solution vidangé et quantité de glucides exogène oxydée pour des solutions de glucose ayant des concentrations de 4,5 % (4,5G) ou 17 % (17G); et une solution de maltodextrine à 17 % (17 % MD).

3.2.3 Le taux d'ingestion

Le taux d'ingestion du glucose fait référence à la quantité de glucose qu'un athlète ingère par unité de temps. Ce taux est souvent rapporté en gramme de substrat par heure d'exercice. Pendant longtemps, les travaux de Fielding et coll. (1985) semblaient démontrer qu'un taux de 22 g/h de glucides était nécessaire pour l'amélioration de la performance, et que le taux maximal d'oxydation des glucides exogènes ne dépassait jamais 60 g/h (Jeukendrup, 2014). C'est pourquoi l'American College of Sports Medicine (ACSM) (2009) a longtemps recommandé aux athlètes d'ingérer 30 à 60 g de glucose lors d'exercice de plus de 1 h.

Des études récentes semblent indiquer qu'il existerait une relation dose-réponse entre le taux d'ingestion des glucides, le taux d'oxydation exogène des glucides et la performance (Jeukendrup, 2014; Stellingwerff & Cox, 2014a). Entre autres, une étude de Smith (Smith et coll., 2010) publiée en 2010 a tenté de faire le lien entre la dose d'ingestion de glucose, le taux d'oxydation exogène du glucose et la performance chez des cyclistes. Dans cette étude, douze cyclistes entraînés ont effectué 2 h de vélo à 77 % de leur VO_{2pic} en consommant du glucose à des taux de 13, 30 et 60 g/h, suivi d'un contre la montre de 20 km sans ingestion supplémentaire de glucose. Les taux d'oxydation du glucose exogène ont été mesurés (voir figure 3.8, graphique du haut à gauche, page 31) et la performance évaluée par la puissance moyenne de travail ainsi que par le temps requis pour compléter les 20 km (voir Tableau 3.2, page 32). D'après les résultats de cette étude, il est possible de constater que le taux d'oxydation exogène du glucose est plus élevé et la performance au 20 km est meilleure plus la dose de glucose exogène ingéré est élevée. Ces résultats confirment donc l'importance d'optimiser le taux d'ingestion de glucose des athlètes qui cherchent à optimiser leurs performances.

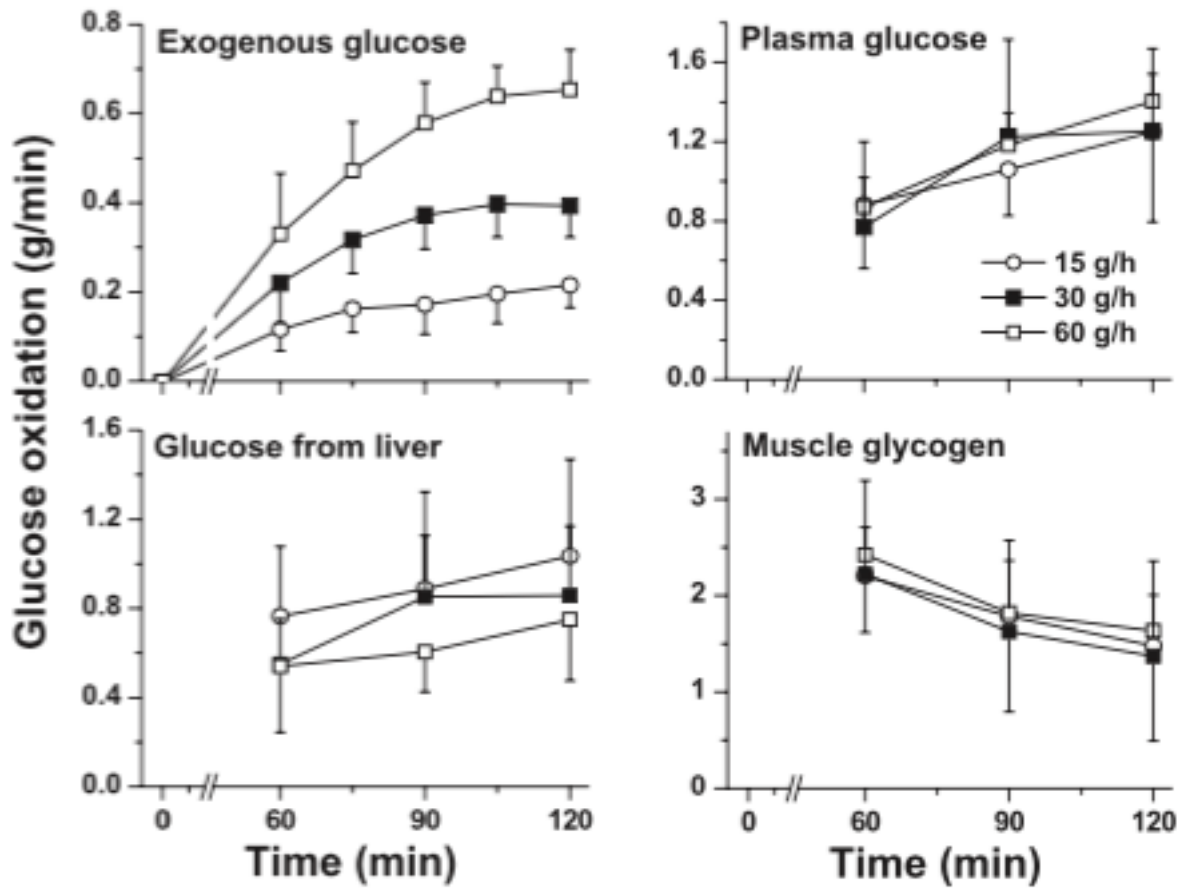


Figure 3,8 Tirée de Smith et coll. 2010. Taux d'oxydation du glucose provenant de l'oxydation exogène du glucose, du glucose plasmatique, du glucose hépatique et du glycogène musculaire pendant la deuxième heure d'exercice avec ingestion de 15, 30 et 60 g/h de glucose. Valeurs sont les moyennes \pm SD.

	Time Trial Performance		Improvement in Power Output, %		
	Minutes	Watts	15 g/h Glucose	30 g/h Glucose	60 g/h Glucose
Placebo	36.4 ± 2.9	210 ± 36	7.4, 1.4 to 13.4 (0.46) 95.4%, very likely (12) <i>P</i> = 0.014	8.3, 1.6 to 15.2 (0.52) 95.7%, very likely (11) <i>P</i> = 0.009	10.7, 2.5 to 18.9 (0.73) 96.2%, very likely (<10) <i>P</i> = 0.001
15 g/h Glucose	35.2 ± 2.8	225 ± 40		0.8, 0.1 to 1.5 (0.05) 15.1%, very unlikely (204) <i>P</i> = 0.773	3.1, 0.5 to 5.7 (0.21) 89.9%, likely (22) <i>P</i> = 0.299
30 g/h Glucose	35.0 ± 2.6	227 ± 40			2.3, 0.4 to 4.2 (0.16) 84.4%, likely (15) <i>P</i> = 0.413
60 g/h Glucose	34.7 ± 2.1	232 ± 34			

Tableau 3,2 Tirée de Smith et coll. 2010. Performance et amélioration de la puissance développée pendant un contre la montre de 20 km avec ingestion de 15, 30 et 60 g/h de glucose. Les valeurs en minutes et watts sont les moyennes ± SD.

Ces recommandations sont encore valides lorsqu'on considère l'ingestion d'un seul type de glucides comme le glucose, avec une préférence pour un taux de 60 g/h lors d'un exercice d'endurance de plus 1 h. Par contre, de nouvelles données publiées dans les derniers 5 à 10 ans permettent d'améliorer les recommandations données aux athlètes comme l'indique Jeukendrup dans sa revue de 2011. Ces recommandations ont aussi été adoptées par l'ACSM qui a publié ses plus récentes recommandations à l'hiver 2016. Les recommandations suggèrent maintenant l'ingestion de 30-60 g/h de glucides pendant un exercice d'endurance de 1 à 2,5 h incluant les sports impliquant des changements de direction fréquents, indépendamment du niveau de forme physique de l'athlète. Pour les activités d'ultra-endurance de plus de 2,5 à 3 h, la quantité recommandée augmente et les athlètes peuvent alors consommer jusqu'à 90 g/h d'un mélange de glucides (glucose et fructose) sollicitant différents transporteurs intestinaux favorisant ainsi leur absorption (Academy of Nutrition and Dietetics et al., 2016b). Malheureusement, les proportions du mélange de glucides ne sont pas spécifiées puisqu'il y a un manque de données probantes à ce sujet. Finalement, l'ACMS maintient que les activités de moins d'une heure ne requièrent pas l'ingestion de glucides. Par contre le rinçage de la bouche à intervalles réguliers avec une solution contenant des glucides semble avoir des effets positifs sur la performance lors d'activité de 45-75 min. Cet effet serait dû à l'action stimulante des glucides sur le cerveau et le système nerveux central qui améliorerait la perception de bien-être, et aurait pour effet d'augmenter la puissance de travail choisie par l'athlète.

Selon plusieurs auteurs, il semble que l'oxydation exogène des glucides soit limitée par la capacité de l'intestin à absorber les glucides (Jentjens, Moseley, et coll., 2004; Jeukendrup, 2010; Stellingwerff & Cox, 2014a). Les transporteurs sodium dépendant (SGLT1) utilisé par le glucose sont saturés avec une dose d'environ 60 g/h (Jentjens, Moseley, et coll., 2004). Par contre, lorsque les sujets ingèrent simultanément du glucose à ce taux en plus du fructose, qui utilise un différent transporteur (GLUT-5), le taux d'oxydation est significativement plus élevé que le taux moyen observé (~1g/min) (Jentjens, Moseley, et coll., 2004). Ce phénomène lié au transport des monosaccharides vers la lumière intestinale pourrait donc expliquer les résultats publiés par Jentjens en 2004 qui rapportent un taux d'oxydation exogène de 1,26 g/min. En effet, plusieurs études ont été publiées depuis 2004 qui confirment les résultats de l'étude de Jentjens. Dans sa revue de 2010, Jeukendrup rapporte que l'ingestion de mélanges de

monosaccharides à des doses excédent 60-70 g/h de glucose-fructose ou de maltose-fructose (donc des mélanges exploitant différents transporteurs intestinaux) lors d'un exercice de plus de 2 heures permet d'oxyder jusqu'à 20-50% plus de glucides que si la solution contient seulement une quantité isocalorique de glucose ou de maltodextrine. Par contre, pour avoir cette oxydation accrue, l'athlète doit consommer une dose excédant 60-70 g/h d'un mélange de glucides (Jeukendrup, 2010). Ces résultats ont été confirmés par l'étude de Hulston et al en 2009 qui n'a démontré aucune différence d'oxydation exogène à des doses d'un mélange de glucose-fructose inférieur à 60 g/h (Hulston et coll., 2009). Dans sa revue de 2014, Jeukendrup révisé à la hausse le pourcentage et rapporte qu'il est possible d'oxyder jusqu'à 75 % plus de glucides lorsqu'on ingère une combinaison de glucides qui utilisent d'autres récepteurs que les SGLT1 (Jeukendrup 2014 Sports Med).

3.3 Les caractéristiques de l'exercice

3.3.1 Effet de la puissance de travail

Le $VO_2\text{max}$ représente l'aptitude aérobie et c'est le critère utilisé afin de catégoriser les sujets selon leur niveau d'entraînement. Le VO_2 en état stable pendant l'exercice correspond à la puissance aérobie absolue et est utilisé pour caractériser l'intensité absolue de l'exercice. Le $\%VO_2\text{max}$, quant à lui, correspond à la puissance de travail relative de l'exercice effectué par les sujets et soutenue pendant la période d'observation.

Peu d'études ont tenté d'évaluer l'impact du niveau d'entraînement sur l'oxydation exogène du glucose pendant l'exercice prolongé. Krzentowski et coll. (1984) ont comparé les taux d'oxydation du glucose exogène des sujets avant et après un programme d'entraînement de 6 semaines (Krzentowski et coll., 1984). Lors des tests, les sujets devaient travailler pendant 105 min à 40 % du $VO_2\text{max}$ mesuré avant la période d'entraînement, soit une puissance absolue de 1,3 L/min, tout en ingérant 100 g de glucose. La puissance relative exprimée en pourcentage de leur $VO_2\text{max}$ réelle était donc de 40,6 % avant et 32,1 % après les 6 semaines d'entraînement. Le programme d'entraînement était constitué de 60 min de vélo à 30-40% du $VO_2\text{max}$ 5 jours par semaines pendant 6 semaines. Krzentowski et coll. (1984) rapportent une amélioration du $VO_2\text{max}$ de 29 % après le programme d'entraînement, soit une augmentation de 3,2 L/min à 4,1 L/min. De plus, le taux d'oxydation exogène du

glucose était légèrement plus élevé après le programme d'entraînement, soit 0,44 vs 0,54 g/min dans les dernières 30 min d'exercice respectivement. Jeukendrup et coll. (1997a) ont plutôt étudié l'effet du statut initial d'entraînement sur l'oxydation des substrats à l'exercice. Dans cette étude, les auteurs ont comparé les taux d'oxydation du glucose exogène de 7 athlètes masculins très entraînés ($VO_2\text{max}$ de 5,2 L/min) à 8 hommes non entraînés ($VO_2\text{max}$ de 3,5 L/min) pendant 120 min d'exercice à 60 % de leurs $VO_2\text{max}$ respectifs tout en ingérant environ 130 g de glucose (~1,08 g/min) (Jeukendrup et coll., 1997a). Contrairement à l'étude de Krzentowski, ils n'ont observé aucune différence significative dans le taux d'oxydation exogène du glucose dans les dernières 60 min d'exercice entre les 2 groupes (50 vs 45 g pour les hommes très entraînés et non entraînés respectivement).

Dans deux études publiées en 1999, on a comparé l'effet sur les taux d'oxydation exogène du glucose d'un exercice prolongé effectué par des sujets très entraînés et peu entraînés, aux mêmes puissances de travail absolues et relatives (Burelle et coll., 1999 b; van Loon, Jeukendrup, Saris, & Wagenmakers, 1999a). Burelle et coll. (1999b) ont étudié 6 sujets très entraînés ($VO_2\text{max}$ 4,61 L/min) et 6 sujets sédentaires ($VO_2\text{max}$ 3,45 L/min), et leur ont fait faire 90 min de vélo à 68 % de leurs $VO_2\text{max}$ respectifs en ingérant 100 g de glucose en 4 doses de 25 g. Les sujets entraînés ont refait l'expérience, mais cette fois à la même puissance absolue que les sujets non entraînés donc à 47 % de leur $VO_2\text{max}$. Les résultats indiquent que pour la même puissance absolue et relative, le taux d'oxydation exogène du glucose était plus élevé chez les sujets entraînés que les non entraînés (39,0 et 44,4 g / h pour les sujets très entraînés à la même puissance relative et absolue, vs 33,6 g/h pour les sujets sédentaires). La contribution de l'oxydation exogène du glucose à la dépense énergétique totale était par contre semblable entre les sujets entraînés et sédentaires lors du travail à la même puissance relative (17,9 vs 18,0 % respectivement), mais significativement plus élevée chez les sujets entraînés à la même puissance absolue (22,5 vs 18 % respectivement). Van Loon et coll. (1999a) ont fait sensiblement la même étude, mais avec un exercice de 120 min à 50 % du $VO_2\text{max}$ avec ingestion de 78 g de glucose, donc un exercice un peu plus long à une puissance de travail et une dose de glucose un peu plus faible. Leurs sujets avaient des $VO_2\text{max}$ de 5,2 et 4,0 L/min, donc légèrement plus élevés que les sujets dans l'étude de Burelle et coll. (1999 b). Contrairement aux résultats rapportés par Burelle et coll. (1999 b), van Loon et coll. (1999a) ne rapporte aucune différence significative dans les taux d'oxydation exogène du glucose au

cours des 120 min d'exercice (82,8 vs 90,0 vs 86,4 g). Selon eux, le taux d'oxydation exogène du glucose n'est donc pas influencé par le niveau d'entraînement des sujets.

Dans une revue non systématique publiée en 2014, Jeukendrup rapporte que basé sur les études publiées sur le sujet, il ne semblait pas y avoir de différence significative d'oxydation exogène de glucose pour une même durée d'exercice à même intensité relative ou absolue (Jeukendrup, 2014). Par contre, dans cette revue, il cite seulement 2 des études mentionnées ci-haut, soit celles desquelles il est co-auteur (Jeukendrup 1997, et van Loon et coll. 1999). Il apporte cependant des arguments importants. Il note que les sujets non entraînés dans ces études possédaient un VO_2 max plus élevé que la population sédentaire. Il semble donc qu'il pourrait être possible d'extrapoler les recommandations à des populations athlétiques de différents niveaux (amateurs ou même élites), mais peut-être pas à une population sédentaire (Jeukendrup, 2014). De plus, dans la même revue, Jeukendrup remarque que les taux d'oxydation exogène des glucides tendent à se stabiliser à des intensités de travail entre 51 et 64 % du VO_2 max, et qu'il n'y a aucune différence significative entre 60 à 75 % du VO_2 max. Par contre, selon lui, il serait possible qu'à des intensités de travail plus faible, les taux d'oxydation des glucides diminuent, et qu'une différence soit alors significative. Jeukendrup (2014) suggère donc qu'il serait peut-être important de réviser les recommandations à la baisse selon l'intensité de l'exercice effectué par l'individu. Par exemple, deux hommes de 70 kg qui court 42,2 km en 2,5 et 4 h dépenseront tous les deux environ 3 000 kcal. Lorsqu'on les transforme en kcal/h, on obtient 1200 et 750 kcal/h respectivement. Il existe donc une grande différence entre la dépense énergétique par heure d'exercice selon l'intensité de l'effort que les coureurs déploient. C'est pour cette raison que Jeukendrup suggère que l'athlète qui s'exerce à une intensité de travail moins grande ne devrait peut-être pas ingérer la même quantité de glucides par heure, donc une quantité inférieure à 90 g/h pour des activités de plus de 2,5 heures.

3.4 Autres facteurs influençant l'oxydation des glucides exogènes

3.4.1 L'effet de la co-ingestion d'autres substrats sur l'oxydation exogène du glucose

On a longtemps cru que le taux maximal de glucides pouvant être oxydé à l'exercice était de 60 g/h, et ce peu importe le type de glucides ingérés (se référer à la section 3.2.3). Dans une étude publiée en 2004, Jentjens et al ont comparé le taux d'oxydation exogène de deux solutions de glucose (1,2 g/min et 1,8 g/min) et d'un mélange de glucose + fructose (1,2 g/min + 0,6 g/min) pendant 120 minutes de vélo à 63 % du VO_2 max chez 8 cyclistes entraînés. Les auteurs n'ont noté aucune différence dans l'oxydation du glucose exogène durant les dernières 60 min d'exercice entre les solutions à 1,2 g/min et 1,8 g/min de glucose, et la solution de glucose + fructose ($0,75 \pm 0,04$, $0,75 \pm 0,04$ et $0,77 \pm 0,04$ g/min, respectivement). Par contre, l'oxydation totale des glucides exogènes de la solution glucose + fructose était significativement plus élevée ($1,16 \pm 0,06$ g/min), s'expliquant par l'oxydation du fructose exogène ($0,38 \pm 0,02$ g/min) s'additionnant à celle du glucose exogène. Comme il est possible de constater à la figure 3.9 (page 39), l'oxydation accrue de glucides exogènes suite à la co-ingestion de glucose et de fructose est le résultat de l'oxydation exogène du fructose, puisqu'il n'y a aucune différence significative entre la moyenne d'oxydation du glucose exogène entre les 3 solutions utilisées. Cette différence représente une augmentation de 55 % de l'oxydation des glucides exogènes totaux avec la co-ingestion de fructose, sans toutefois modifier l'oxydation du glucose exogène.

L'ingestion de mélanges de lipides et de glucides a été peu étudiée. Il semble par contre que la co-ingestion de lipides à chaînes moyennes (MCT, pour « Medium Chain Triglycerides »), qui sont plus facilement absorbables que les lipides à chaînes longues, n'influence pas l'oxydation exogène du glucose (Jeukendrup, Thielen, Wagenmakers, Brown, & Saris, 1998). Dans son étude, Jeukendrup et coll. (1998) avaient étudié le taux d'oxydation exogène des glucides pendant un exercice de 120 min à 60 % du VO_2 max avec ingestion d'une solution à 10 % glucose ou 10 % glucose et 5 % lipides à chaînes moyennes. Ils ont rapporté des taux d'oxydation exogène similaires pour les deux solutions soit, 0,81 g/min avec

la solution de glucose, et 0,78 g/min avec la solution de glucose et MCT (voir la figure 3.10, page 40).

L'ingestion de protéines ou d'acides aminés pendant l'exercice a aussi été peu étudiée, l'information sur le sujet est donc très limitée. Par contre, une étude d'Oosthuyse (2015) publiée en 2015 indique que la co-ingestion de protéines de lactosérum (15,3 g) ou de caséine (15,3 g) avec une source de fructose : glucose (63,0 + 35,3 + 27,7 g pour un ratio de 0,8 :1) n'a eu aucun effet sur le taux d'oxydation exogène des glucides (0,75 vs 0,74 vs 0,72 g/min pour la solution glucides, glucides + lactosérum et glucides + caséine, respectivement) (voir la figure 3.11, page 41). Les 8 cyclistes avaient ingéré des solutions à 7 % de glucides et 1,3 % protéines pendant un exercice sur vélo de 2 h à 60 % de la puissance maximal.

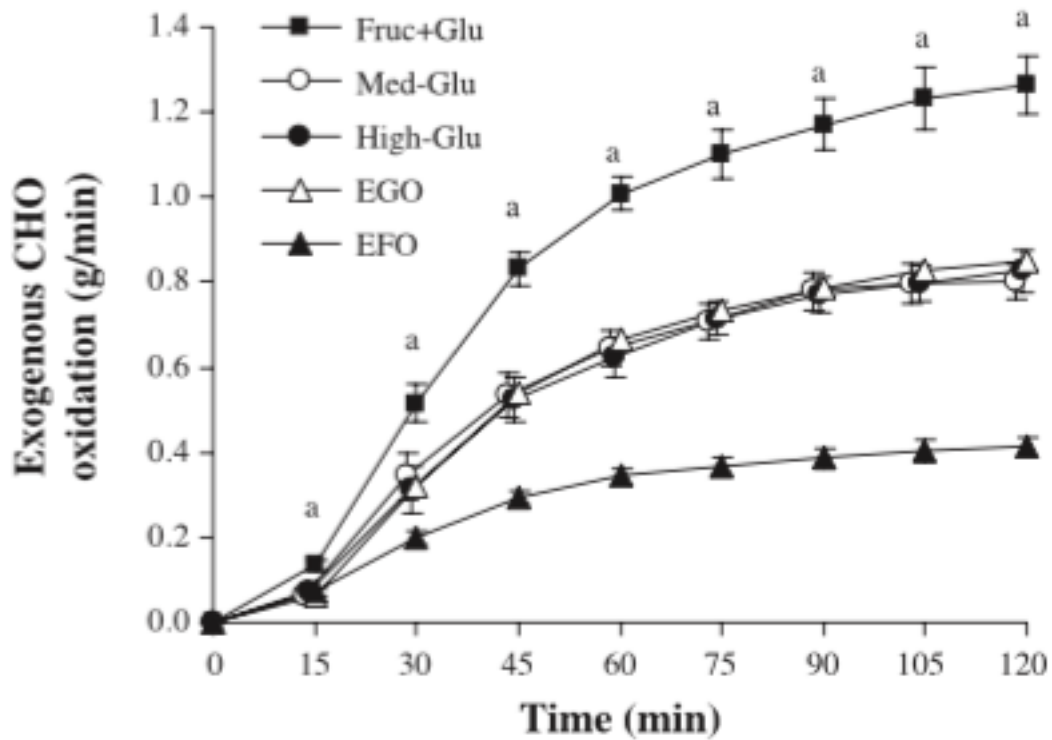


Figure 3,9 Tirée de Jentjens et coll. 2004. Taux d'oxydation exogène des glucides pendant l'exercice. Fruc+Glu, 1,2 + 0,6 g/min; Med-Glu, 1,2 g/min; High-Glu, 1.8 g/min; EGO, oxydation exogène du glucose; EFO, oxydation exogène du fructose. Valeurs sont les moyennes \pm SE. ^a significativement différent du Med-Glu et High-Glu, $P < 0,01$.

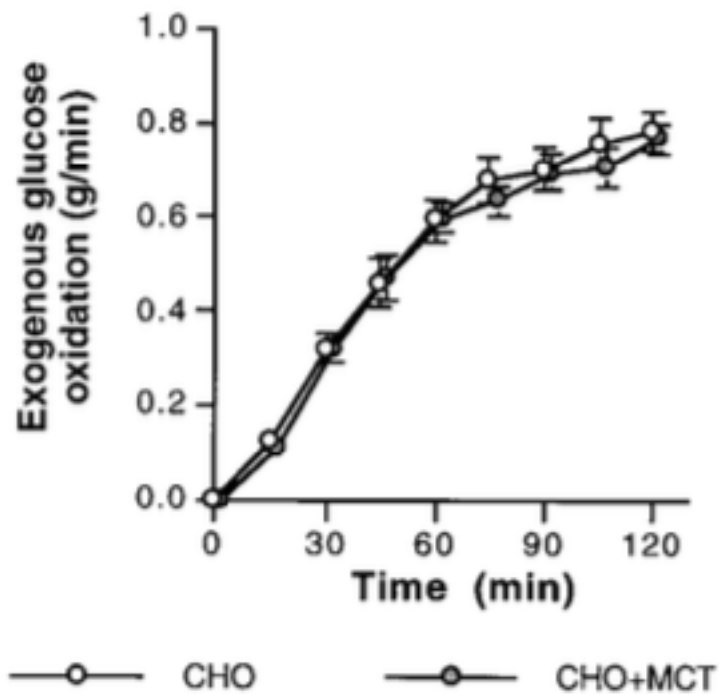


Figure 3,10 Tirée de Jeukendrup et coll. 1998. Taux d'oxydation exogène des glucides pendant un exercice de 120 min à 60 % du VO_2 max avec ingestion d'une solution à 10 % glucose (CHO) ou 10 % glucose et 5 % MCT (CHO+MCT). MCT, triglycérides à chaîne moyenne. Les valeurs sont les moyennes \pm SEM.

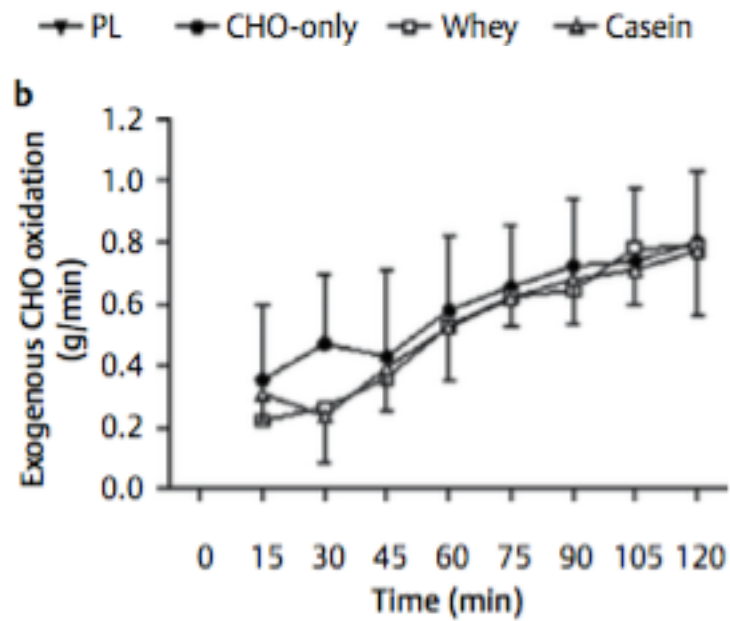


Figure 3,11 Tirée de Oosthuyse et coll. 2015. Taux d'oxydation exogène des glucides avec ingestion de solution de glucides seule (CHO-only), glucides + lactosérum (Whey) et glucides + caséine (Casein) pendant 2 heures de vélo à 60 % de la puissance maximal. Les valeurs sont les moyennes \pm SD.

3.4.2 Les facteurs environnementaux

Une seule étude a été recensée dans laquelle l'auteur comparait l'oxydation des substrats lors d'exercice en endurance dans des conditions de normoxie et d'hypoxie (Peronnet et coll., 2006). Cinq jeunes hommes actifs ont réalisé 80 min d'exercice sur ergocycle dans un environnement normal et dans un état d'hypoxie aiguë équivalent à 4 300 m d'altitude ou 445 mmHg de pression atmosphérique, avec ingestion de 140 g de glucose pendant l'exercice (Peronnet et coll., 2006). Trois conditions expérimentales ont été évaluées soit, normoxie et hypoxie à 77 % du VO_2max (aucune différence significative dans le VO_2max calculer en normoxie et hypoxie) et normoxie à 54 % du VO_2max . Les auteurs n'ont noté aucune différence significative dans le taux d'oxydation exogène du glucose entre les 3 conditions expérimentales ($21,4 \pm 2,9$, $20,2 \pm 1,2$ et $17,2 \pm 0,6$ g) durant les dernières 40 min d'exercice respectivement.

L'effet des conditions environnementales chaudes ou froides sur l'état d'hydratation est bien documenté dans la littérature (American College of Sports et al., 2007). Par contre, peu d'études ont été effectuées sur l'effet de la température sur l'oxydation exogène des substrats. Une seule étude a été recensée qui avait pour but de comparer le taux d'oxydation des glucides ingérés lors d'un exercice dans un environnement chaud vs froid (Jentjens, Wagenmakers, & Jeukendrup, 2002). Neuf hommes entraînés ont fait 90 min de vélo à 55 % de leur puissance maximale en ingérant une solution à 8 % de glucose (133 g glucose en 90 min) (Jentjens et coll., 2002). Les résultats démontrent que le taux d'oxydation exogène fut réduit ($0,76 \pm 0,06$ vs $0,84 \pm 0,05$ g/min) et que le taux d'oxydation du glycogène musculaire était augmenté ($2,07 \pm 0,16$ vs $1,66 \pm 0,09$ g/min) pendant le dernier 30 min lorsque l'exercice est effectué dans un environnement chaud (35°C) vs froid (16°C). De plus, les sujets ont rapporté plus de détresse gastro-intestinale lors de l'exercice à 35°C . Il est donc possible qu'une diminution de l'absorption intestinale soit un facteur pouvant expliquer en partie la diminution du taux d'oxydation exogène du glucose à la chaleur. Ces résultats suggèrent qu'il serait important d'adapter les recommandations de la dose de glucides à ingérer lors d'exercice d'endurance à la chaleur afin d'optimiser l'oxydation exogène tout en limitant les inconforts digestifs (c.-à-d. 50-60 g/h vs 60-70 g/h). Finalement, comme décrite à la page 27, Galloway et coll. (2001) ont observé 6 hommes actifs faisant du vélo jusqu'à épuisement à

80 % du VO_2 max à une température de 10 °C. Trois solutions ont été étudiées soit une à 2 %, à 6 % et à 12 % de glucose avec électrolytes ainsi qu'un placebo. Ce qui est à retenir cette fois-ci c'est la température à laquelle les athlètes ont performé. Les résultats indiquent que le taux d'oxydation du glucose était significativement inférieur avec la solution à 2 % (0,02 g/min) que les solutions à 6 et 12 % (0,5 et 0,7 g/min), et que ces taux sont similaires à ceux observés lors d'un exercice à intensité et durée similaire dans un environnement plus chaud. La température plus froide ne semble donc pas avoir un effet significatif sur le taux d'oxydation exogène du glucose dans ce contexte d'entraînement.

CHAPITRE 4 : Recommandations nutritionnelles

L'« American College of Sports Medicine » (ACSM) en association avec l'« Academy of Nutrition and Dietetics », et les Diététistes du Canada (DC) ont tout récemment publié une mise à jour sur la nutrition et la performance athlétique (Academy of Nutrition and Dietetics et al., 2016b). Ce document est une prise de position conjointe considérant les besoins nutritionnels des athlètes avec l'optique d'améliorer la performance athlétique (voir le tableau 4.1, p 47). Publiées en 2016, les recommandations quant à l'ingestion de glucose et de glucides pendant l'exercice reflètent les recommandations émises par Jeukendrup (2014) dans sa revue de 2014, et diffèrent sensiblement de leurs recommandations publiées en 2009 (Academy of Nutrition and Dietetics et al., 2009). Une toute nouvelle recommandation suggère aux athlètes de se rincer la bouche fréquemment avec une boisson contenant des glucides lors d'exercice de haute intensité d'une durée de 45 à 75 min. Les nouvelles recommandations n'incluent plus de concentrations optimales pour les boissons sucrées (6-8% en 2009) ni de quantité en gramme par kilogramme de poids corporel (0,7 g/kg en 2009) pour les activités physiques de plus d'une heure. Ils recommandent plutôt une quantité en gramme par heure d'activité physique sans prendre en considération le sexe, la masse, l'âge et le VO_2 max de l'athlète. De plus, aucune mention n'est faite sur le moment d'ingestion durant l'activité et ce peu importe la durée de l'évènement (en 2009, tôt après le début de l'exercice et à des intervalles de 15 à 20 min pendant la durée de l'activité). Finalement, ils ne prennent pas en considération l'intensité relative ou absolue de l'exercice de plus d'une heure (% VO_2 ,

VO₂). Ils suggèrent aussi que dans tous les cas, les calories ingérées devraient provenir principalement du glucose puisque le fructose seul peut entraîner de la détresse gastro-intestinale. Par contre, un mélange de glucides utilisant différents transporteurs semble être efficace et est recommandé lors d'exercice de plus de 2,5 heures. Finalement, l'athlète peut ingérer les glucides sous forme liquide, comme dans une boisson pour sportif, ou sous forme de barre ou de gel avec des fluides pourvu que l'aliment solide soit faible en protéines, en lipides et en fibres.

Malgré le manque de recommandations relativement à certaines caractéristiques mentionnées ci-haut, l'ACSM (2016 b) mentionne qu'il existe une littérature robuste supportant l'ingestion de différents types de glucides à des doses et des moments particuliers afin d'atteindre les effets désirés. Il est aussi fortement recommandé d'adapter ces recommandations selon les préférences et l'expérience de l'athlète, en plus de prendre en considération les côtés pratiques tels les moments où l'athlète a accès et peut consommer une boisson ou un aliment. Jeukendrup (2014) a aussi émis d'autres recommandations intéressantes dans sa revue de 2014. Selon lui, la quantité de glucides ingérés pendant l'exercice serait dépendante de la durée de l'exercice, mais aussi de l'intensité absolue de l'exercice, ainsi que du type de sport et de ses règlements. Les athlètes performants à des intensités plus faibles ont des taux d'oxydation exogènes de glucides à l'exercice qui sont plus faibles, et devraient donc ingérer une quantité de glucides inférieurs à celle recommandée au Tableau 4.1 (page 47). Finalement, afin d'éviter des inconforts gastriques et d'améliorer la capacité de l'intestin à absorber les glucides, les auteurs semblent s'entendre sur le fait qu'il est essentiel que l'athlète pratique sa stratégie nutritionnelle dans un contexte d'entraînement avant de l'appliquer dans un contexte compétitif.

En se familiarisant avec les nouvelles recommandations émises par l'ACSM en 2016 (2016 b) et celles émises par Jeukendrup (2014); (2011) dans ses revues de 2011 et 2014, il est clair qu'il manque de l'information afin de pouvoir personnaliser les recommandations aux athlètes. À titre d'exemple, selon les recommandations actuelles, un marathonien de 70 kg participant à un marathon devrait consommer la même quantité de glucides qu'une marathonnienne de 55 kg pour un même temps donné, c'est-à-dire 270 g d'un mélange de glucose : fructose pour un temps de 3 heures. Le rationnel supportant cette recommandation est qu'il semblerait que le facteur limitant le taux d'oxydation exogène du glucose est

l'absorption du glucose, et que ceci serait indépendant de la masse (ou masse maigre) de l'individu. Jeukendrup a réitéré ce point dans sa revue de 2011, et il semble que l'ACSM est en accord avec lui puisqu'ils ont retiré leur recommandation de 0,7 g de glucides par kilogramme de masse corporelle pour les exercices de plus d'une heure. Ils s'entendent par contre pour dire qu'il serait possible d'entraîner l'intestin de façon à augmenter sa capacité d'absorption des glucides ce qui aurait le potentiel d'augmenter le taux d'oxydation exogène des glucides à l'exercice (Jeukendrup, 2014). De plus, selon l'ACSM, un coureur complétant son marathon en 3 heures devrait consommer la même quantité de glucides par heure (soit 90 g/h d'exercice) que celui le complétant en 4,5 heures, mais à une intensité relative beaucoup plus faible. Jeukendrup (2014) recommande cependant d'ajuster à la baisse la quantité de glucides requise si l'intensité absolue de l'exercice n'est pas élevée, mais ne mentionne pas par un facteur de combien.

De plus en plus d'études indiquent qu'il existe un lien direct entre le taux d'oxydation exogène des glucides et la performance. Dans une méta-analyse publiée en 2011, Temesi et coll. (2011) ont étudié l'effet des recommandations en date de 2009 sur la performance en endurance. Ils ont examiné l'impact de l'ingestion de glucides à un pourcentage égal ou inférieur à 8 %, et à une dose entre 30 et 80 g/h pendant un exercice ≥ 1 heure comparé à un placebo. Les résultats indiquent que l'ingestion de glucides dans ces conditions eut un effet puissant sur l'amélioration de la performance, et ce même lorsque les sujets avaient optimisé leurs réserves endogènes de glucides avant l'exercice. Une méta-analyse de Karelis et coll. (2010) a exploré les effets de l'ingestion de glucides sur la performance en endurance et la capacité de faire de l'exercice. Selon les auteurs, un des mécanismes qui semble avoir un impact sur la performance en endurance est l'augmentation des taux d'oxydation des glucides. Ils concluent l'étude en soulignant que les mécanismes pouvant expliquer l'amélioration de la performance observée lors de l'ingestion de glucides pendant un exercice prolongé sont complexes et probablement multifactoriels, et que l'hétérogénéité des méthodologies rend l'analyse des mécanismes impliqués très difficile. Finalement l'étude de Smith et coll. (2013)) a examiné la relation entre la dose de glucides et la performance lors de 2 heures de vélo à 70 % du VO_2 max. Ils ont testé un mélange de glucose, fructose et maltodextrine (ratio 1:1:1) à 12 doses différentes, soit de 10 g à 120 g. Ils ont conclu qu'il existait une relation dose-réponse curvilinéaire entre la dose de glucides ingérée et la performance en endurance, avec la

meilleure performance à une dose de 78 g/h (ou 1,3 g/min) (Smith et coll., 2013). À la lumière de ces informations, il nous semble important de tenter de clarifier les recommandations quant aux différents facteurs pouvant influencer le taux d'oxydation exogène du glucose. La méta-analyse qui suit va donc tenter d'apporter plus d'information sur l'importance relative de chacun de ces facteurs sur l'oxydation exogène du glucose.

<p>During brief exercise</p> <p>During sustained high intensity exercise</p>	<ul style="list-style-type: none"> • <45 min • 45–75 min 	<p>Not needed</p> <p>Small amounts including mouth rinse</p>	<ul style="list-style-type: none"> • A range of drinks and sports products can provide easily consumed carbohydrate. • The frequent contact of carbohydrate with the mouth and oral cavity can stimulate parts of the brain and central nervous system to enhance perceptions of well-being and increase self-chosen work outputs.
<p>During endurance exercise including 'stop and start' sports</p>	<ul style="list-style-type: none"> • 1–2.5 h 	<p>30–60 g/h</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Carbohydrate intake provides a source of fuel for the muscle to supplement endogenous stores. • Opportunities to consume foods and drinks vary according to the rules and nature of each sport. • A range of everyday dietary choices and specialised sports products ranging in form from liquid to solid may be useful • The athlete should practice to find a refuelling plan that suits their individual goals including hydration needs and gut comfort.
<p>During ultra-endurance exercise</p>	<ul style="list-style-type: none"> • >2.5–3 h 	<p>Up to 90 g/h</p>	<ul style="list-style-type: none"> • As above. • Higher intakes of carbohydrate are associated with better performance. • Products providing multiple transportable carbohydrates (Glucose:fructose mixtures) achieve high rates of oxidation of carbohydrate consumed during exercise.

Tableau 4,1 Tirée de l'ACSM 2016. Extrait du tableau résumant les recommandations sur l'ingestion des glucides par les athlètes.

CHAPITRE 5 : Méta-analyse

Exogenous glucose oxidation and its contribution to energy yield during prolonged exercise: a meta-analysis

Oxydation de glucose exogène et sa contribution à la fourniture d'énergie au cours de l'exercice prolongé: une méta-analyse

Mélanie Paradis¹, Francois Peronnet¹, Laurent Bosquet², Jonathan Tremblay¹

¹*Department of Kinesiology, University of Montreal, Montreal, Québec, CANADA;*
²*Faculty of Sport Sciences, Laboratory MOVE (EA 6413), University of Poitiers, Poitiers, France*

ABSTRACT

Purpose: To assess the effects of subjects' characteristics, solution and ingestion modalities, as well as exercise characteristics on the oxidation of exogenous glucose (EGO) and its contribution to the energy yield through a meta-analysis. **Methods:** Three databases were searched from which 73 of 496 potential studies met inclusion criteria. Sex, age, body mass, VO₂max, timing of ingestion, rate of ingestion, solution concentration, exercise's absolute and relative intensity, and exercise duration were used as moderators. Standardized mean difference (SMD) in the rate of exogenous glucose oxidation and its contribution to the energy yield was calculated and weighted by the inverse of variance to calculate an overall effect and its 95% confidence interval (CI). **Results:** We found that women had a higher contribution of EGO to the energy yield vs men (21.7 vs 16.8%). There was also a tendency for the rates of EGO to be higher when glucose was ingested during (0.62 g/min), or before and during (0.52 g/min) prolonged exercise compared to only ingesting glucose in the 30 minutes preceding (0.26 g/min) or in the first few minutes (0.39 g/min) of exercise. There seems to exist a curvilinear dose-

response relationship between the rate of ingestion and the rate of EGO, with a plateau reached around 0.7 g/min. There was a significant difference in the rate of EGO when the subjects ingested a solution at a concentration below 8% (0.44 g/min) and one between 8 to 10% (0.60 g/min). The effect was not significant for higher concentrations. There was a significant increase in EGO when the exercise was performed at a $VO_2 \geq 2$ L/min, but we see a marked decrease in its contribution to energy yield when VO_2 reaches >2.5 L/min. There also appears to be a curvilinear relationship between the relative intensity of the exercise (% VO_{2max}) and the rate of EGO and its contribution to the energy yield, peaking between 50-70% VO_{2max} . **Conclusion:** Many factors can contribute to EGO and its contribution to the energy yield and the results from this meta-analysis confirm a dose-response relationship. Additional factors, such as exercise VO_2 or % VO_{2max} , and ingestion timing also have a significant effect. Further studies might be needed with women and subjects with different ages and body mass to avoid bias due to an unbalanced number of studies when comparing subject characteristics. These results should help improve nutritional recommendations for carbohydrate ingestion during prolonged exercise.

KEYWORDS

Fuel selection, carbon isotopes, indirect respiratory calorimetry

INTRODUCTION

Exogenous glucose oxidation is a determinant of sport performance especially in activities lasting over one hour (Academy of Nutrition and Dietetics, Dieticians of Canada, & American College of Sports Medicine, 2016a; Smith et al., 2010; Stellingwerff & Cox, 2014b). Numerous articles have been published over the years investigating the various factors that may influence the capacity of the human body to oxidize exogenous glucose in hope of improving the basic knowledge and therefore help improving nutritional recommendations regarding the use of glucose during exercise (Jentjens, Venables & Jeukendrup, 2004; Jeukendrup, 2014; Tremblay et al., 2010).

Some of these factors concern the subjects themselves such as the sex, body mass, age and peak oxygen uptake of an individual. Others are characteristics pertaining to the substrate itself such as the solution concentration, or to the timing and rate of ingestion. Finally, characteristics such as the absolute and relative intensity of the exercise performed as well as the duration of an exercise can also influence the rate of exogenous glucose oxidation.

The lack of uniformity in methodologies used to investigate the oxidation of exogenous glucose and other substrates makes it difficult, and in some cases impossible, to make direct comparisons between studies. Although a consensus seems to exist amongst authors of reviews published in the last few years regarding the effects of glucose ingestion on exogenous glucose oxidation and their effects on performance, the small number of subjects in each study as well as the heterogeneity of methodologies make it difficult to generalize the findings. Furthermore, these reviews tend to discuss the effect of all or some of the factors mentioned above but do not attribute a weight when it comes to the relative importance that these factors have to one another.

The aim of this study is therefore to assess the effects of sex, age, body mass, peak oxygen uptake, timing of ingestion, rate of ingestion, solution concentration, VO_2 of exercise as well as exercise duration on the oxidation of exogenous glucose through the review and meta-analysis of the available literature. Furthermore, a metaregression will be performed to try to ascertain if these factors have an impact on the rate of exogenous glucose oxidation. The information gathered through this meta-analysis should contribute to customize the nutritional recommendations for athletes to help them achieve their performance objectives.

METHODS

Literature search strategy

The databases *Embase* (1974 to 2014), *PubMed* (1946 to 2014), and *Web of Science* (1945 to 2014) were searched using the terms fuel selection, oxidation, substrate

utilization, substrate utilization, carbon 13, ^{13}C , carbon 14, ^{14}C , carbon isotopes, labelled carbon, exercise, and physical. The reference lists of the articles obtained were searched manually to obtain further studies not identified electronically. This led to the identification of 496 potential studies for inclusion in the analysis (Figure 1).

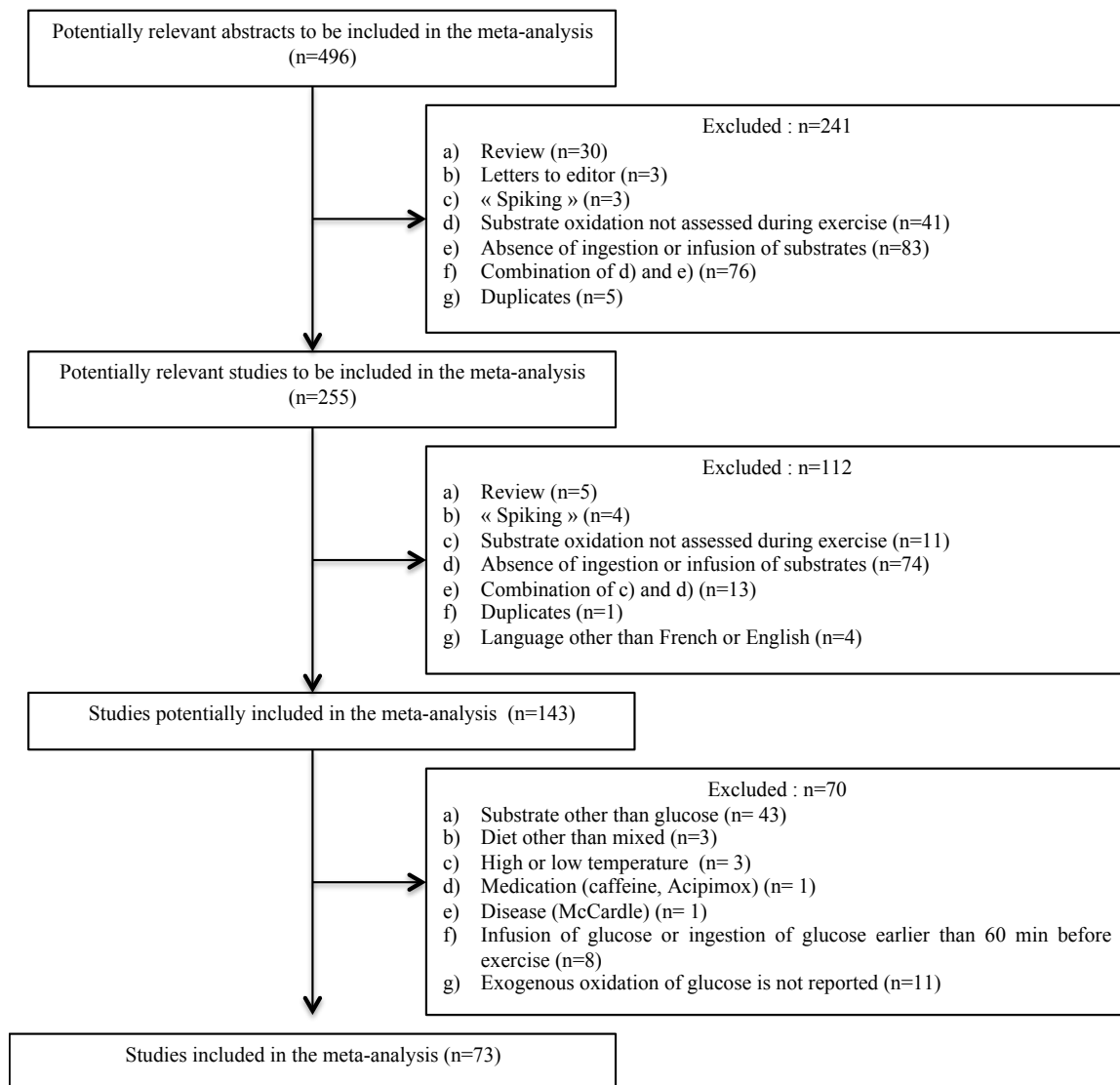


Fig. 1. Flow chart of the study selection process.

Selection Criteria

Studies were excluded from the study in a two-step selection process. The first exclusion criterion were: 1) reviews/letters to the editor; 2) duplicates; 3) “spiking” (methodological error); 4) substrate oxidation was not assessed during exercise; 5) there was no ingestion or infusion of a substrate; 6) article was written in a language other than English or French. The second exclusion criterion were: 1) use of a substrate other than glucose; 2) diets other than mix; 3) high or low temperature; 4) use of medication; 5) presence of disease; 6) ingestion of glucose earlier than 60 min before exercise; 7) infusion of substrate and 8) exogenous oxidation of glucose that was not reported. Studies were also excluded if they presented results reported in a previous publication or if the paper did not report the number of participants and all the necessary data to calculate effect sizes.

Coding for the Studies

One reviewer read and coded each included study (MP) using the following moderators: sex (male, female, both), age (exact; < 25 and \geq 65 years old), body mass (exact; <70, 71 to 75, 76 to 80 and >80 kg), peak oxygen uptake (exact; <4.00, 4.00 to 4.49, 4.50 to 4.99 and >5 L.min⁻¹), timing of ingestion (from -30 to -5, from -5 to 30 min, during exercise, before and during exercise), ingestion rate (exact, \leq 0.6, 0.7 to 0.9, 1 to 1.2, \geq 1.3 g.min⁻¹), solution concentration (exact; <80, 80 to 99, 100 to 149, >150 g.L⁻¹), O₂ consumption during exercise (exact; <2, 2 to 2.49, 2.5 to 2.99, \geq 3 L.min⁻¹), exercise duration (exact; <120, 120, >120 min). A nominal scale was used for the coding of sex, while an interval scale was used for the coding of the other moderators. Any study for which inclusion was questioned by the first reviewer was reviewed by a second (JT) and third (FP) independent reviewer. Any disagreements between the reviewers were discussed and resolved in a consensus meeting.

Statistical Analysis

Considering that the effect of intervention on the oxidation rate of exogenous glucose may differ according to the characteristics of the drink and its modalities of ingestion, the exercise intensity and duration and other moderators relative to participant characteristics, we, a priori, decided to use a random-effects model with the DerSimonian

and Laird method. Standardized mean effects (SME) were computed and weighted by the inverse of variance to calculate an overall effect and its 95% confidence interval. Weighted SMEs and standard errors were calculated for each category within moderator variables, as well as 95% confidence intervals to determine whether each SME was different from 0. A Q-test based on the analysis of variance was performed to test the null hypothesis that the effect of the intervention was similar between the categories of a moderator variable (Borenstein, Hedges, Higgins, & Rothstein, 2009). When the null hypothesis was rejected, pairwise comparisons were performed with a Z test. The results of the Q test were also used to compute the I^2 statistic, which represents for each category of a moderator variable the percentage of the variability between studies that is due to clinical and/or methodological heterogeneity rather than sampling error (Borenstein et al., 2009). Finally, a meta-regression was performed to assess the relationship between SME and factors affecting exogenous glucose oxidation and its contribution to the energy yield. All calculations were made with Comprehensive Meta-analysis (www.meta-analysis.com).

RESULTS

Overall results

The literature search allowed the identification of 496 potentially relevant publications spanning from 1977 to 2012, of which 73 met all inclusion criteria (Adopo et al., 1994; Burelle et al., 2006; Burelle et al., 1999; Caron et al., 2004; Couture et al., 2002; Derman et al., 1996; Desbrow et coll., 2009; Goedecke et coll., 1999; Harvey et coll., 2007; Hawley et coll., 1994; Hulston et coll., 2008; Huslton et coll., 2009; Jandrain et coll., 1993; Jandrain et coll., 1989; Jentjens et coll., 2004; Jentjens et coll., 2004; Jentjens et coll., 2004; Jentjens et coll., 2005; Jentjens et coll., 2005; Jeukendrup et coll., 1997; Jeukendrup et coll., 2006; Jeukendrup et coll., 1999; Jeukendrup et coll., 1998; Johannsen et coll., 2007; Krzentowski et coll., 1984; Krzentowski et coll., 1984; Krzentowski et coll., 1981; Leese et coll., 1996; Leijssen et coll., 1995; Massicotte et coll., 1992; Massicotte et coll., 1994; Massicotte et coll., 1989; Massicotte et coll., 1990; Massicotte et coll., 1992; Massicotte et coll., 1993; Massicotte et coll., 1996; Massicotte et coll.,

1986; Massicotte et coll., 1996; M’Kaouar et coll., 2004; Moseley et coll., 2005; O’Hara et coll., 2012; Pallikarakis et coll., 1986; Partington et coll., 2000; Péronnet et coll., 2009; Péronnet et coll., 1993; Péronnet et coll., 1997; Péronnet et coll., 1990; Péronnet et coll., 2006; Pirnay et coll., 1982; Pirnay et coll., 1977; Pirnay et coll., 1995; Pirnay et coll., 1995; Racette et coll., 2005; Rauch et coll., 1998; Rauch et coll., 1995; Rehrer et coll., 1992; Riddell et coll., 2000; Riddell et coll., 2000; Riddell et coll., 2001; Riddelle et coll., 2003; Robitaille et coll., 2007; Röcker et coll., 1996; Rowlands et coll., 2012; Rowlands et coll., 2012; Rowlands et coll., 2011; Ruzzin et coll., 2003; Smith et coll., 2010; Tremblay et coll., 2010; Tremblay et coll., 2009; Van Loon et al., 1999; Wallis et al., 2006; Wallis et al., 2007; Yeo et al., 2005). The most common reasons for exclusion were (a) the use of a substrate other than glucose (b) substrate oxidation was not assessed during exercise, and (c) the absence of ingestion or infusion of a substrate. A more detailed description of the data collected from each study is available as supplemental material.

Moderating Variables: Population Characteristics

The potential effect of population characteristics on the magnitude of exogenous glucose oxidation rate and its contribution to energy yield are presented in Table 1. The rate of exogenous glucose oxidation was not different between men and women (0.54 and 0.53 g/min respectively) but there was a significant difference in the percentage of energy yield between the sexes (16.80 and 21.17 % respectively, $P < 0.05$ for both). The rate of exogenous glucose oxidation was also significantly higher in subjects with a mass of 71–75 kg as opposed to subjects with a mass of 81 kg and above (0.569 vs 0.438 g/min, $P < 0.05$ for both). The contribution to energy yield was also significantly higher in subjects with a mass of 71–75 kg compared to the two biggest category of subjects (19.980 vs 14.705, $P < 0.05$; and 19.980 vs 14.630 %, $P < 0.01$). There was a significant difference in the rate of glucose between the younger (>25 yrs) and older subjects (≥ 25 yrs) with the older subjects having higher values (0.48 vs 0.59 g/min; $P < 0.05$). Finally, there was a significant difference between subjects with a $\text{VO}_2\text{max} < 4$ L/min and ≥ 5 L/min (0.520 vs 0.701 g/min; $P < 0.05$), and subjects with a VO_2max between 4 and

4.49 L/min and those between 4.5 and 4.99 L/min and ≥ 5 L/min (0.460 vs 0.617 and 0.701; $P < 0.05$ for both).

Table 1. Effect of glucose ingestion on the rate of exogenous glucose oxidation and its contribution to the energy yield according to the subjects characteristics

	ExoGlu Oxidation Rate (g/min)			Percent Energy Yield (%)				
	g/min	95% CI		%	95% CI			
Entire Population	0.534	0.489	-	0.580	17.038	15.577	-	18.500
Sex								
A: Men	0.54	0.49	-	0.59	16.80 ^b	15.27	-	18.33
B: Women	0.53	0.45	-	0.61	21.71	17.20	-	26.22
Mass (kg)								
A : up to 70	0.513	0.447	-	0.579	19.980 ^{cd}	17.890	-	22.069
B : 71 to 75	0.569 ^d	0.502	-	0.635	16.703	14.794	-	18.612
C : 76 to 80	0.535	0.439	-	0.632	14.705	12.288	-	17.122
D : 81 and above	0.438	0.325	-	0.550	14.630	10.953	-	18.308
Age (y)								
A : inferior to 25	0.48 ^b	0.43	-	0.54	16.78	14.68	-	18.87
B : 25 and above	0.59	0.53	-	0.65	17.31	15.46	-	19.15
VO₂max (L/min)								
A : <4	0.520 ^d	0.458	-	0.582	19.029 ^b	16.892	-	21.167
B : 4 to 4.49	0.460 ^{cd}	0.395	-	0.525	15.207	13.126	-	17.289
C : 4.5 to 4.99	0.617	0.501	-	0.732	16.433	13.213	-	19.653
D : 5 and above	0.701	0.585	-	0.816	18.237	14.822	-	21.652

All values for the rates and percent energy yield where significant ($P < 0.00$) and their respective value of I^2 was zero. ExoGlu: exogenous glucose.

^b Different from B. ^c Different from C. ^d Different from D. ($P < 0.05$)

Moderating Variables: Solution and Ingestion Modalities

The effects of the timing of ingestion, solution concentration and ingestion rate on the rate of exogenous glucose ingestion and its contribution to the energy yield are presented in Figs 1 and 2.

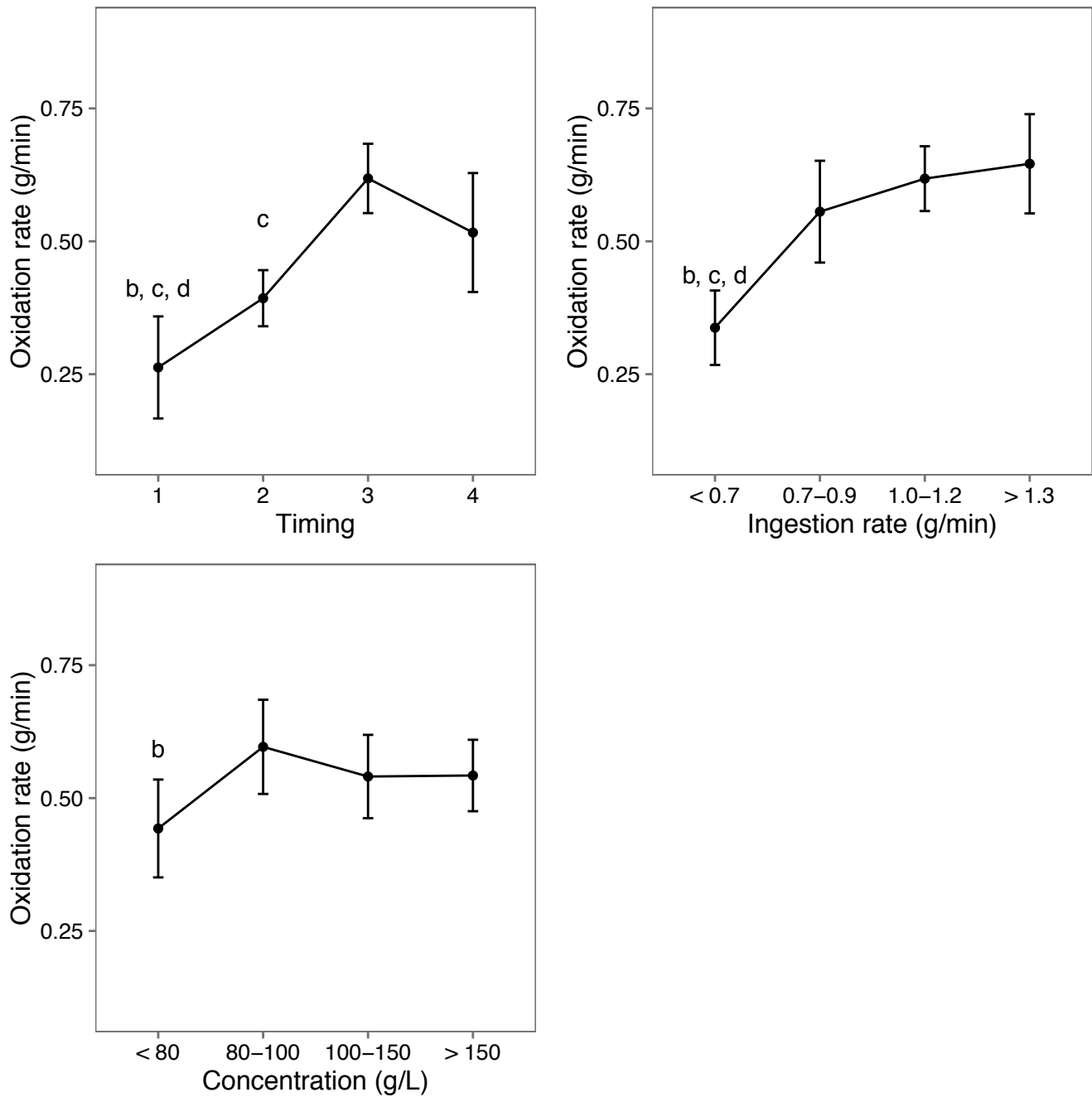


Fig. 1 Exogenous glucose oxidation for the timing of ingestion, the rate of ingestion and the concentration of the solution. All values have a $P < 0.000$. The categories for the timing of ingestion are: 1, ingestion between -30 and -5 min; 2, ingestion between -5 and 30 min; 3, ingestion during exercise; 4, ingestion before and during exercise. ^b Different from the second category. ^c Different from the third category. ^d Different from the fourth category. Statistical difference of $P < 0.01$ for the timing and ingestion rate; $P < 0.05$ for the solution concentration.

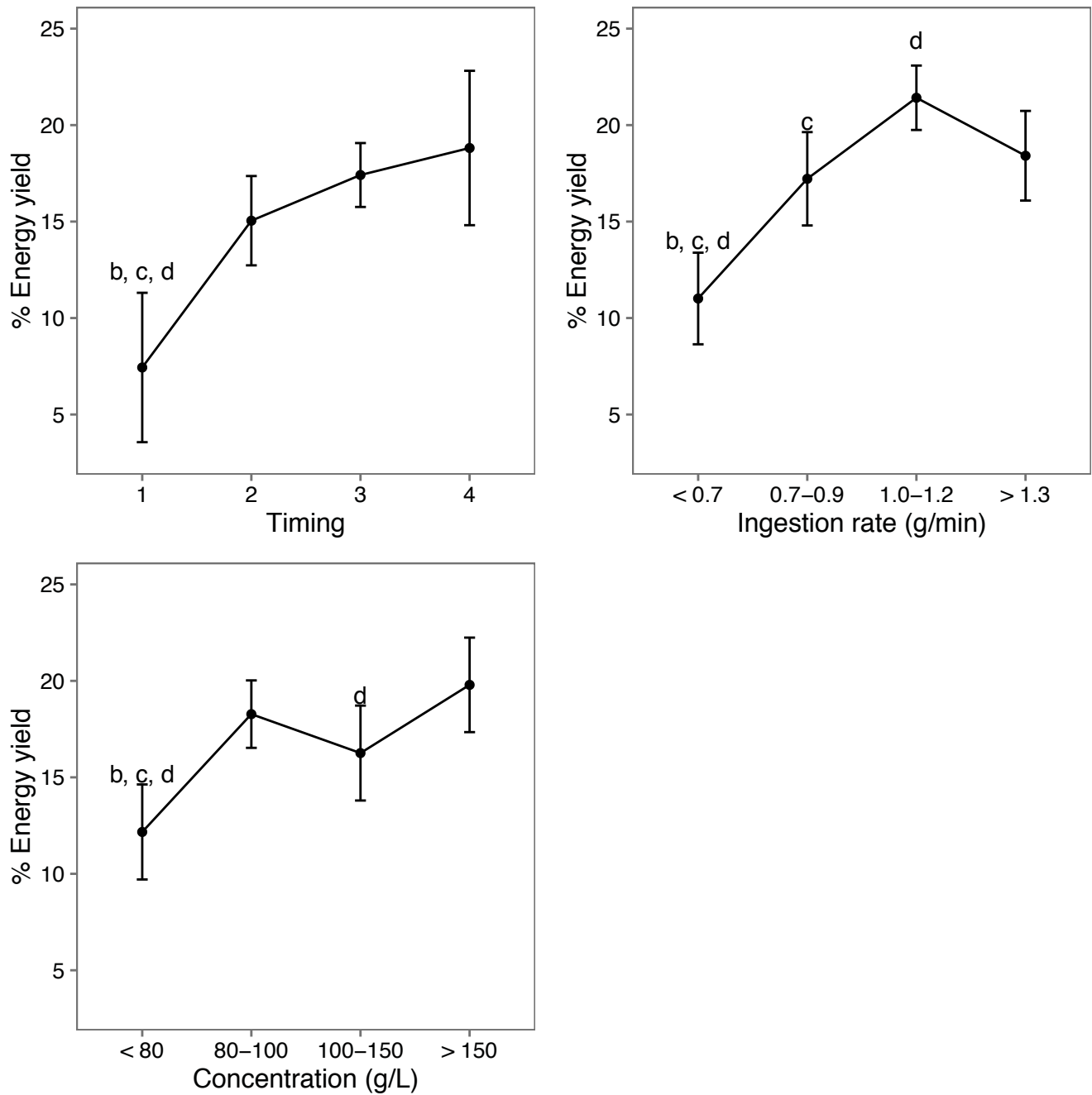


Fig. 2 Contribution of exogenous glucose oxidation to energy yield for the timing of ingestion, the rate of ingestion and the concentration of the solution. All values have a $P < 0.000$. The categories for the timing of ingestion are : 1, ingestion between -30 and -5 min; 2, ingestion between -5 and 30 min; 3, ingestion during exercise; 4, ingestion before and during exercise. ^b Different from the second category. ^c Different from the third category. ^d Different from the fourth category. Statistical difference of $P < 0.01$ for the timing and for categories 1 and 2 of the ingestion rate; $P < 0.05$ for the category 3 of ingestion rates and all values for the solution concentration.

Moderating Variables: Exercise Characteristics

The effects of the absolute and relative intensities of exercise on the rate of exogenous glucose oxidation and its contribution to the energy yield are presented in Fig 3 and 4.

The rate of exogenous glucose oxidation for the duration of exercise are 0.443, 0.581 and 0.530 g/min for the categories >120 min, 120 min and <120 min respectively. The contribution of EGO to energy yield is 14.47, 18.32 and 16.9% for the same categories. All values have a $P < 0.000$. There is a significant difference between the categories <120 min and 120 min for the rate of EGO and its contribution to the energy yield ($P < 0.05$).

The I^2 values for all the data presented in this meta-analysis were equal to 0. The meta-regression reveals a significant relationship between the rate of exogenous glucose oxidation and the rate of ingestion (0.34186) and the absolute intensity of the exercise (-0.0324). All other values were below 0.02 (mass, age, VO_2 max, solution concentration, relative and absolute intensity of exercise). The meta-regression also reveals a significant relationship between the contribution of exogenous glucose oxidation to energy yield and the rate of ingestion (9.65) and the absolute intensity of exercise (-5.33). All other values were below 2 (mass, age, VO_2 max, solution concentration, relative and absolute intensity of exercise, and duration).

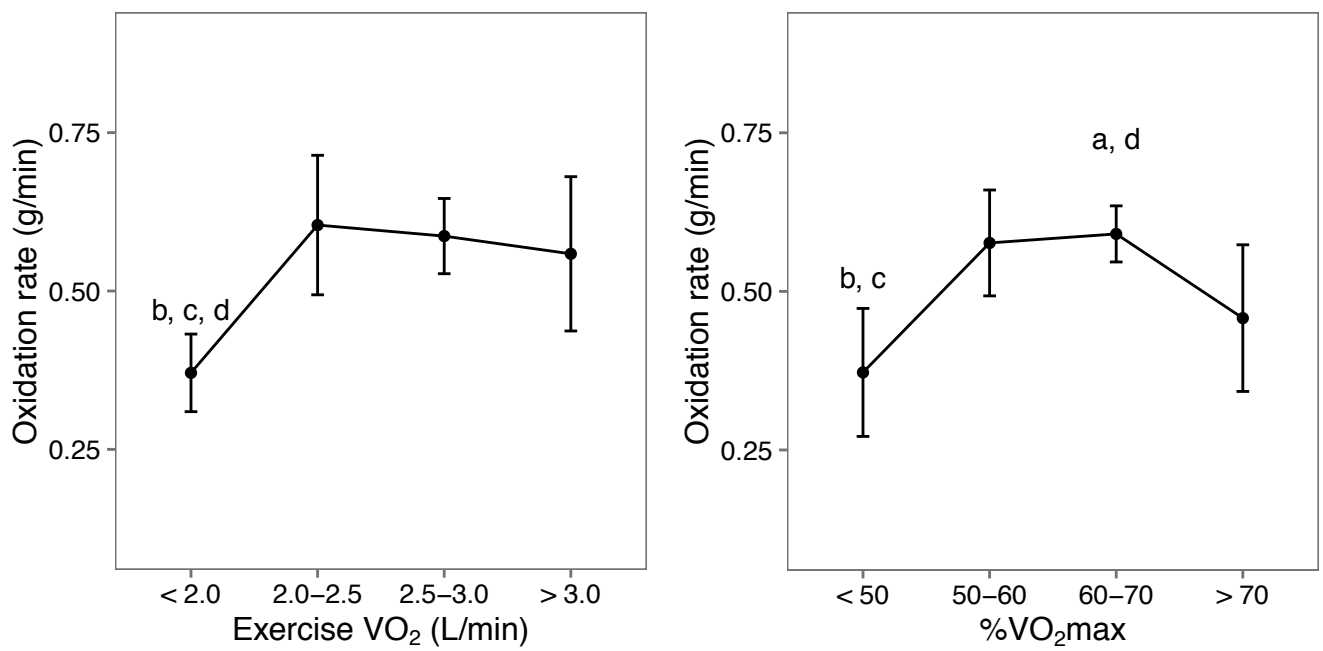


Fig. 3 Exogenous glucose oxidation for the absolute and relative intensity of exercise. All values have a $P < 0.000$. ^b Different from the second category. ^c Different from the third category. ^d Different from the fourth category. Statistical difference $P < 0.05$.

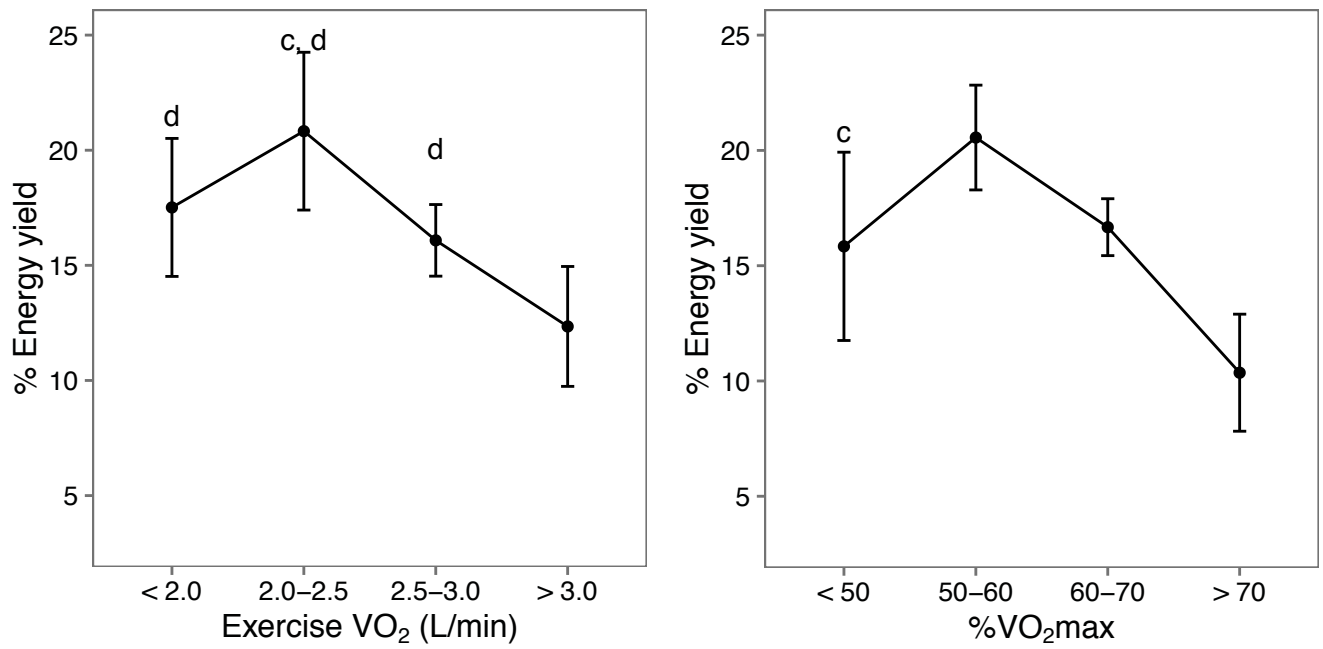


Fig. 4 Contribution of exogenous glucose oxidation to energy yield for the absolute and relative intensity of exercise. All values have a $P < 0.000$. ^b Different from the second category. ^c Different from the third category. ^d Different from the fourth category. Statistical difference $P < 0.05$ except for the value for the third category of Exercise VO₂ $P < 0.1$.

DISCUSSION

The aim of this study was to assess the effects of sex, mass, age, VO_2 max, timing of ingestion, ingestion rate, solution concentration, VO_2 of exercise and exercise duration on the rate of exogenous glucose oxidation (EGO) and its contribution to energy yield during prolonged exercise through a systematic review of the literature and meta-analysis. To our knowledge, this is the first study to provide a quantitative analysis on this topic.

Moderating Variables: Population Characteristics

Effect of sex

We found no difference in the EGO rate between men and women (0.54 vs 0.53 g/min). Those findings are in accordance with those reported by Wallis et al. (2006) (0.8 and 1.02 g/min), M'Kaouar et al. (2004) (0.81 and 0.53 g/min) and Tremblay et al. (2010) (0.8 and 0.56 g/min). We did find a significant difference in the contribution of exogenous glucose oxidation to the energy yield between the sexes (16.80 vs 21.71% for men and women respectively). This is in contradiction with data reported by Tremblay et al. (2010) showing no difference in the %En from EGO between men and women with a mixed diet (26.64 vs 27.57% respectively), and M'Kaouar et al. that also reported a similar contribution of EGO to the energy yield (23.85 vs 26.67%, respectively). Our findings on the %En from EGO are thus in opposition to what is already published in the literature. It is important to note that only 9 conditions out of the 118 included in this study utilized women as their subjects. The great disparity in the number of studies could possibly have skewed the results, and this might explain the difference. Finally, there exists a lack of information on the effect of the oral contraceptive pill and female sexual hormones on the capacity to do exercise but according to the data available, it appears that with the ingestion of CHO before or during exercise the sex difference in fuel selection observed in lower carbohydrate availability disappears (Tremblay et al., 2010).

Effect of Body Mass

We found that the group weighting 71–75 kg (0.57 g/min) had a significantly higher EGO than the group that weighted 81 kg and above (0.44 g/min). We also found a significant difference in the contribution of EGO to the energy yield between subjects weighting ≤ 70 kg (17.9%) and the categories 76 to 80 kg (12.3%) and ≥ 81 kg (11.0%). As seen in table 1, this effect seems to plateau with weights higher than 76 kg. The rate of glucose ingested was similar in all categories (0.943, 0.989, 0.914 and 0.976 g/min), but the absolute intensity of exercise varied between the groups (2.0, 2.6, 2.8 and 2.3 L/min respectively). This data seem to indicate that there might be an effect of an individual's body mass on the capacity to oxidize exogenous glucose. This also suggests that individuals with a lower body mass oxidizes more exogenous glucose than heavier individuals. Since most studies administered a dose of glucose given in g/h of exercise, or with a specific dose for all subjects without considering their body mass, the absolute dose ingested could be a confounding factor in this case.

Based on the information available, when exogenous glucose is prescribed without using body weight as a factor, the subjects with lower body weights potentially have access to a greater amount of exogenous glucose per kilogram of body weight, and therefore can oxidize more in absolute terms. We found no study that specifically addressed the effect of body weight on the rate of EGO or its contribution to the energy yield during prolonged exercise during the selection process of this meta-analysis. We are thus unable to compare our findings to ones already published in the literature. The only time this factor is addressed is in reviews published by Jeukendrup (Jeukendrup, 2014; Jeukendrup, 2010, 2011). In his 2010 review, Jeukendrup found no correlation between body mass and exogenous carbohydrate oxidation when he compared the data from the subjects in 5 studies using glucose and 3 studies using a CHO mix (Jeukendrup, 2010). The American College of Sports Medicine (ACSM) used to include the weight of the athlete in its recommendation on exogenous glucose ingestion during physical activities lasting over one hour (0.7 g of carbohydrate per kilogram of body mass per hour of exercise) (Academy of Nutrition and Dietetics et al., 2009), but they changed this in their last recommendations published in 2016 (Academy of Nutrition and Dietetics et al., 2016a). The argument for removing the effect of body mass on the capacity to oxidize

exogenous carbohydrate seems to revolve around the capacity of the digestive system to absorb CHO. According to Jeukendrup in his 2010 review, “the limiting factor is carbohydrate absorption and absorption is largely independent of body mass. Because exogenous carbohydrates are independent of body mass or muscle mass, but dependent on absorption and to some degree power output, the advice to athletes should be in absolute amounts” (Jeukendrup, 2010).

Effect of Age

The meta-analysis showed a significantly lower EGO rate in the category aged less than 25 years (0.48 g/min) compared to those 25 years and above (0.59 g/min), but no difference in the contribution of EGO to the energy yield between the two categories. There were approximately the same number of conditions for the younger population (<25 years) and the older (\geq 25 years) population, therefore, the number of conditions in each category should not have an effect on the results. The average exercise duration for both categories was approximately the same (137 vs 121 min, for the <25 and \geq 25 years old, respectively). The rate of glucose ingestion (0.81 vs 1.18 g/min) and the absolute intensity of exercise (2.2 vs 2.9 L/min) were higher in the older group. The higher rate of ingestion for the older group could partly explain why they have higher rates of EGO. In addition, the higher VO_2 in the older group could help explain why the increase we see in the rate of oxidation does not translate in a higher contribution of EGO to energy yield. Few studies have compared the rate of EGO between younger and older individuals. In 1995, Pirnay et al. (1995) published a study in which they compared the rate of EGO between 2 groups of men with a mean age of 58 and 22 years. They found that older men oxidized less glucose than younger men (65 ± 3.8 versus 79.7 ± 3.0 g/3h), which is in opposition to our findings. The men exercised on a treadmill for 3 hours at a constant speed of 4 to 5 km/h. Even though the $\% \text{VO}_2\text{max}$ was not provided and was impossible to calculate with the information available, we can reasonably assume that it was lower than the average $\% \text{VO}_2\text{max}$ reported in other studies. This could possibly account for some of the discrepancies in our findings. Also, the mean age of our two categories were 22 and 31 years old, since few studies had older subjects. The mean age of the older men in Pirnay’s study was much higher (58 years old) and could partly explain the difference with our findings. A few other studies have investigated the effect of puberty in boys and girls

(Timmons, Bar-Or, & Riddell, 2003b, 2007a, 2007d) but since we grouped all the studies with subjects younger than 25 years, we are unable to comment on the effect of puberty on the rate of EGO or its contribution to the energy yield.

Effect of VO₂max

The meta-analysis shows a tendency for subjects with higher VO₂max to have higher rates of EGO. According to the data, the subjects with a VO₂max of 4.5 L/min and above had rates of 0.62 and 0.70 g/min, while those with a VO₂max lower than 4.5 L/min had rates of 0.52 and 0.46 g/min. This differs from the results reported by Jeukendrup et al. (1997b) and van Loon et al. (1999b), but are in agreement with those of Burelle et al. (1999a). In his study, Jeukendrup et al. (1997b) investigated the effect of training status on the rate of EGO and found no significant difference between subjects with a VO₂max of 5.2 L/min vs 3.5 L/min (0.83 vs 0.75 g/min) with an ingestion rate of 1.1 g/min during 120 min of exercise. Burelle et al. (1999a) and van Loon et al. (1999b) on the other hand, studied the impact of relative and absolute power on the rate of EGO. They assessed the rate of EGO between subjects of higher and lower VO₂ max at the same relative power, then the difference between the 2 groups at the same absolute power during 120 min of exercise. Findings from Burelle et al. (1999) indicate that the rate of EGO was significantly higher with the highly trained group (VO₂max 4.6 L/min) for the same absolute and relative power output compared to the less trained group (VO₂max: 3.5 L/min; EGO: 0.65, 0.74 and 0.56 g/min, respectively). Van Loon et al. (1999) repeated a similar experiment but found no significant differences in the rate of EGO with different initial VO₂max (0.75, 0.72 and 0.69 g/min, respectively). Subjects in the study from van Loon et al. (1999) had a slightly higher VO₂max and a lower dose of glucose was administered (0.6 vs 1.1 g/min in Burelle et al. (1999), respectively), which may both account for the different conclusions reported in these studies. Also, there seemed to exist a curvilinear relationship between the contribution of EGO to energy yield and the subjects' VO₂max: subjects with a VO₂max <4 L/min had a significantly higher contribution of EGO to the energy yield (19.0%) than those with a VO₂max between 4 and 4.49 L/min (15.2%). This differs from the results reported by Jeukendrup (1997b) and van Loon (1999b), but are in agreement with those of Burelle (1999a). Jeukendrup (1997b) found no significant differences in the contribution of exogenous glucose to energy expenditure between well trained and

untrained subjects (27.7 vs 26.1%). Burelle (1999a) reported a contribution that was similar between the trained and untrained groups at the same relative power but significantly higher with trained subjects at the same absolute power (17.9, 22.5 and 18.0%). Van Loon (1999b) reported a contribution that was significantly higher in the well-trained group compared to the untrained groups while working at the same relative power, but not different when working at the same absolute power (21.0, 25.1 and 23.6%) which is again in opposition to findings by Burelle et al. (1999). Finally, in his 2014 review, Jeukendrup (2014) reports that there is no significant difference in the rate of exogenous glucose oxidation for an exercise of the same duration at the same relative or absolute power. It is worth mentioning that in this review, Jeukendrup ignored the study by Burelle et al. (1999) as a reference but only mentioned a study by the same author from 1997, as well as the study by van Loon et al. (1999). According to our findings, it seems that subjects who have higher values of VO_{2max} have the potential to oxidize exogenous glucose at a higher rate during prolonged exercise, possibly due to a higher sustained power output and VO_2 . In individuals with a lower VO_{2max} , the contribution of EGO to the energy expenditure is thus higher than for the trained subjects. Finally, in the scope of this meta-analysis, it is impossible to eliminate the bias related to the absolute and relative power at which the exercise is performed which, as can be seen in studies by Burelle et al. (1999) and van Loon et al. (1999), can have an impact on the rate of EGO and its contribution to energy expenditure.

Moderating Variables: Solution and Ingestion Modalities Characteristics

Effect of ingestion timing

The data showed a tendency for the rates of EGO to be higher when glucose was ingested during (0.62 g/min), or before and during (0.52 g/min) prolonged exercise compared to only ingesting glucose in the 30 minutes preceding (0.26 g/min) or in the first few minutes (0.39 g/min) of exercise. Furthermore, the contribution of EGO to energy yield was significantly higher when glucose was ingested at the start, during or at the start and during the exercise vs 30 min before exercise (12.7%, 15.8%, 14.8% and 3.6%, respectively). The difference in the rate of EGO in the last 2 categories could possibly be explained by a higher

absolute intensity of exercise in the fourth category while ingesting a similar dose of glucose. Finally, the number of studies where glucose was ingested both at the start and during exercise is much lower than in the other categories, and this again could bias the results.

One of the few studies published investigating the timing of ingestion on the rate of EGO was done by Caron et al. (Caron et al., 2004). In agreement with the results from this meta-analysis, Caron et al. (2004) reported a higher contribution of EGO to the energy yield when glucose was ingested both before and during exercise. Most of the efforts in recent years regarding the effect of the timing of glucose ingestion have been oriented towards determining the factors that could influence the speed of gastric emptying. A slower emptying rate means a longer period of time between the ingestion of a substrate and its availability for oxidation by the muscles. This debate is beyond the scope of this meta-analysis and will not be further discussed at this time.

Effect of Ingestion Rate

As seen in Fig 1, there seems to exist a curvilinear dose-response relationship between the rate of ingestion and the rate of EGO. As was to be expected, the rate of EGO was higher as the rate of ingestion increased but the effect seemed to plateau as it reached 0.7 g/min. Jeukendrup (2004) first mentioned this relationship in his 2004 review. He suggested that the oxidation of carbohydrates (CHO) might be optimal at ingestion rates near 1.0 to 1.2 g/min (or 60 to 70 g/h) (Jeukendrup, 2004). Recent studies also seem to indicate that there is a dose-response relationship between the CHO rate of ingestion, the rate of exogenous CHO oxidation and the athletic performance. Smith et al. (2010) published a study in 2010, which also supported the existence of this relationship. They found rates of EGO of 0.17, 0.33 and 0.52 g/min when subjects ingested 15, 30 or 60 g/h of glucose (0.25, 0.5 and 1.0 g/min), as well as a steady improvement in power output as the dose increases. In regard to the contribution of EGO to the energy yield, this relation does not seem to plateau when it reaches a rate of ingestion >1.3 g/min but seems to decrease instead (11.0, 17.2, 21.4 and 18.4% for ingestion rates of <0.7, 0.7-0.9, 1.0-1.2 and >1.3 g/min respectively). The study by Smith et al. (2010) reported that the contribution of EGO to the energy yield also increased with the amount of glucose

ingested (3.9, 7.8 and 12.4% for ingestion rates of 0.25, 0.5 and 1.0 g/min respectively). This trend is in agreement with our finding but the absolute values reported by Smith are much lower than those found in the meta-analysis. There seems to be a consensus at this time suggesting that there is a limit to the amount of glucose the gut is able to absorb per hour. This limit is presently set at around 60–70 g/h for glucose alone and is independent of all other factors pertaining to the subjects themselves. The data we collected seem to support this conclusion since the rate of EGO seems to plateau around 72 g/h and the percent energy yield decreased significantly when the rate of ingested glucose went above 72 g/h.

Effect of Solution Concentration

There was a significant difference in the rate of EGO when the subjects ingested a solution of glucose at a concentration below 8% (0.443 g/min) and one between 8 and 10% (0.596 g/min). The effect was not noted at higher concentrations, which seem to indicate that there are no advantages of ingesting a glucose solution with a concentration higher or lower than 8 to 10%. On further examination, we noticed that the dose of glucose administered to the subjects was much lower at the lowest concentrations (approx. 0.6g vs 1.0, 1.0 and 1.3 g/min), which could contribute to that category having the lowest rate of EGO. It is also important to note that the number of conditions using solutions with the highest concentrations far outweighs the lowest concentrations, and that this could have introduced a bias in the results. Jandrain et al. (1989) studied the effect of a solution's concentrations on the rate of EGO by using three glucose solutions at concentrations of 25, 12.5 and 8%, and controlled the dose and time of ingestion to successfully eliminate those biases. Contrary to our findings, they did not report any difference in the rate of EGO (0.18, 0.18 and 0.20 g/min) or the total amount of exogenous glucose oxidized (42.6, 43.4 and 48.7 g) during exercise. It is important to note that in the study by Jandrain et al. (1989), the subjects ingested exogenous glucose at a rate of 0.21 g/min (50g/ 3hrs) which is considerably lower than what has been tested in most studies included in this meta-analysis. Thus, even if they did give various solution concentrations to their subjects, the total amount of exogenous glucose available for oxidation was very low. This disparity might partly explain the lack of difference they found in their results. Finally, a factor that many believe might be influencing the rate of absorption and therefore the rate of EGO is the speed of gastric emptying. Rehrer et al. (Rehrer et al., 1992b) found that gastric emptying

tended to be slowed by ingesting high concentrations of a glucose solution, but they did not find any difference in the rate of EGO. This might suggest that even though a higher concentration might slow down the digestive process, the amount of glucose available for absorption might be similar thus explaining the similar rates of EGO with higher concentrations.

The results differed sensibly when assessed as the contribution of EGO to the energy yield. The percent energy yield from EGO was the greatest at concentrations of 8–10% and >15%. When we compare the rate of EGO and the percent energy yield from EGO, there seem to be an increase in the percent energy yield from EGO at the highest solution concentration without having an increase in the rate of EGO. This could be related to a lower exercise VO_2 and a greater dose of glucose in the conditions where solution concentration was higher.

Moderating Variables: Exercise Characteristics

Effect of absolute and relative intensity of exercise

There was a significant increase in EGO when the exercise was performed at an absolute intensity of ≥ 2 L/min, but we see a marked decrease in its contribution to energy yield for absolute intensities >2.5 L/min. Our findings are in agreement with those reported by Jeukendrup in his 2004 review (Jeukendrup, 2004). He predicted that exogenous glucose oxidation would increase up to 50–60% VO_{2max} then plateau. When we looked at the relative intensity (% VO_{2max}) associated with the VO_2 values, we noticed that the % VO_{2max} increased progressively (39, 58, 61 to 72%) as the VO_2 values increased. We know that at higher relative intensity of exercise, the human body tends to oxidize more lipids and less carbohydrates. This could explain why we see a progressive decrease in the contribution of EGO to the energy yield when VO_2 values reach 2.5 L/min and above. When we compared the dose ingested between the categories, we also noticed a progressive increase in the rate of ingestion (from approximately 0.677 to 1.236 g/min).

There seems to be a curvilinear relationship between the relative intensity of the exercise (% VO_{2max}), and the rate of EGO and its contribution to the energy yield. The absolute intensity of exercise also increased progressively as was expected with increasing values of

%VO₂max. When we looked at the dose of ingestion administered, we found that the values were close to 1 g/min for the last 3 categories but much lower for exercise performed at <2 L/min (0.6 g/min). We can therefore eliminate this bias for the last 3 categories. Finally, the duration of exercise decreased progressively which is not surprising since usually, a very intense effort cannot be maintained for long periods of time.

When we compare our findings to the existing literature, we notice some differences. According to Jeukendrup's (2014) latest review, there is no significant difference in exogenous glucose oxidation for an exercise of the same duration and the same relative and absolute intensity. On the contrary, we noticed a marked decrease in the rate of EGO with exercises performed at %VO₂max above 70%.

Effect of Exercise Duration

According to the data gathered through the meta-analysis, exercises lasting exactly 2 hours had the highest rate of EGO with 0.581 g/min. That rate was significantly higher than the one associated with exercises lasting less than 2 hours (0.443 g/min) but not significantly different than exercise lasted over 2 hours (0.530 g/min). This could possibly indicate that the rate of EGO peaks at around 120 min. The same trend is reflected in the data on the contribution of EGO to the energy yield. Since a great number of studies had their subject exercise for 120 min, it is also possible that a bias exists due the greater number of studies associated with this category. The rate of ingestion was stable in the first two categories but decreased by an average of 0.2 g/min for exercise lasting longer than 120 min which could help explain why the rate of EGO seemed to plateau after 120 min.

Scope and Limitations of the Meta-Analysis

It is imperative that we recognize the existence of numerous interactions that could have influenced our results. First, with regard to subject characteristics, women weight generally less than men, and it is impossible to dissociate the effect of body mass from the effect of sex on the rate of EGO and its contribution to the energy yield. Second, men generally have higher absolute VO₂max than women due to their bigger size and a higher proportion of their total

weight composed of muscle (Sparling, 1980). Third, the longer one exercise, the more time they have to oxidize exogenous glucose. We also know that at higher exercise intensities, subjects are usually asked to exercise for shorter periods of time. The interaction of time and exercise intensity could thus have an impact on the rate of EGO.

The strict methodology associated with a meta-analysis does not mean that it is free of bias. We did not exclude studies that were not randomized and controlled since the use of a placebo in this case would be associated with null values of exogenous glucose oxidation. All studies that were not available in the English or French languages were eliminated. Fortunately, only four studies were eliminated based on that criteria. No quality control was done due to the lack of an appropriate standardized scale for the type of studies used but we included the most important methodological error as an exclusion criteria (spiking) during the selection process to ensure some form of quality control.

Furthermore, certain categories within the same moderator had limited number of subjects and conditions. For example, only 9 conditions out of 118 studies utilized women as subjects. This could induce a bias when analyzing the data collected. The rate of EGO and the percentage of energy yield can be influenced by many moderators as was seen in this study but it is important to remember that a number of those moderators can interact and thus influence the data obtained. Unfortunately, it was not possible to address all those interactions in this study.

The I^2 values of zero show no heterogeneity between the categories of each of the moderators. This was expected since the subjects in every category ingested glucose, and therefore oxidized exogenous glucose. A meta-regression was performed to justify the use of the moderators since all I^2 value were zero. The result of the meta-regression suggests that the moderators have a significant effect on the rate of exogenous glucose oxidation and its contribution to the energy yield.

In conclusion, we found that all the moderators with the exception of sex had an influence on the rate of EGO, and all the moderators with the exception of the age had an effect on its

contribution to the energy yield. We recognize that it is impossible to eliminate all forms of bias from this meta-analysis, but we feel confident enough that even though most of the moderators had an influence, the rate of ingestion and the absolute intensity of exercise seemed to have the greatest impact. We hope that this meta-analysis can contribute to a better understanding of the factors that can impact nutritional recommendations for prolonged exercise.

Acknowledgements

We would like to give special thanks to M.Denis Arvisais for his help throughout this project.

REFERENCES

- Academy of Nutrition and Dietetics, Dieticians of Canada & American College of Sports Medicine. (2009). Nutrition and athletic performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *41*, 709–731. doi: 10.1249/MSS.0b013e318190eb86
- Academy of Nutrition and Dietetics, Dieticians of Canada & American College of Sports Medicine. (2016). Nutrition and Athletic Performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *48*(3), 543–568. doi: 10.1249/MSS.0000000000000852
- Borenstein, M., Hedges, L. V., Higgins, J. P. T., & Rothstein, H. R. (2009). *Introduction to Meta-Analysis*. Padstow, Cornwall: John Wiley & Sons, Ltd.
- Burelle, Y., Péronnet, F., Charpentier, S., Lavoie, C., Hillaire-Marcel, C., & Massicotte, D. (1999). Oxidation of an oral ¹³C glucose load at rest and prolonged exercise in trained and sedentary subjects. *Journal of Applied Physiology*, *86*(1), 52–60.
- Caron, A., Lavoie, C., Peronnet, F., Hillaire-Marcel, C., & Massicotte, D. (2004). Oxidation of [¹³C]glucose ingested before and/or during prolonged exercise. *European Journal of Applied Physiology*, *91*(2–3), 217–223. doi: 10.1007/s00421-003-0977-1
- Jandrain, B. J., Pirnay, F., Lacroix, M., Mosora, F., Scheen, A. J., & Lebèvre, P. J. (1989). Effect of osmolality on availability of glucose ingested during prolonged exercise in humans. *Journal of Applied Physiology*, *67*(1), 76–82.
- Jentjens, R. L., Venables, M. C., & Jeukendrup, A. E. (2004). Oxidation of exogenous glucose, sucrose, and maltose during prolonged cycling exercise. *Journal of Applied Physiology*, *96*(4), 1285–1291. doi: 10.1152/jappphysiol.01023.2003
- Jeukendrup, A. (2014). A step towards personalized sports nutrition: carbohydrate intake during exercise. *Sports Medicine*, *44 Suppl 1*, S25-33. doi: 10.1007/s40279-014-0148-z
- Jeukendrup, A. E. (2004). Carbohydrate intake during exercise and performance. *Nutrition*, *20*(7–8), 669–677. doi: 10.1016/j.nut.2004.04.017

- Jeukendrup, A. E. (2010). Carbohydrate and exercise performance: the role of multiple transportable carbohydrates. *Current Opinion in Clinical Nutrition and Metabolic Care*, 13(4), 452–457. doi: 10.1097/MCO.0b013e328339de9f
- Jeukendrup, A. E. (2011). Nutrition for endurance sports: marathon, triathlon, and road cycling. *Journal of Sports Sciences*, 29 Suppl 1, S91-99. doi: 10.1080/02640414.2011.610348
- Jeukendrup, A. E., Mensink, M., Saris, W. H. M., & Wagenmakers, A. J. M. (1997). Exogenous glucose oxidation during exercise in endurance-trained and untrained subjects. *Journal of Applied Physiology*, 82(3), 835–840.
- M'Kaouar, H., Peronnet, F., Massicotte, D., & Lavoie, C. (2004). Gender difference in the metabolic response to prolonged exercise with [13C]glucose ingestion. *European Journal of Applied Physiology*, 92(4–5), 462–469. doi: 10.1007/s00421-004-1122-5
- Pirnay, F., Spadin, D., Scheen, A. J., Lacroix, M., & Lebèvre, P. J. (1995). Métabolisme glucidique pendant l'exercice musculaire prolongé chez l'homme: effet de l'âge. *Science & Sports*, 10, 123-130.
- Rehrer, N. J., Wagenmakers, A. J. M., Beckers, E. J., Halliday, D., Leiper, J. B., Brouns, F., . . . Saris, W. H. M. (1992). Gastric emptying, absorption, and carbohydrate oxidation during prolonged exercise. *Journal of Applied Physiology*, 72(2), 468–475.
- Smith, J. W., Zachwieja, J. J., Peronnet, F., Passe, D. H., Massicotte, D., Lavoie, C., & Pascoe, D. D. (2010). Fuel selection and cycling endurance performance with ingestion of [13C]glucose: evidence for a carbohydrate dose response. *Journal of Applied Physiology*, 108(6), 1520–1529. doi: 10.1152/jappphysiol.91394.2008
- Sparling, P. B. (1980). A meta-analysis of studies comparing maximal oxygen uptake in men and women. *Research Quarterly for Exercise and Sport*, 51, 542–552.
- Stellingwerff, T., & Cox, G. R. (2014). Systematic Review: Carbohydrate supplementation on exercise performance or capacity of varying durations. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism. Physiologie Appliquée, Nutrition et Métabolisme*, 1-37.
- Timmons, B. W., Bar-Or, O., & Riddell, M. C. (2003). Oxidation rate of exogenous carbohydrate during exercise is higher in boys than in men. *Journal of Applied Physiology*, 94(1), 278–284. doi: 10.1152/jappphysiol.00140.2002
- Timmons, B. W., Bar-Or, O., & Riddell, M. C. (2007a). Energy substrate utilization during prolonged exercise with and without carbohydrate intake in preadolescent and adolescent girls. *Journal of Applied Physiology*, 103(3), 995-1000. doi: 10.1152/jappphysiol.00018.2007
- Timmons, B. W., Bar-Or, O., & Riddell, M. C. (2007b). Influence of age and pubertal status on substrate utilization during exercise with and without carbohydrate intake in healthy boys. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism. Physiologie Appliquée, Nutrition et Métabolisme*, 32(3), 416-425. doi: 10.1139/H07-004
- Tremblay, J., Peronnet, F., Massicotte, D., & Lavoie, C. (2010). Carbohydrate supplementation and sex differences in fuel selection during exercise. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 42(7), 1314–1323. doi: 10.1249/MSS.0b013e3181cbba0b
- Van Loon, L. J. C., Jeukendrup, A. E., Saris, W. H. M., & Wagenmakers, A. J. M. (1999). Effect of training status on fuel selection during submaximal exercise with glucose ingestion. *Journal of Applied Physiology*, 87(4), 1413–1420.

Wallis, G. A., Dawson, R., Achten, J., Webber, J., & Jeukendrup, A. E. (2006). Metabolic response to carbohydrate ingestion during exercise in males and females. *American Journal of Physiology: Endocrinology and Metabolism*, 290(4), E708-715. doi: 10.1152/ajpendo.00357.2005

Bibliographie

- Academy of Nutrition and Dietetics, Dieticians of Canada & American College of Sports Medicine. (2009). Nutrition and athletic performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 41, 709–731. doi: 10.1249/MSS.0b013e318190eb86
- Academy of Nutrition and Dietetics, Dieticians of Canada & American College of Sports Medicine. (2016a). Nutrition and Athletic Performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 48(3), 543–568. doi: 10.1249/MSS.0000000000000852
- Academy of Nutrition and Dietetics, Dieticians of Canada & American College of Sports Medicine. (2016b). Nutrition and Athletic Performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 48(3), 543–568. doi: 10.1249/MSS.0000000000000852
- Adopo, E., Péronnet, F., Massicotte, D., Brisson, G., & Hillaire-Marcel, C. (1994). Respective oxidation of exogenous glucose and fructose given in the same drink during exercise. *Journal of Applied Physiology*, 76(3), 1014–1019.
- American College of Sports, M., Sawka, M. N., Burke, L. M., Eichner, E. R., Maughan, R. J., Montain, S. J., & Stachenfeld, N. S. (2007). American College of Sports Medicine position stand. Exercise and fluid replacement. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 39(2), 377–390. doi: 10.1249/mss.0b013e31802ca597
- Bénadé, A. J. S., Jansen, C. R., Rogers, G. G., Wyndham, C. H., & Strydom, N. B. (1973). The Significance of an increased RQ after sucrose ingestion during prolonged aerobic exercise. *Pflügers Archiv. European Journal of Physiology*, 342, 199–206.
- Borenstein, M., Hedges, L. V., Higgins, J. P. T., & Rothstein, H. R. (2009). *Introduction to Meta-Analysis*. Padstow, Cornwall: John Wiley & Sons, Ltd.
- Bosch, A. N., Dennis, S. C., & Noakes, T. D. (1994). Influence of carbohydrate ingestion on fuel substrate turnover and oxidation during prolonged exercise. *Journal of Applied Physiology*, 76(6), 2364–2372.
- Bosch, A. N., Weltan, S. M., Dennis, S. C., & Noakes, T. D. (1996a). Fuel substrate kinetics of carbohydrate loading differs from that of carbohydrate ingestion during prolonged exercise. *Metabolism: Clinical and Experimental*, 45(4), 415–423.
- Bosch, A. N., Weltan, S. M., Dennis, S. C., & Noakes, T. D. (1996b). Fuel substrate turnover and oxidation and glycogen sparing with carbohydrate ingestion in non-carbohydrate-loaded cyclists. *Pflügers Arch - Eur J Physiol*, 432, 1003–1010.
- Burelle, Y., Péronnet, F., Massicotte, D., Brisson, G. R., & Hillaire-Marcel, C. (1997). Oxidation of ¹³C-glucose and ¹³C-fructose ingested as a preexercise meal: effect of carbohydrate ingestion during exercise. *International Journal of Sport Nutrition*, 7, 117–127.
- Burelle, Y., Péronnet, F., Charpentier, S., Lavoie, C., Hillaire-Marcel, C., & Massicotte, D. (1999a). Oxidation of an oral ¹³C glucose load at rest and prolonged exercise in trained and sedentary subjects. *Journal of Applied Physiology*, 86(1), 52–60.
- Burelle, Y., Péronnet, F., Charpentier, S., Lavoie, C., Hillaire-Marcel, C., & Massicotte, D. (1999 b). Oxidation of an oral (¹³C)glucose load at rest and prolonged exercise in trained and sedentary subjects. *Journal of Applied Physiology*, 86, 52–60.
- Burrows, M., & Peters, C. E. (2007). The influence of oral contraceptives on athletic performance in female athletes. *Sports Medicine*, 37(7), 557–574.

- Campbell, S. E., Angus, D. J., & Febbraio, M. A. (2001). Glucose kinetics and exercise performance during phases of the menstrual cycle: effect of glucose ingestion. *American Journal of Physiology: Endocrinology and Metabolism*, 281, E817-825.
- Caron, A., Lavoie, C., Peronnet, F., Hillaire-Marcel, C., & Massicotte, D. (2004). Oxidation of [13C]glucose ingested before and/or during prolonged exercise. *European Journal of Applied Physiology*, 91(2-3), 217-223. doi: 10.1007/s00421-003-0977-1
- Coggan, A. R., & Coyle, E. F. (1987). Reversal of fatigue during prolonged exercise by carbohydrate infusion or ingestion. *Journal of Applied Physiology*, 63, 2388-2295.
- Colombani, P. C., Mannhart, C., & Mettler, S. (2013). Carbohydrates and exercise performance in non-fasted athletes: A systematic review of studies mimicking real-life. *Nutrition Journal*, 12(16), 1-6.
- Costill, D. L., Bennet, A., Branam, G., & Eddy, D. (1973). Glucose ingestion at rest and during prolonged exercise. *Journal of Applied Physiology*, 34(6), 764-769.
- Cox, G. R., Clark, S. A., Cox, A. J., Halson, S. L., Hargreaves, M., Hawley, J. A., . . . Burke, L. M. (2010). Daily training with high carbohydrate availability increases exogenous carbohydrate oxidation during endurance cycling. *Journal of Applied Physiology*, 109(1), 126-134. doi: 10.1152/jappphysiol.00950.2009
- Coyle, E. F., Hagberg, J. M., & Hurley, B. F. (1983). Carbohydrate feeding during prolonged strenuous exercise. *Journal of Applied Physiology*, 55, 230-235.
- Décombaz, J., Arnaud, M.-J., Milon, A. H., Moesch, H., Philippossian, G., Thélin, A.-L., & Howald, H. (1983). Energy metabolism of medium-chain triglycerides versus carbohydrates during exercise. *European Journal of Applied Physiology*, 52, 9-14.
- Duchman, S. M., Ryan, A. J., Schedl, H. P., Summers, R. W., Bleiler, T. L., & Gisolfi, C. V. (1997). Upper limit for intestinal absorption of a dilute glucose solution in men at rest. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 29, 482-488.
- Fielding, R. A., Costill, D. L., & Fink, W. J. (1985). Effect of carbohydrate feeding frequencies and dosage on muscle glycogen use during exercise. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 17, 472-476.
- Galloway, S. D. R., Wootton, S. A., Murphy, J. L., & Maughan, R. J. (2001). Exogenous carbohydrate oxidation from drinks ingested during prolonged exercise in a cold environment in humans. *Journal of Applied Physiology*, 91, 654-660.
- Hawley, J. A., Dennis, S. C., Laidler, B. J., Bosch, A. N., Noakes, T. D., & Brouns, F. (1991a). High rates of exogenous carbohydrate oxidation from starch ingested during prolonged exercise. *Journal of Applied Physiology*, 71(5), 1801-1806.
- Hawley, J. A., Dennis, S. C., Laidler, B. J., Bosch, A. N., Noakes, T. D., & Brouns, F. (1991b). High rates of exogenous carbohydrate oxidation from starch ingested during prolonged exercise. *Journal of Applied Physiology*, 71(5), 1801-1806.
- Haynes, W. M. (2013). *CRC handbook of chemistry and physics*. Boca Raton, FL: CRC.
- Hulston, C. J., Wallis, G. A., & Jeukendrup, A. E. (2009). Exogenous CHO oxidation with glucose plus fructose intake during exercise. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 41(2), 357-363. doi: 10.1249/MSS.0b013e3181857ee6
- Jandrain, B. J., Pirnay, F., Lacroix, M., Mosora, F., Scheen, A. J., & Lebeuvre, P. J. (1989). Effect of osmolality on availability of glucose ingested during prolonged exercise in humans. *Journal of Applied Physiology*, 67(1), 76-82.

- Jandrain, B. J., Pirnay, F., Lacroix, M., Mosora, F., Scheen, A. J., & Lefebvre, P. J. (1989). Effect of osmolality on availability of glucose ingested during prolonged exercise in humans. *Journal of Applied Physiology*, *67*, 76–82.
- Jentjens, R. L., Moseley, L., Waring, R. H., Harding, L. K., & Jeukendrup, A. E. (2004). Oxidation of combined ingestion of glucose and fructose during exercise. *Journal of Applied Physiology*, *96*(4), 1277–1284. doi: 10.1152/jappphysiol.00974.2003
- Jentjens, R. L., Venables, M. C., & Jeukendrup, A. E. (2004). Oxidation of exogenous glucose, sucrose, and maltose during prolonged cycling exercise. *Journal of Applied Physiology*, *96*(4), 1285–1291. doi: 10.1152/jappphysiol.01023.2003
- Jentjens, R. L., Wagenmakers, A. J., & Jeukendrup, A. E. (2002). Heat stress increases muscle glycogen use but reduces the oxidation of ingested carbohydrates during exercise. *Journal of Applied Physiology*, *92*(4), 1562–1572. doi: 10.1152/jappphysiol.00482.2001
- Jeukendrup, A. (2014). A step towards personalized sports nutrition: carbohydrate intake during exercise. *Sports Medicine*, *44 Suppl 1*, S25–33. doi: 10.1007/s40279-014-0148-z
- Jeukendrup, A., Mensink, M., Saris, W. H. M., & Wagenmakers, A. J. (1997a). Exogenous glucose oxidation during exercise in endurance-trained and untrained subjects. *Journal of Applied Physiology*, *82*(3), 835–840.
- Jeukendrup, A., Thielen, J. J. H. C., Wagenmakers, A. J., Brown, F., & Saris, W. H. M. (1998). Effect of medium-chain triacylglycerol and carbohydrate ingestion during exercise on substrate utilization and subsequent cycling performance. *American Journal of Clinical Nutrition*, *67*, 397–404.
- Jeukendrup, A. E. (2004). Carbohydrate intake during exercise and performance. *Nutrition*, *20*(7–8), 669–677. doi: 10.1016/j.nut.2004.04.017
- Jeukendrup, A. E. (2010). Carbohydrate and exercise performance: the role of multiple transportable carbohydrates. *Current Opinion in Clinical Nutrition and Metabolic Care*, *13*(4), 452–457. doi: 10.1097/MCO.0b013e328339de9f
- Jeukendrup, A. E. (2011). Nutrition for endurance sports: marathon, triathlon, and road cycling. *Journal of Sports Sciences*, *29 Suppl 1*, S91–99. doi: 10.1080/02640414.2011.610348
- Jeukendrup, A. E., Mensink, M., Saris, W. H. M., & Wagenmakers, A. J. M. (1997b). Exogenous glucose oxidation during exercise in endurance-trained and untrained subjects. *Journal of Applied Physiology*, *82*(3), 835–840.
- Jeukendrup, A. E., & Moseley, L. (2010). Multiple transportable carbohydrates enhance gastric emptying and fluid delivery. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, *20*(1), 112–121. doi: 10.1111/j.1600-0838.2008.00862.x
- Karelis, A. D., Smith, F. E., Passe, D. H., & Péronnet, F. (2010). Carbohydrate administration and exercise performance. *Sports Medicine*, *40*(9), 747–763.
- Krogh, A., & Lindhard, J. (1920). The relative value of fat and carbohydrate as sources of muscular energy: With appendices on the correlation between standard metabolism and the respiratory quotient during rest and work. *Biochemical Journal*, *14*, 290–363.
- Krzentowski, G., Jandrain, B. J., Pirnay, F., Mosora, F., Lacroix, M., Luyckx, A., & Lefebvre, P. J. (1984). Availability of glucose given orally during exercise. *Journal of applied physiology: respiratory, environmental and exercise physiology*, *56*(2), 315–320.

- M'Kaouar, H., Peronnet, F., Massicotte, D., & Lavoie, C. (2004). Gender difference in the metabolic response to prolonged exercise with [13C]glucose ingestion. *European Journal of Applied Physiology*, *92*(4–5), 462–469. doi: 10.1007/s00421-004-1122-5
- 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. *Science & Sports*, *11*, 233-242.
- Meyer, F., O'Connor, H., Shirreffs, S. M., & International Association of Athletics, F. (2007). Nutrition for the young athlete. *Journal of Sports Sciences*, *25 Suppl 1*, S73-82. doi: 10.1080/02640410701607338
- Moodley, D., Noakes, T. D., Bosch, A. N., Hawley, J. A., Schall, R., & Dennis, S. C. (1992). Oxidation of exogenous carbohydrate during prolonged exercise: the effects of the carbohydrate type and its concentration. *European Journal of Applied Physiology*, *64*, 328–334.
- Moseley, L., Jentjens, R. L., Waring, R. H., Harris, R. M., Harding, L. K., & Jeukendrup, A. (2005). Measurement of exogenous carbohydrate oxidation: a comparison of (u-14c)glucose and (u-13c)glucose tracers. *American Journal of Physiology: Endocrinology and Metabolism*, *289*, E206-211.
- Mosora, F., Lacroix, M., & Duchesne, J. (1971). Studies on the variations of the 13C-12C ratio as a function of respiration and nature of tissues, in higher animals. *C R Acad Sci*, *273*, 1423–1425.
- Murray, R. (1987). The effect of consuming carbohydrate-electrolyte beverages on gastric emptying and fluid absorption during and following exercise. *Sports Medicine*, *4*, 322–351.
- Oosthuyse, T., Carstens, M., & Millen, A. M. (2015). Whey or Casein Hydrolysate with Carbohydrate for Metabolism and Performance in Cycling. *International Journal of Sports Medicine*, *36*(8), 636–646. doi: 10.1055/s-0034-1398647
- Ormsbee, M. J., Bach, C. W., & Baur, D. A. (2014). Pre-exercise nutrition: the role of macronutrients, modified starches and supplements on metabolism and endurance performance. *Nutrients*, *6*(5), 1782-1808. doi: 10.3390/nu6051782
- Péronnet, F., Adopo, E., Massicotte, D., Hillaire-Marcel, C., Brisson, G., & Guezennec, C. Y. (1992). Exogenous starch oxidation using 14C labeling. *Journal of Applied Physiology*, *73*, 2719–2722.
- Péronnet, F., Massicotte, D., Brisson, G., & Hillaire-Marcel, C. (1990). Use of 13C substrates for metabolic studies in exercise: methodological considerations. *Journal of Applied Physiology*, *69*(3), 1047–1052.
- Peronnet, F., Massicotte, D., Folch, N., Melin, B., Koulmann, N., Jimenez, C., . . . Savourey, G. (2006). Substrate utilization during prolonged exercise with ingestion of (13)C-glucose in acute hypobaric hypoxia (4,300 m). *European Journal of Applied Physiology*, *97*(5), 527–534. doi: 10.1007/s00421-006-0164-2
- Pirnay, F., Lacroix, M., & Mosora, F. (1977). Glucose oxidation during prolonged exercise evaluated with naturally labelled 13C glucose. *Journal of Applied Physiology*, *43*, 258–261.
- Pirnay, F., Lacroix, M., Mosora, F., Luyckx, A., & Lefebvre, P. J. (1977). Effect of glucose ingestion on energy substrate utilization during prolonged muscular exercise. *Euro J Appl Physiol*, *36*, 247–254.

- Pirnay, F., Spadin, D., Scheen, A. J., Lacroix, M., & Lebeuvre, P. J. (1995). Métabolisme glucidique pendant l'exercice musculaire prolongé chez l'homme: effet de l'âge. *Science & Sports, 10*, 123-130.
- Pirnay, F., Spadin, D., Scheen, A. J., Lacroix, M., Mosora, F., & Lefebvre, P. J. (1995). Métabolisme glucidique pendant l'exercice musculaire prolongé chez l'homme: effet de l'âge. *Science & Sports, 10*, 123-130.
- Rehrer, N. J., Wagenmakers, A. J., Beckers, E. J., Halliday, D., Leiper, J. B., Brouns, F., . . . Saris, W. H. M. (1992a). Gastric emptying, absorption, and carbohydrate oxidation during prolonged exercise. *Journal of Applied Physiology, 72*(2), 468–475.
- Rehrer, N. J., Wagenmakers, A. J. M., Beckers, E. J., Halliday, D., Leiper, J. B., Brouns, F., . . . Saris, W. H. M. (1992b). Gastric emptying, absorption, and carbohydrate oxidation during prolonged exercise. *Journal of Applied Physiology, 72*(2), 468–475.
- Riddell, M. C., Bar-Or, O., Schwarcz, H. P., & Heigenhauser, G. J. F. (2000). Substrate utilization in boys during exercise with ¹³C-glucose ingestion. *European Journal of Applied Physiology, 83*, 441–448.
- Riddell, M. C., Bar-Or, O., Wilk, B., Parolin, M. L., & Heigenhauser, G. J. F. (2001). Substrate utilization during exercise with glucose and glucose plus fructose ingestion in boys ages 10–14 yr. *Journal of Applied Physiology, 90*, 903–911.
- Rowlands, D. S., Houltham, S., Musa-Veloso, K., Brown, F., Paulionis, L., & Bailey, D. (2015). Fructose-Glucose Composite Carbohydrates and Endurance Performance: Critical Review and Future Perspectives. *Sports Medicine, 45*(11), 1561–1576. doi: 10.1007/s40279-015-0381-0
- Saris, W. H. M., Goodpaster, B. H., Jeukendrup, A. E., Brouns, F., Halliday, D., & Wagenmakers, A. J. M. (1993). Exogenous carbohydrate oxidation from different carbohydrate sources during exercise. *Journal of Applied Physiology, 75*(5), 2168–2172.
- Shi, X., Horn, M. K., Osterberg, K. L., Stofan, J. R., Zachwieja, J. J., Horswill, C. A., . . . Murray, R. (2004). Gastrointestinal discomfort during intermittent high-intensity exercise: effect of carbohydrate-electrolyte beverage. *International Journal of Sport Nutrition and Exercise Metabolism, 14*(6), 673–683.
- Smith, J. W., Pascoe, D. D., Passe, D. H., Ruby, B. C., Stewart, L. K., Baker, L. B., & Zachwieja, J. J. (2013). Curvilinear dose-response relationship of carbohydrate (0–120 g.h⁻¹) and performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise, 45*(2), 336–341. doi: 10.1249/MSS.0b013e31827205d1
- Smith, J. W., Zachwieja, J. J., Peronnet, F., Passe, D. H., Massicotte, D., Lavoie, C., & Pascoe, D. D. (2010). Fuel selection and cycling endurance performance with ingestion of [¹³C]glucose: evidence for a carbohydrate dose response. *Journal of Applied Physiology, 108*(6), 1520–1529. doi: 10.1152/jappphysiol.91394.2008
- Sparling, P. B. (1980). A meta-analysis of studies comparing maximal oxygen uptake in men and women. *Research Quarterly for Exercise and Sport, 51*, 542–552.
- Stellingwerff, T., & Cox, G. R. (2014a). Systematic Review: Carbohydrate supplementation on exercise performance or capacity of varying durations. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism. Physiologie Appliquée, Nutrition et Métabolisme*.
- Stellingwerff, T., & Cox, G. R. (2014b). Systematic Review: Carbohydrate supplementation on exercise performance or capacity of varying durations. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism. Physiologie Appliquée, Nutrition et Métabolisme, 1-37*.

- Tarnopolsky, M. A., Atkinson, S. A., Phillips, S. M., & MacDougall, J. D. (1995). Carbohydrate loading and metabolism during exercise in men and women. *Journal of Applied Physiology*, 78(4), 1360–1368.
- Temesi, J., Johnson, A., Raymond, J., Burdon, C. A., & O'Connor, H. T. (2011). Carbohydrate ingestion during endurance exercise improves performance in adults. *Journal of Nutrition*, 141, 890–897. doi: 10.3945/jn.110.137075
- Timmons, B. W., Bar-Or, O., & Riddell, M. C. (2003a). Oxidation rate of exogenous carbohydrate during exercise is higher in boys than in men. *Journal of Applied Physiology*, 94, 278–284. doi: 10.1152/jappphysiol.00140.2002
- Timmons, B. W., Bar-Or, O., & Riddell, M. C. (2003b). Oxidation rate of exogenous carbohydrate during exercise is higher in boys than in men. *Journal of Applied Physiology*, 94(1), 278–284. doi: 10.1152/jappphysiol.00140.2002
- Timmons, B. W., Bar-Or, O., & Riddell, M. C. (2007a). Energy substrate utilization during prolonged exercise with and without carbohydrate intake in preadolescent and adolescent girls. *Journal of Applied Physiology*, 103(3), 995-1000. doi: 10.1152/jappphysiol.00018.2007
- Timmons, B. W., Bar-Or, O., & Riddell, M. C. (2007b). Energy substrate utilization during prolonged exercise with and without carbohydrate intake in preadolescent and adolescent girls. *Journal of Applied Physiology*, 103, 995-1000. doi: 10.1152/jappphysiol.00018.2007
- 10.1152/jappphysiol.00018.2007.-
- Timmons, B. W., Bar-Or, O., & Riddell, M. C. (2007c). Influence of age and pubertal status on substrate utilization during exercise with and without carbohydrate intake in healthy boys. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism. Physiologie Appliquée, Nutrition et Métabolisme*, 32, 416-425. doi: 10.1139/H07-004
- Timmons, B. W., Bar-Or, O., & Riddell, M. C. (2007d). Influence of age and pubertal status on substrate utilization during exercise with and without carbohydrate intake in healthy boys. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism. Physiologie Appliquée, Nutrition et Métabolisme*, 32(3), 416-425. doi: 10.1139/H07-004
- Tremblay, J. (2009). *Sélection des substrats lors de l'exercice prolongé avec ingestion de glucides: études par traçage au 13C*. (Thèse de doctorat, Université de Montréal).
- Tremblay, J., Peronnet, F., Massicotte, D., & Lavoie, C. (2010). Carbohydrate supplementation and sex differences in fuel selection during exercise. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 42(7), 1314–1323. doi: 10.1249/MSS.0b013e3181cbba0b
- van Loon, L. J., Jeukendrup, A., Saris, W. H. M., & Wagenmakers, A. J. (1999a). Effect of training status on fuel selection during submaximal exercise with glucose ingestion. *Journal of Applied Physiology*, 87(4), 1413–1420.
- Van Loon, L. J. C., Jeukendrup, A. E., Saris, W. H. M., & Wagenmakers, A. J. M. (1999b). Effect of training status on fuel selection during submaximal exercise with glucose ingestion. *Journal of Applied Physiology*, 87(4), 1413–1420.
- Walker, J. L., Heigenhauser, G. J. F., Hultman, E., & Spriet, L. L. (2000). Dietary carbohydrate, muscle glycogen content, and endurance performance in well-trained women. *Journal of Applied Physiology*, 88, 2151–2158.
- Wallis, G. A., Dawson, R., Achten, J., Webber, J., & Jeukendrup, A. E. (2006). Metabolic response to carbohydrate ingestion during exercise in males and females. *American*

Journal of Physiology: Endocrinology and Metabolism, 290(4), E708-715. doi: 10.1152/ajpendo.00357.2005

Welch, K. C., Jr., Peronnet, F., Hatch, K. A., Voigt, C. C., & McCue, M. D. (2015). Carbon stable-isotope tracking in breath for comparative studies of fuel use. *Annals of the New York Academy of Sciences*. doi: 10.1111/nyas.12737

Widrick, J. J., Costill, D. L., Fink, W. J., Hickey, M. S., McConell, G. K., & Tanaka, H. (1993). Carbohydrate feedings and exercise performance: effect of initial muscle glycogen concentration. *Journal of Applied Physiology*, 74(6), 2998 - 3005.