

L'ACTIVITE PHYSIQUE A LA CHALEUR : DE LA PHYSIOLOGIE AUX RECOMMANDATIONS D'APPORT HYDRIQUE

N. KOULMANN, S. BANZET, A.X. BIGARD

- Travail du Département des facteurs humains (N.K., Spécialiste de recherches du SSA ; S.B., Assistant de recherches du SSA ; A.X.B., Maître de recherches du SSA), Centre de recherches du Service de santé des armées, La Tronche, France.
- Correspondance : N. KOULMANN, Centre de recherches du Service de santé des armées, Département des facteurs humains, 24 Avenue des maquis du Grésivaudan, BP87, 38702 La Tronche Cedex • Fax : +33 (0)4 76 63 69 45.
- E-mail : nkoulmann@crssa.net ; xbigard@crssa.net •

Med Trop 2003 ; **63** : 617-626

L'exercice physique est associé à des perturbations de l'homéostasie de l'organisme. Ces perturbations sont nécessaires au développement de réponses adaptatives qui sont la traduction, à terme, de l'état d'entraînement. Cependant, le maintien (et le plus souvent l'amélioration) de l'état de santé de l'individu nécessite que les contraintes induites par l'exercice soient parfaitement tolérées par l'organisme. L'environnement climatique dans lequel est réalisé l'exercice est susceptible de majorer ces contraintes, et donc d'affecter négativement la tolérance. La pratique actuelle de compétitions internationales dans des pays aux climats chauds, et les régimes de canicule enregistrés ces dernières années dans des pays tempérés, imposent de faire le point sur les conséquences de la pratique de l'exercice sous contrainte climatique. Le but de cet article est de faire une synthèse des effets adverses de la chaleur sur le maintien des performances du sportif, et de fournir des recommandations pratiques en terme de réhydratation au cours et au décours de l'exercice.

L'activité physique en climat chaud

Charge thermique endogène et charge thermique exogène (Fig. 1)

La réalisation d'un exercice physique consiste à produire de l'énergie mécanique à partir d'une énergie chimique potentielle ; la production de chaleur qui découle du faible rendement musculaire est proportionnelle à l'intensité de l'exercice et peut atteindre 4 500 à 5 000 kJ.h⁻¹. Si elle était stockée, une charge thermique de cet ordre serait suffisante pour augmenter la température corporelle de 1°C toutes les cinq à sept minutes ; une telle augmentation continue de la tempé-

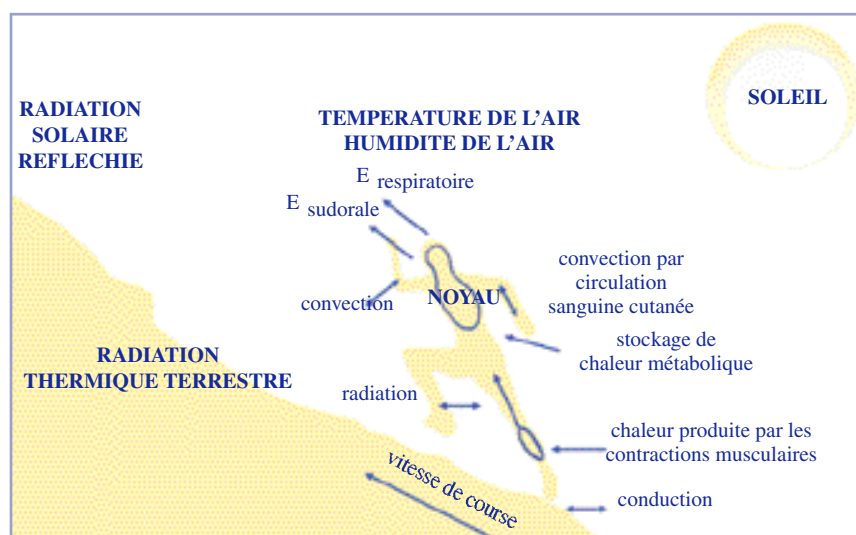


Figure 1 - Thermorégulation en ambiance chaude. E Respiratoire = pertes hydriques par évaporation respiratoire ; E sudorale = pertes hydriques par sudation.

rature interne au cours de l'exercice est prévenue grâce à l'efficacité des réponses thermorégulatrices.

Le processus physiologique global de la thermolyse peut être séparé en deux phases successives et intriquées. La première concerne le transfert de la chaleur produite par les muscles actifs vers la surface cutanée, l'autre correspond à l'élimination de cette chaleur dans le milieu extérieur. Le transfert de la chaleur produite par les muscles actifs vers la surface cutanée s'effectue principalement par convection forcée, le sang jouant le rôle de fluide vecteur. Dès les premières minutes de l'exercice, la production de chaleur excède les pertes dans les muscles actifs. Le sang qui circule dans les capillaires de ces muscles se réchauffe à leur contact et distribue à l'organisme l'excès de chaleur produite. Comme la température interne augmente, le seuil de température pour la

vasodilatation cutanée est dépassé ; il en résulte une augmentation importante du débit sanguin cutané, qui entraîne une facilitation topographique des échanges thermiques. Ainsi le flux de chaleur des muscles actifs vers la peau dépend d'une part du gradient de température entre muscles et sang, et d'autre part du gradient de température entre sang et peau et de la conductance cutanée, laquelle varie avec la résistance vasculaire cutanée. L'élimination de la chaleur vers le milieu extérieur dépend du gradient de température entre la peau et l'environnement : le sens de ces échanges s'inverse dès que la température ambiante est supérieure à la température cutanée moyenne (en pratique supérieure à 35°C). Dans ce cas, à la charge thermique endogène s'ajoute une charge thermique exogène. L'évaporation devient alors l'unique moyen de dissipation de la chaleur.

Thermolyse évaporatoire

L'eau évaporée provient de trois sources, d'importance thermorégulatrice différente :

- une petite quantité d'eau (environ 10 mL.h⁻¹) diffuse passivement à travers la peau : c'est la perspiration insensible cutanée;

- quelles que soient ses caractéristiques lors de l'inspiration, l'air expiré est presque saturé en vapeur d'eau : c'est la perspiration ventilatoire. Ce phénomène passif dépend de l'hygrométrie de l'air inspiré et du débit ventilatoire. Pour une ventilation moyenne, la quantité vaporisée est de l'ordre de 15 mL.h⁻¹;

- la sudation est de loin le moyen de thermolyse le plus efficace. La sueur qui s'évapore entraîne une perte thermique de 2,45 kJ.g⁻¹ de sueur. L'évaporation sudorale dépend étroitement des facteurs physiques de l'ambiance : elle est fonction du gradient de pression de vapeur d'eau entre la peau et l'environnement, et indépendamment du gradient de température. Il est possible de définir une évaporation maximale permise par l'ambiance. Le plus souvent l'évaporation effective est inférieure à l'évaporation maximale permise : l'évaporation dépend en effet également de facteurs physiologiques tels que la mouillure de peau. Lorsque la peau est trop mouillée, l'eau ruisselle et cette eau est perdue pour la thermolyse.

Si la sudation est le moyen thermolytique de loin le plus efficace, elle est également coûteuse pour les liquides de l'organisme. Le débit sudoral peut être considérable : il dépend en premier lieu de l'élévation de la température corporelle, laquelle est fonction de l'intensité relative de l'exercice et des conditions climatiques ambiantes (température d'air, humidité relative, vitesse du vent), et d'autre part de caractéristiques intrinsèques de l'individu comme le niveau d'entraînement physique et d'acclimatement à la chaleur. En effet, l'abaissement de la température seuil de déclenchement de la sudation est, avec l'augmentation du débit sudoral maximal, une des réponses adaptatives de l'organisme à l'entraînement physique, ce qui permet un moindre stockage de chaleur dès le début de l'exercice. L'acclimatement à la chaleur entraîne les mêmes réponses. L'individu entraîné physiquement et/ou acclimaté à la chaleur est donc encore plus exposé au risque de déshydratation. Schématiquement, pour de brèves périodes (1 à 2 h), le débit sudoral maximal est de l'ordre de 1,5 à 1,8 l.h⁻¹, et dans des conditions extrêmes, il a été rapporté qu'il pouvait atteindre jusqu'à 3,7 l.h⁻¹ ! Sur plusieurs

heures il est d'environ 1 l.h⁻¹. La concentration en sodium de la sueur est de l'ordre de 20 à 60 mEq.l⁻¹ ; elle augmente avec l'élévation du débit sudoral chez un même sujet, mais est diminuée pour un même débit sudoral sous l'effet de l'acclimatement à la chaleur et de l'entraînement physique. Les pertes sudorales de NaCl, de l'ordre de 2 g lors d'une activité physique réalisée par un sujet modérément entraîné, peuvent atteindre 6 à 7 g par jour chez des sujets entraînés pratiquant une activité sportive régulière tous les jours. Ceci n'est pas négligeable par rapport aux entrées quotidiennes classiquement recommandées de 7 à 8 g de NaCl, même si ces pertes sudorales sont partiellement compensées par une moindre élimination rénale de NaCl (1).

Lorsqu'elle n'est pas compensée par une réhydratation adéquate, la sudation est responsable d'une réduction du volume de l'eau corporelle totale, qui peut affecter tous les espaces liquidiens de l'organisme. Puisque la sueur est hypotonique par rapport au plasma, la déshydratation s'accompagne d'une hyperosmolarité plasmatique, laquelle est partiellement compensée par une redistribution de l'eau entre les compartiments liquidiens de l'organisme.

Adaptations cardio-vasculaires au cours de l'exercice à la chaleur

Au cours de l'exercice, le système cardio-vasculaire doit s'adapter à la demande métabolique de l'organisme pour fournir l'oxygène et les substrats énergétiques aux muscles en activité. L'adaptation est double, s'effectuant à la fois au niveau central par mobilisation des réserves cardiaques et au niveau périphérique par redistribution du débit sanguin.

Au niveau central, le débit cardiaque augmente en fonction de la puissance de l'exercice (2). Cette élévation du débit cardiaque dépend de la stimulation sympathique qui accroît la contractilité cardiaque et donc le volume d'éjection systolique et augmente la fréquence cardiaque.

Au niveau périphérique, une redistribution du débit sanguin vers les muscles actifs au détriment des zones splanchniques et rénales est observée (3). Elle s'effectue par l'intermédiaire d'une modification de la vasomotricité artériolaire variable en fonction de l'intensité relative de l'exercice (4). La vasomotricité artériolaire dépend elle aussi de la stimulation nerveuse sympathique (5), et diffère selon le type de récepteurs membranaires présents au niveau des artérioles (vasodilatation par

action α -adrénergique et vasoconstriction par action β -adrénergique). Certains composés formés au niveau du muscle lors de l'exercice [adénosine (6), prostacycline et oxyde nitrique (7)] interviennent également sur la vasomotricité des artérioles et ont pour conséquence une hyperhémie active (8). Lorsque l'exercice se prolonge et surtout s'il est effectué à la chaleur, se rajoute la nécessité d'accroître le débit sanguin cutané pour permettre le transfert de la chaleur métabolique produite au niveau des muscles vers la peau.

Lorsqu'il est pratiqué sans contrainte thermique surajoutée, l'exercice prolongé s'accompagne d'une diminution progressive des pressions veineuse centrale et artérielle ainsi que du volume d'éjection systolique, alors que la fréquence cardiaque augmente (9). La déshydratation, si elle est à l'origine d'une diminution du volume plasmatique, entraîne une augmentation supplémentaire de la fréquence cardiaque qui compense la réduction du volume d'éjection systolique, le débit cardiaque ne variant pas (10), sauf pour des niveaux majeurs de déshydratation [perte de 7% de la masse corporelle (11)]. Par contre, lorsque l'exercice est réalisé en ambiance chaude, la déshydratation même modérée entraîne une élévation marquée de la fréquence cardiaque qui ne peut cependant pas compenser la diminution du volume d'éjection systolique. Dans ces conditions particulièrement défavorables, il existe une compétition entre la demande métabolique et les nécessités thermolytiques pour une possibilité réduite d'adaptation du débit cardiaque aux différentes demandes (12).

Pour une même production de chaleur métabolique, il existe une augmentation du stockage thermique sous l'effet de la déshydratation, liée à la diminution de la dissipation de la chaleur (13). La réduction de la thermolyse évaporatoire par diminution du débit sudoral n'est retrouvée que sous l'effet d'une déshydratation importante (14, 15). Le stockage thermique est lié à l'insuffisance du transfert de la chaleur des muscles en activité vers la peau en raison de l'élévation du seuil thermique de déclenchement de la vasodilatation et de la diminution du débit sanguin cutané maximal (16) ; il est sans doute aggravé par l'insuffisance du transfert de la chaleur de l'enveloppe cutanée vers l'ambiance, en raison de l'augmentation parallèle du seuil thermique de déclenchement de la sudation (17). Au cours de l'exercice à la chaleur cette augmentation des seuils thermiques de déclenchement de la sudation et de la vasodilatation cutanée intervient même en l'absence de diminution du volume plasmatique, et apparaît alors liée à l'hyperosmolarité plasmatique (17).

Cependant, l'hypovolémie est également impliquée dans la réduction du débit sudoral au cours de l'exercice, l'hypovolémie iso-osmotique entraînant une diminution du débit sudoral (18, 19).

Pathologies liées la pratique de l'exercice en climat chaud

La pathologie liée à la pratique d'activités physiques en ambiance thermique chaude est dominée par le coup de chaleur d'exercice. Il s'agit d'un accident connu depuis longtemps - en particulier en milieu militaire -, dont l'incidence et la gravité ont pu être diminuées grâce à des mesures préventives précoces, mais qui demeure potentiellement mortel. Le tableau clinique et les hypothèses physiopathologiques du coup de chaleur d'exercice ont fait l'objet de mises au point récentes dans des revues de langue française (20-22).

Brièvement, il faut rappeler que le coup de chaleur d'exercice atteint le plus souvent un sujet jeune sans antécédent pathologique notable, effectuant un exercice physique intense et prolongé. Bien qu'il puisse survenir en ambiance thermique confortable voire fraîche, il est plus fréquent lors de l'exposition à la chaleur. En fait, tout ce qui limite la thermolyse ou qui accroît la production métabolique de chaleur favorise la survenue du coup de chaleur d'exercice : température ambiante et/ou humidité relative de l'air élevées, absence de vent, charge radiante importante, mais aussi port de vêtements empêchant l'évaporation sudorale, port de charges lourdes. Il débute parfois par des prodromes à type de troubles du comportement, mais peut se manifester par un coma inaugural. Les troubles neurologiques sont constants, même s'ils sont variables en intensité. La peau est toujours très chaude. Les autres symptômes rencontrés sont par ordre de fréquence les vomissements, et des troubles hémodynamiques d'intensité variable. La prise en charge sur le terrain doit être précoce et consiste en un refroidissement actif accompagné des mesures de protection contre les complications respiratoires liées aux vomissements et aux convulsions éventuelles, et contre les complications cardio-circulatoires, en particulier le choc hypovolémique. L'évolution est alors soit favorable et résolutive, soit fluctuante avec possibilité d'aggravation secondaire. Les complications possibles sont l'insuffisance hépatique pouvant aller jusqu'à la nécrose, et l'insuffisance rénale. Le tableau clinique peut aussi évoluer vers un syn-

drome de réponse inflammatoire systémique accompagné ou non de troubles de l'hémostase, conduisant à une défaillance multiviscérale le plus souvent fatale. Grâce aux mesures de prévention et en particulier à une prise en charge précoce sur le terrain, cette évolution dramatique concerne moins de 5 % des patients hospitalisés pour coup de chaleur d'exercice.

D'autres pathologies peuvent être liées à la pratique de l'exercice en climat chaud, mais elles sont essentiellement bénignes (crampes de chaleur liées à des désordres électrolytiques locaux modérés et réversibles, dermatoses diverses...). Une place à part doit être cependant réservée à la déshydratation, en raison du caractère inéluctable de sa survenue au cours des activités prolongées en climat chaud. Si ses conséquences sur l'état de santé sont rares et souvent le fait d'exercices extrêmes (marathon des sables par exemple), ses conséquences sur la performance surviennent pour des niveaux modérés.

Effets de l'exposition à la chaleur sur la performance

La performance physique peut être évaluée dans ses diverses composantes : la force musculaire la composante anaérobie, ou celle qui met en jeu le métabolisme aérobie au cours d'exercices d'intensité plus ou moins élevée et de durée plus ou moins prolongée. Ces composantes de la performance physique peuvent être affectées par l'ambiance climatique, soit par un effet direct de la chaleur, soit par les conséquences indirectes de la température, et en particulier par la spoliation hydrique.

Effets directs de la chaleur

L'augmentation de la température musculaire affecte le mode de contraction du muscle. En faisant varier la température locale, la force maximale isométrique (à longueur du muscle constante) augmente, passe par un maximum, puis baisse avec les températures élevées. Les différents déterminants des performances du muscle en mode anisométrique (contractions à longueur du muscle variable et à vitesse angulaire constante) sont eux aussi affectés par la température musculaire. Mais la propriété du muscle la plus touchée par l'hyperthermie locale est très certainement l'endurance musculaire, ce qui se caractérise par une baisse de la résistance à la fatigue (Fig. 2A).

Une augmentation de la température corporelle a des conséquences sur la convection et l'utilisation périphérique de l'oxygène, l'utilisation des substrats énergétiques, les réponses des catécholamines à l'exercice, le couplage entre la consommation d'oxygène et la production d'ATP, et la mécanique de la contraction musculaire. Tous ces facteurs sont ainsi susceptibles de modifier la fonction musculaire, le rendement énergétique et *in fine* d'accélérer la survenue de l'épuisement.

L'apport en oxygène et substrats énergétiques

Indéniablement, la redistribution des fluides que l'on observe à l'exercice à la chaleur représente un facteur pénalisant pour l'apport en oxygène et en substrats. L'augmentation du débit sanguin cutané et les besoins en convection interne de la chaleur sont des facteurs défavorables à la vascularisation du muscle et susceptibles de limiter le temps de maintien de l'exercice.

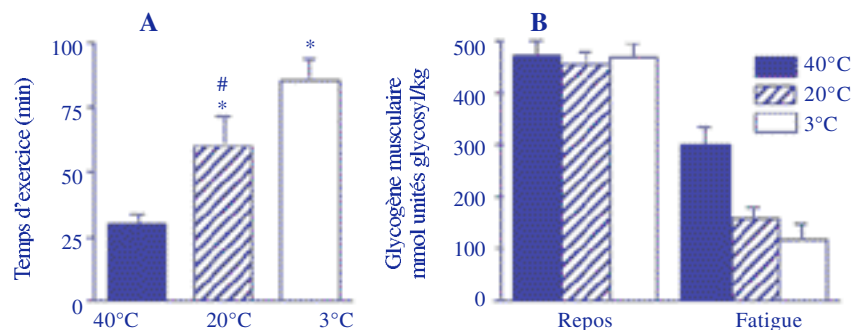


Figure 2 - altérations des performances musculaires avec différentes ambiances climatiques.

A) Temps maximal de maintien d'un exercice comportant des contractions musculaires itératives progressives, à différentes températures ambiantes. On note une réduction du temps de maintien de l'exercice avec l'augmentation de la température.

B) Contenu musculaire en glycogène avant, et à l'arrêt de l'exercice par épuisement. A noter que la concentration musculaire en glycogène mesurée à l'arrêt de l'exercice en ambiance chaude, est supérieure à celles mesurées en ambiances tempérée et froide, ce qui devrait en théorie, assurer la poursuite de l'exercice (d'après 27).

Il existe dans ces conditions, une vraie compétition entre les débits sanguins cutané et musculaire (23).

L'utilisation des substrats énergétiques

Au cours de l'exercice à la chaleur, l'utilisation des glucides est majorée, alors que l'utilisation des acides gras diminue de manière sensible (24). On observe une augmentation de près de 25 % de l'utilisation du glycogène musculaire lorsque l'exercice est réalisé à la chaleur, et une baisse très nette de l'utilisation du glucose exogène provenant du courant circulatoire (25). L'augmentation du débit sanguin cutané pourrait être l'un des facteurs explicatifs de cette baisse de l'utilisation du glucose transporté par le plasma. Les mécanismes précis de l'augmentation de l'utilisation des glucides à l'exercice ne sont pas parfaitement connus, mais pourraient être en partie liés aux effets directs de la température sur la réponse catécholaminergique, la fonction propre des mitochondries, l'activité d'enzymes du métabolisme énergétique, et/ou le patron d'activation des unités motrices.

Les réponses des catécholamines à l'exercice sont affectées par l'ambiance climatique. L'exercice réalisé à la chaleur se traduit par une réponse exacerbée des catécholamines (26), et bien que cette réponse soit systémique, elle peut affecter la disponibilité du muscle en substrats énergétiques, augmenter l'utilisation du glucose par les fibres musculaires, épuiser les réserves locales et précipiter la survenue de la fatigue locale. Cependant, certaines données expérimentales ont permis de suggérer que la fatigue au cours de l'exercice à la chaleur ne relevait pas directement d'une carence en substrat glucosé ; la concentration en glycogène musculaire reste en effet suffisamment élevée à l'épuisement pour assurer, en théorie, la poursuite de l'exercice (Fig. 2) (27). Il y a donc bien d'autres facteurs que la disponibilité en glucose qui déterminent le développement de la fatigue à l'exercice à la chaleur.

Les effets directs de l'hyperthermie sur le métabolisme oxydatif

Des expérimentations anciennes ont permis de montrer que la température affectait le rendement énergétique de la mitochondrie (28). L'augmentation de la température musculaire à l'exercice, majorée lorsque celui-ci est réalisé à la chaleur, a donc des conséquences sur le rendement mitochondrial, en créant probablement des fuites de protons par déstructuration des membranes de la mitochondrie. L'altération de la fonction mitochondriale a des consé-

quences directes sur les performances musculaires ; c'est ainsi que la consommation d'oxygène par le muscle augmente au cours de contractions isométriques réalisées à la chaleur, parallèlement à celle de mitochondries isolées (29). Enfin, on sait que la température a des conséquences directes sur l'activité de certaines enzymes impliquées dans le métabolisme énergétique (effet Q10) ; selon la définition de cet effet, toute augmentation de 10°C de la température locale accroît proportionnellement l'activité des enzymes d'un facteur qui leur est propre. *In vivo*, l'activité de certaines enzymes pourrait être augmentée de 30-40 % avec une augmentation de 2°C de la température du muscle, augmentant ainsi la production d'énergie, mais aussi la consommation d'oxygène et de substrats.

Influence de la température musculaire sur les mouvements du calcium

L'augmentation de la température du muscle perturbe considérablement le pompage du calcium par le réticulum sarcoplasmique (30). Cette altération des mouvements du calcium se traduit par une baisse des performances musculaires au cours de contractions répétées, et par une plus grande sensibilité à la fatigue.

Conséquences de la déshydratation sur la performance

Le mode d'installation de la déshydratation, les conditions climatiques ambiantes au cours de la réalisation de l'exercice et le type d'exercice envisagé peuvent influencer de manière variable sur la performance.

La déshydratation ne semble pas entraîner de diminution de la force musculaire (31), mais a un effet délétère sur l'endurance de force (32).

Lorsqu'elle survient au cours d'un exercice à la chaleur, elle réduit la performance d'un exercice anaérobie. Les mécanismes physiologiques impliqués seraient le déséquilibre électrolytique -en particulier l'augmentation de la concentration en potassium-, et l'élévation de la température corporelle (13).

L'effet de la déshydratation sur la consommation maximale d'oxygène est discuté. En fait, la déshydratation altère principalement les possibilités d'endurance, que l'exercice soit intense, sous-maximal ou d'intensité modérée (33). D'une façon générale la réduction de la performance est proportionnelle au niveau de la déshydratation exprimé en pourcentage de masse corporelle (Fig. 3)(34). Cette réduction de la performance physique des exercices sous-maximaux serait principalement liée à la perturbation des adaptations

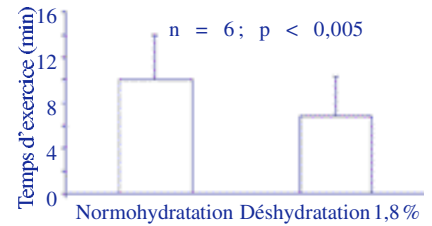


Figure 3 : déshydratation et performances aéro-bies. Mesure de la durée maximale en minutes d'un exercice à 90% VO_2^{max} effectué après 60 minutes d'exercice modéré ayant entraîné une perte de poids de 1,8% du poids du corps ; les résultats sont comparés à ceux des mêmes sujets dont l'état d'hydratation a été maintenu par une réhydratation adéquate (d'après 34).

cardio-circulatoire et thermique.

La déshydratation altère diverses composantes des capacités cognitives fondamentales. La mémoire à court terme (empan mnésique) et la mémoire de travail sont dégradées, alors que la mémoire à long terme est préservée (35). Une diminution des performances est observée dans des épreuves impliquant l'habileté psychomotrice ; le temps nécessaire à la prise de décision dans une tâche perceptive simple est augmenté. Cette dégradation des performances est significative à partir de 2 % de perte de masse corporelle (35). Ceci peut à l'évidence avoir un retentissement important dans les activités qui nécessitent des prises de décision rapides et adaptées.

Principes de la réhydratation au cours et décours de l'exercice

Au delà du strict maintien de la performance, la restauration des pertes hydrominérales au cours de l'exercice en ambiance chaude est pleinement justifiée comme mesure de prévention du coup de chaleur d'exercice. Elle vise à maintenir une volémie efficace afin de préserver les possibilités d'adaptation du débit cardiaque à la double demande métabolique et thermorégulatrice.

L'efficacité de la réhydratation dépend de la quantité et de la qualité des liquides absorbés. La réhydratation comporte plusieurs étapes successives, dont la première est le comportement dipsique c'est-à-dire l'acte de boire, spontané ou imposé. Il précède les deux étapes du processus digestif que sont la vidange gastrique et l'absorption intestinale. Une véritable stratégie de réhydratation doit avoir pour but d'optimiser chacune de ces étapes potentiellement limitantes.

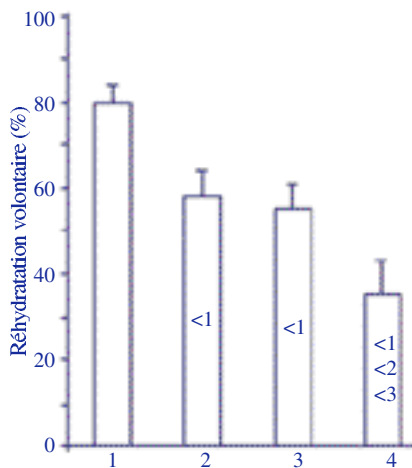


Figure 4 - effets de la température et de l'arôme sur la prise spontanée de boisson :
 1) eau fraîche (15°C) et aromatisée
 2) eau fraîche
 3) eau chaude (40°C) et aromatisée
 4) eau chaude
 < 1 : significativement différent de 1 ; < 2 significativement différent de 2 ; < 3 significativement différent de 3 (seuil de significativité : $P < 0,05$). (d'après 36).

Favoriser la prise de boisson

Si la soif est un stimulus suffisant pour assurer l'équilibre de la balance hydrique dans les conditions standard de repos, il est tout autrement au cours de l'exercice. Le retard qui existe dans l'apparition de la soif et la satiété qui intervient de manière anticipée au cours de la pratique d'un exercice conduisent à la constitution d'une déshydratation dite involontaire. La soif ne devient un stimulus prééminent que lorsque la déshydratation atteint un niveau qui excède la capacité de contrôle physiologique rénal.

Parmi les facteurs susceptibles de modifier le comportement dipsique au cours de l'exercice, la palatabilité des boissons est très importante (36). Les caractéristiques organoleptiques de la boisson telles que sa turbidité, sa couleur, son odeur, sa température et son goût ont des effets sensoriels et peuvent accroître la prise de boisson s'ils sont reconnus comme agréables, ou bien au contraire limiter la réhydratation s'ils sont perçus comme désagréables (Fig. 4). La prise de boisson est également influencée par le type d'exercice effectué. En effet, au cours de l'exercice continu, l'homme doit intégrer plusieurs facteurs parmi lesquels la coordination de ses mouvements et la sensation de plénitude gastrique peuvent limiter son désir conscient de boire ; de plus les

débits ventilatoires élevés sont une source de gêne importante pour l'ingestion. La prise de boisson est à l'évidence plus facile à accomplir pour le cycliste que pour le coureur à pied. La course à pied représente d'ailleurs l'activité physique la plus pénalisante pour la réhydratation.

Favoriser la vidange gastrique

Plusieurs facteurs peuvent modifier la vitesse d'évacuation gastrique, en premier lieu les qualités physico-chimiques de la boisson. Parmi celles-ci, le volume jouerait un rôle primordial dans le contrôle de la vidange de l'estomac. Le débit d'évacuation gastrique augmente linéairement jusqu'à un niveau de remplissage de 600 à 1 000 ml (37, 38). L'ingestion unique d'un important volume de liquide provoque une vidange gastrique dont la vitesse suit une courbe semi-exponentielle comportant une phase initiale rapide et une phase tardive plus lente. Cette première phase d'évacuation rapide ne s'altère pas avec le temps ; c'est ainsi que lorsque le bolus initial de 560 ml d'une boisson iso-osmotique est suivi de l'ingestion répétée de 2 ml.kg⁻¹ de poids corporel toutes les 20 minutes, la phase rapide de vidange gastrique est retrouvée au cours du temps (Fig. 5) (39). Cependant, l'ingestion répétée de grands volumes à intervalles de temps rapprochés augmente la fréquence des douleurs abdominales liées à la distension aiguë de l'estomac (38). Il existe cependant de très grandes différences inter-individuelles dans les vitesses de vidange gastrique, qui pourraient être expliquées, au moins en partie, par l'adaptation de certains sujets à l'ingestion de volumes importants (40). Ceci souligne l'importance d'essayer ces stratégies de réhydratation à l'entraînement, afin d'optimiser le volume des apports tout en conservant le confort gastrique.

L'ingestion de boissons dont la concentration en glucose excède 2,5 g.100 mL⁻¹ ralentit la vitesse de vidange gastrique (37). La mise en évidence d'une relation linéaire entre le contenu de la boisson en hydrates de carbone, l'osmolarité et l'importance du résidu gastrique a permis de conclure que l'osmolarité de la boisson ingérée représentait un facteur d'inhibition de la vidange gastrique. Ceci a justifié l'intérêt porté à l'utilisation de polymères de glucose et de solutions de disaccharides qui permettent de réduire l'osmolarité des boissons tout en préservant leur charge énergétique. En fait, il semblerait que ce soit la densité énergétique elle-même, et donc la concentration en hydrates de carbone, qui constitue un facteur limitant de la vitesse de vidange gastrique (41). Cependant, après l'ingestion

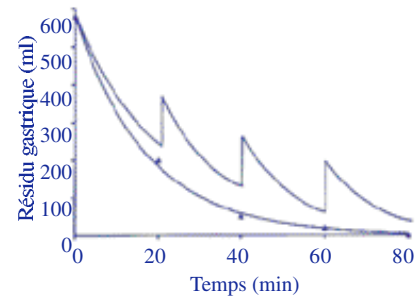


Figure 5 - Débit de vidange gastrique suivant deux modes d'administration de la boisson : ingestion unique de 8 ml.kg⁻¹ versus ingestion de 8 ml.kg⁻¹ suivie de l'ingestion répétée d'un volume de 2 ml.kg⁻¹ toutes les 20 minutes. Le débit de vidange gastrique est estimé par le volume de liquide restant dans l'estomac après un temps donné (d'après 39).

d'une solution fortement glucosée, l'effet inhibiteur du glucose sur la vitesse de vidange gastrique peut être réduit ; ce phénomène d'adaptation peut, une fois encore, expliquer certaines différences inter-individuelles dans les réponses observées.

L'effet de l'adjonction d'électrolytes, en particulier sodium et potassium, sur la vitesse de vidange gastrique a été envisagé. La vidange gastrique d'une solution isotonique de chlorure de sodium est plus rapide que celle de l'eau, alors que le potassium aurait un effet inhibiteur à la fois spécifique et osmotique. Par contre l'addition de l'un ou l'autre de ces électrolytes à des boissons énergétiques n'a aucune conséquence sur la vitesse de vidange gastrique (42).

La température de la boisson joue un rôle plus modeste ; la vitesse de vidange de l'estomac augmente lorsque la température des boissons baisse, et ce jusqu'à 5°C (37). Il semble cependant que les boissons glacées aient un effet inhibiteur sur les processus physiologiques de thermorégulation en agissant sur les récepteurs thermiques profonds. Par ailleurs, l'effet de la température des boissons sur l'accélération de la vidange gastrique ne semble être patent que pendant les 10 premières minutes qui suivent l'ingestion. C'est pourquoi il paraît plus judicieux de conseiller la consommation de boissons fraîches entre 10 et 15°C qui pourront participer au refroidissement interne de l'organisme et être agréablement rafraîchissantes, ce qui favorisera leur consommation spontanée.

En second lieu, des facteurs externes peuvent modifier la vidange gastrique. Il ne semble pas qu'il y ait d'effet majeur de la pratique d'un exercice quel qu'il soit sur la vidange gastrique jusqu'à des intensités relatives de 70% de la puissance maximale aérobie. Au delà de ce seuil, c'est-à-dire

pour des exercices de haute intensité, la vidange gastrique est ralentie sans que l'on puisse mettre en évidence de différence selon le type d'exercice (37). La vidange gastrique est aussi affectée par la température ambiante ; elle est sensiblement ralentie lors de l'exercice en ambiance chaude. Le volume d'eau évacué de l'estomac est inversement proportionnel à la température interne et donc à la contrainte thermique combinée de l'exercice et de la température ambiante. Cet effet est vraisemblablement lié à l'importance de la déshydratation (43).

Favoriser l'absorption intestinale

L'absorption hydrique nette au niveau jéjunal est favorisée par les solutions hypotoniques ou isotoniques d'hydrates de carbone comprenant ou non des électrolytes. Le mélange de plusieurs glucides permettrait d'augmenter l'absorption hydrique, en raison de la mise en jeu simultanée de plusieurs mécanismes de transfert entérocytaire (44). Les solutions hypertoniques induisent au contraire une sécrétion hydrique dans la lumière intestinale afin de dissiper le gradient osmotique (45). Il existe au niveau intestinal une coopération étroite entre les transports de glucose, de sodium et l'absorption d'eau. En effet, le glucose stimule le transport de sodium au travers de la bordure en brosse de l'intestin, et le gradient osmotique ainsi créé favorise l'absorption passive de l'eau. Ainsi, sous certaines concentrations, l'association glucose-sodium entraîne une absorption hydrique accrue par rapport à l'eau seule ou surtout à une solution de chlorure de sodium isotonique. Le rapport glucose/Na⁺ de la boisson ingérée n'a pas d'influence sur le débit d'absorption de l'eau entre des valeurs de 0,4/1 à 3,5/1 (46), la modification de la boisson ingérée le long du tractus gastro-intestinal permettant d'ajuster la concentration de Na⁺ pour une absorption optimale du glucose quel que soit l'apport de Na⁺ (42). Contrairement au transport entéral de D-glucose qui est sodium-dépendant, l'absorption de fructose se fait par une diffusion facilitée, sans couplage ionique ; l'absorption de fructose ne nécessite ainsi que peu d'énergie, mais ne permet pas de créer un gradient osmotique suffisant pour faciliter l'entrée passive d'eau dans l'entérocyte (47).

Malgré la diminution bien connue du débit sanguin splanchnique au cours de l'exercice, GISOLFI et Coll (45) ont montré que quelle que soit son intensité, l'exercice n'entraîne pas de variation de l'absorption duodéno-jéjunale de l'eau.

Tableau I - Recommandations pratiques.

Quand boire ?

- Avant la réalisation de l'activité physique, pour l'aborder dans un parfait état de normohydratation.
- Pendant l'activité, avant l'apparition de la soif, qui n'est pas un bon critère du niveau d'hydratation au cours de l'exercice, et de façon régulière tout au long de celui-ci, selon les possibilités offertes.
- Après l'activité physique, de façon à restaurer *ad integrum* son capital hydrique dans les meilleurs délais.

Quoi boire ?

- En climat chaud, la composition de la boisson doit donner la priorité à l'apport en eau et pour cela limiter les apports en hydrates de carbone à 30 à 60 g.l⁻¹ au maximum. L'apport en sel peut être nécessaire au cours des activités prolongées : il sera d'environ 1,5 à 2 g.l⁻¹ de NaCl.

Comment boire ?

- Le volume à ingérer devrait être calculé de façon à compenser totalement les pertes, et fractionné en apports répétés toutes les 20 minutes.

Hydratation et réhydratation en pratique (Tableau I)

Avant l'exercice

La déshydratation préalable même modérée majeure la dérive cardio-vasculaire au cours de l'exercice et altère la performance. L'exercice doit donc être abordé dans un parfait état de normohydratation. S'il apparaît primordial de pouvoir déterminer simplement l'état d'hydratation d'un individu, il n'existe malheureusement pas de marqueur standard capable de déceler les écarts modérés de l'équilibre hydrique (48). Le choix d'un marqueur pour une situation particulière peut être influencé par la sensibilité et la précision avec lesquelles le statut hydrique doit être évalué, et par les possibilités techniques et temporelles. En ce qui concerne les marqueurs les plus couramment utilisés, les indices urinaires tels que couleur, densité spécifique et osmolalité sont plus sensibles que les marqueurs sanguins (hématocrite, osmolalité plasmatique et natrémie) pour déceler de faibles niveaux de déshydratation. L'utilisation de l'impédancemétrie bioélectrique qui semblait très prometteuse, nécessite des conditions extrêmement rigoureuses, difficiles à imposer en pratique courante, et ne donne pas de résultat fiable après la réalisation d'un exercice physique (49).

En pratique, la prise régulière de petites quantités de boisson selon l'appétence naturelle doit permettre d'aborder l'exercice en état de normohydratation. Ainsi, il a été montré qu'une préhydratation active avec 0,5 l d'une boisson iso-osmotique prise 40 minutes avant le début d'un exercice de pédalage tend à augmenter le débit sudoral et à limiter les perturbations induites par l'absence d'hydratation pendant l'exercice (50).

La constitution d'un état d'hyperhy-

dratation préalable pourrait être intéressante pour prévenir la déshydratation au cours de l'exercice. Cependant cette approche est limitée par l'augmentation importante de la diurèse consécutive à l'expansion du volume plasmatique et l'hypotonicité plasmatique qui l'accompagne. Des études récentes ont montré que l'ingestion de glycérol avant l'exercice pouvait induire une hyperhydratation en réduisant la diurèse par effet osmotique. Cet effet pouvait être dû à l'élévation du gradient de concentration médullaire rénal et à la mise en jeu de la vasopressine (51). A ce jour, très peu d'études se sont penchées sur les liens entre glycérol et performance. Il a été montré que l'hyperhydratation par ingestion de glycérol et d'eau était susceptible d'augmenter de 5 % la performance d'un exercice sur ergocycle réalisé en ambiance chaude et humide (52). Cependant l'analyse de ces résultats montre que cette amélioration de la performance n'est pas constante d'un sujet à l'autre, et qu'elle ne s'accompagne pas de différence dans l'évolution de la température rectale, du débit sudoral ou de la fréquence cardiaque. Par contre l'amélioration de la performance s'accompagne d'une moindre sensation de pénibilité de l'effort ou de la contrainte thermique. De tels résultats amènent évidemment à réfléchir : s'il s'avère que le glycérol est susceptible d'améliorer la performance en diminuant la pénibilité de l'effort, il présente un réel danger en faisant reculer les sensations et signes d'alerte de la fatigue. Il convient donc d'être particulièrement prudent dans l'utilisation du glycérol, celle-ci devant être strictement limitée aux activités physiques et sportives effectuées dans des conditions climatiques qui exposent aux risques de déshydratation importante, et au cours desquelles la réhydratation abondante est d'accès difficile. De plus, il a été montré que l'osmolarité très élevée de la boisson glycérolée est suscep-

tible d'engendrer des troubles digestifs importants lorsqu'elle est absorbée au cours de l'exercice (53). Ainsi, l'hyperhydratation préalable ne permet pas d'agir sur les facteurs limitant la performance d'un exercice prolongé en ambiance chaude ; l'absorption régulière de boissons au cours de l'exercice a des effets bien plus favorables sur le maintien de l'homéostasie.

Réhydratation au cours de l'exercice

Si la réhydratation per-exercice ne paraît pas devoir influencer la performance d'exercices mettant uniquement en jeu la force musculaire ou celle d'exercices brefs de très haute intensité lorsqu'ils sont réalisés par des sujets préalablement normohydratés (54), par contre elle apparaît évidemment primordiale sur la performance d'exercices prolongés.

La soif n'est pas un bon indicateur des nécessités de réhydratation au cours de l'exercice : il faut donc boire avant qu'elle n'apparaisse et plus qu'elle n'amènerait à le faire. Le volume à ingérer doit être déterminé individuellement et ajusté à la tolérance de chacun, en essayant de compenser totalement les pertes. Pour cela, celles-ci doivent être estimées à partir des caractéristiques de l'exercice (intensité, durée), des conditions environnementales (température ambiante, humidité relative, charge radiante) et des facteurs individuels (niveau d'entraînement et d'acclimatation à la chaleur). Pour favoriser la vidange gastrique, il apparaît préférable d'ingérer de larges volumes selon la tolérance individuelle, laquelle est susceptible d'adaptation (40).

Si l'effet propre de l'eau apparaît fondamental, l'apport d'hydrates de carbone pendant l'exercice prolongé peut augmenter les possibilités d'endurance (55) ou la capacité de travail maximal dans les suites de cet exercice (56). Cette amélioration de la performance est en général attribuée à l'effet métabolique exercé par ces solutions de réhydratation. Cependant, l'addition de glucose à la solution ingérée peut augmenter l'absorption de l'eau (45) ; ainsi une partie de l'effet bénéfique de l'ingestion d'hydrates de carbone pendant l'exercice pourrait, au moins en théorie, être dû à un moindre déséquilibre de la balance hydrique.

La concentration en hydrates de carbone sera déterminée de façon à ne pas avoir d'effet délétère sur la vitesse de vidange gastrique. Ainsi la boisson devra comporter 30 à 60 g.L⁻¹ d'hydrates de carbone. Il a été montré que l'utilisation de boissons de réhydratation iso-osmotiques associant hydrates de carbone (60 g.L⁻¹) et chlorure de sodium (1,2 g.L⁻¹) avait un effet

favorable sur le maintien du volume plasmatique, ce qui permettait de limiter la dérive de la fréquence cardiaque et de la température interne au cours d'un exercice effectué en ambiance chaude (57).

Si pour des exercices de durée n'excédant pas six heures il n'est pas indispensable de compenser les pertes sudorales, par contre pour des exercices de très longue durée - triathlons et ultra-marathons allant jusqu'à huit ou dix heures - la supplémentation sodée est indispensable pour prévenir les risques d'hyponatémie symptomatique liés à un apport sodé trop faible par rapport à la quantité d'eau ingérée (58). Plutôt que la durée d'exercice, c'est la perte hydrique elle-même qu'il faut prendre en considération, une hyponatémie symptomatique ($[Na^+] < 130 \text{ mEq.l}^{-1}$) risquant d'apparaître lorsqu'une perte sudorale de 4 à 5 l n'est compensée que par de l'eau. Cette perte sudorale de 4 à 5 l peut survenir avant six heures d'exercice, dès lors que celui-ci est intense et effectué en conditions climatiques chaudes, particulièrement par des sujets entraînés. Pour ces épreuves d'ultra-endurance, il est recommandé d'apporter 30 à 50 mmol.l⁻¹ de sodium (1,7 à 2,9 g.l⁻¹ NaCl)(40). Une partie de ces électrolytes peut être apportée par l'alimentation solide, si elle est possible au cours de l'activité physique, en excluant toutefois la prise de tablettes de sel. Lorsque seule une restauration liquide est possible, les quantités de NaCl conseillées peuvent bien entendu affecter la palatabilité de la boisson, ce qui peut avoir un effet délétère sur la prise spontanée de boisson ; il faut donc ajuster le contenu en sodium à la tolérance individuelle. Ceci souligne encore la nécessité de tester la boisson de réhydratation, dans des conditions d'exercice et non de repos. En effet, ce qui est indésirable au repos peut être très bien toléré à l'exercice, et *vice versa*. La palatabilité des boissons de l'effort peut être améliorée par l'utilisation d'arômes, et par le maintien à une température fraîche.

Réhydratation post-exercice

Un certain degré de déshydratation restant malgré tout inévitable au cours de l'activité physique, surtout lorsqu'elle est effectuée en conditions climatiques contraignantes, la récupération doit être mise à profit pour optimiser les possibilités de restauration de l'équilibre hydro-minéral. Il est cependant bien établi qu'il existe, après la constitution d'un état de déshydratation, une période prolongée pendant laquelle l'homme n'est pas capable de restaurer intégralement son capital hydrique. L'ingestion d'eau est responsable de la prompte reprise

de la diurèse, même si le sujet reste déshydraté, ce qui empêche le retour à l'état de normohydratation. L'ingestion d'eau seule est également responsable de la suppression de la soif, en agissant sur les stimuli osmotiques dipsogéniques.

Des études récentes ont confirmé que l'eau pure n'est pas la meilleure solution à consommer après l'exercice pour remplacer l'eau perdue dans la sueur. Il apparaît clairement que la réhydratation après l'exercice ne peut être réalisée si les pertes sudorales en électrolytes ne sont pas elles aussi remplacées, parallèlement aux pertes hydriques. Ainsi la boisson de réhydratation après l'effort devrait contenir des quantités modérées de sodium, au moins de l'ordre de 50 mmol.l⁻¹, et un peu de potassium. Pour compenser les pertes urinaires inévitables, le volume consommé doit être plus important que le volume des pertes sudorales et représenter environ 150 % de celles-ci (59). La palatabilité des boissons est importante pour stimuler la prise de boissons : à chaque fois que cela est possible, il faut donc privilégier l'apport des électrolytes dans l'alimentation solide, ce qui permet de réduire la concentration sodée de la boisson. Cependant, l'ingestion de tablettes de sel est à proscrire, en raison de l'hypertonicité qu'elles entraîneraient dans la lumière intestinale, conduisant à l'augmentation des sécrétions digestives et la survenue possible de troubles digestifs.

L'ingestion de solutions d'hydrates de carbone pendant la période de récupération permet de restaurer la capacité d'exercice de façon plus efficace que l'ingestion d'eau seule. Ceci revêt un caractère particulièrement important dans le cas des exercices répétés plusieurs jours, à forte dépense énergétique, de façon à permettre un apport énergétique rapide. L'eau sert alors également de vecteur pour l'apport d'hydrates de carbone indispensable à la resynthèse du glycogène.

En dehors de ses effets délétères sur l'état de santé, l'effet diurétique de l'alcool est connu depuis de nombreuses années, et il apparaît ainsi évident que les boissons contenant de l'alcool sont à proscrire comme boissons de réhydratation. Cependant, les bases scientifiques d'une telle affirmation sont loin d'être évidentes, du moins de prime abord. Il a même été observé que l'ingestion de boissons contenant de faibles quantités d'alcool par des sujets en déficit hydrique n'altérerait pas l'efficacité de la réhydratation, la palatabilité de ces boissons ayant un impact plus important sur le volume consommé (60). Une étude relativement récente s'est intéressée aux effets de la consommation de boissons faiblement alcoolisées, de 0,5 à 4 %, sur la res-

tauration de la balance hydrique après un exercice à la chaleur ayant entraîné une déshydratation modérée (61) ; elle pose un regard scientifique sur un sujet où l'empirisme était loi. Il apparaît que l'alcool a un effet diurétique négligeable, qui s'accroît cependant avec l'augmentation de la concentration d'alcool. De plus, la restauration du volume plasmatique est inversement proportionnelle à la quantité d'alcool consommé. Ainsi il n'y a pas de différence en terme d'efficacité de la réhydratation entre une boisson sans alcool et une boisson contenant jusqu'à 2% d'alcool lorsqu'elles sont absorbées en quantité équivalente ; par contre la consommation d'une boisson contenant 4% d'alcool tend à retarder les processus de récupération de

la balance hydrique. Ainsi il est prouvé scientifiquement que la réhydratation à base de bière peut être néfaste à la restauration du capital hydrique, la bière présentant à la fois une concentration en alcool trop élevée et un contenu en chlorure de sodium trop faible.

Conclusion

La réalisation d'un exercice en ambiance chaude perturbe l'homéostasie de l'organisme. Le système cardio-vasculaire est particulièrement sollicité, l'adaptation du débit cardiaque devant assurer l'augmentation des débits sanguins locaux, afin de répondre à la double demande métabolique et thermorégula-

trice. La constitution progressive d'une déshydratation aggrave la compétition entre les débits sanguins musculaire et cutané, et accroît le risque de survenue d'accidents graves tels que le coup de chaleur d'exercice.

La préservation du capital hydro-minéral est indispensable au maintien d'une thermolyse efficace, élément déterminant de la performance. Le choix d'une véritable stratégie de réhydratation doit tenir compte du type d'activité physique (intensité, durée), des conditions climatiques ambiantes (température, humidité relative, charge radiante, vent), et des caractéristiques individuelles (niveau d'entraînement physique et d'acclimatation à la chaleur, tolérance et appétence aux boissons) ■

Résumé •

Lorsqu'il est réalisé en climat chaud, l'exercice physique entraîne des perturbations importantes de l'homéostasie de l'organisme. Les nécessités de la thermolyse évaporatoire sont accrues sous l'effet de l'action conjointe d'une charge thermique endogène et d'une charge thermique exogène. Malgré l'augmentation du débit cardiaque global, il se crée une véritable compétition entre débit sanguin musculaire, nécessaire aux besoins métaboliques, et débit sanguin cutané, indispensable à la thermorégulation. L'amplification des réponses cardio-circulatoires est cependant limitée par la constitution progressive d'un état de déshydratation. Les conséquences physiopathologiques de ces perturbations sont dominées par le risque de survenue de coup de chaleur d'exercice. Si la déshydratation ne retentit significativement sur l'état de santé que pour des niveaux importants de pertes hydro-minérales non compensées, en revanche elle affecte la performance dans ses différentes composantes pour des niveaux modérés. La performance physique peut également être affectée par un effet direct de la chaleur, l'augmentation de la température corporelle étant susceptible de modifier la fonction musculaire, le rendement énergétique et in fine d'accélérer la survenue de l'épuisement. Le maintien d'un capital hydro-minéral satisfaisant est nécessaire à la prévention des effets délétères sur l'état de santé et la performance. Une véritable stratégie de réhydratation doit avoir pour but d'optimiser chacune des étapes potentiellement limitantes que sont le comportement dipsique, la vidange gastrique et l'absorption intestinale des boissons ingérées. Des recommandations pratiques sont données qui visent à répondre à trois questions simples : Quand boire ? Que boire ? Comment boire ?

Mots-clés •

Exercice – Chaleur – Réponses cardio-vasculaires et thermorégulatoires – Réhydratation.

Abstract •

EXERCISE IN THE HEAT: PHYSIOLOGICAL ASPECTS AND GUIDELINES FOR FLUID REPLACEMENT

ABSTRACT • Physical exercise in the heat causes severe disturbances in homeostasis. The need for evaporative thermolysis is increased due to the combination of endogenous and exogenous heat production. Despite a marked increase in cardiac output, muscles and skin must compete for sufficient blood flow. In addition progressive dehydration can impair the ability of the cardiocirculatory to adjust adequately. The most serious risk associated with exercise in a hot environment is heat stroke. Although deleterious effects of dehydration occur only if large amounts of water and electrolytes are lost without being replaced, even moderate fluid depletion can reduce both physical and cognitive performance. Another mechanism by which heat exposure directly affects performance involves core temperature elevation which can induce profound changes in muscular activity and energy consumption, thereby accelerating exhaustion. Prevention of deleterious effects on health and performance requires an effective rehydration strategy to maintain body fluid balance. This strategy must optimize all three potentially limiting factors for fluid replacement, i.e., fluid intake, gastric emptying, and intestinal absorption. Practical guidelines are given to answer the questions of when, what and how much to drink.

Key words •

Exercise – Heat – Cardio-circulatory response – Thermoregulation – Rehydration.

REFERENCES

- 1 - MELIN B - Effets de l'activité physique et sportive sur les pertes en électrolytes (sodium, chlore, potassium). Recommandations d'apport. *Med et Nut* 1996 ; **32** : 205-213.
- 2 - EKBLUM B, HERMANSEN L - Cardiac output in athletes. *J Appl Physiol* 1968 ; **25** : 619-625.
- 3 - KACHADORIAN WA, JOHNSON RE - Renal responses to various rates of exercise. *J Appl Physiol* 1970 ; **28** : 748-752.
- 4 - ROWELL LB - Human cardiovascular adjustments to exercise and thermal stress. *Physiol Rev* 1974 ; **54** : 75-159.
- 5 - CHRISTENSEN NJ, GALBO H - Sympathetic nervous activity during exercise. *Ann Rev Physiol* 1983 ; **45** : 139-153.
- 6 - SIMPSON RE, PHILLIS JW - Adenosine and the adaptation to exercise. *Sports Med* 1993 ; **15** : 219-224.
- 7 - DELP MD, LAUGHLIN MH - Regulation of skeletal muscle perfusion during exercise. *Acta Physiol Scand* 1998 ; **162** : 411-419.
- 8 - SALTIN B, RADEGRAN G, KOSKOLOU MD, ROACH RC - Skeletal muscle blood flow in humans and its regulation during exercise. *Acta Physiol Scand* 1998 ; **162** : 421-436.
- 9 - EKELUND LG - Circulatory and respiratory adaptation during prolonged exercise. *Acta Physiol Scand* 1972 ; **70 Suppl** : 292.
- 10 - SALTIN B - Circulatory response to submaximal and maximal exercise after thermal dehydration. *J Appl Physiol* 1964 ; **19** : 1125-1132.
- 11 - SPROLES CB, SMITH DP, BYRD RJ, ALLEN TE - Circulatory responses to submaximal exercise after dehydration and rehydration. *J Sports Med Phys Fit* 1976 ; **16** : 98-105.
- 12 - ROWELL LB - Cardiovascular aspects of human thermoregulation. *Circ Res* 1983 ; **52** : 367-379.
- 13 - SAWKA MN, PANDOLF K - Effects of body water loss on physiological function and exercise performance. In : « GISOLFI C, LAMB D - Perspectives in exercise science and sports medicine. Fluid homeostasis during exercise ». Benchmark Press Inc ed, Carmel, 1990, pp1-38.
- 14 - GREENLEAF JE, CASTLE BL - Exercise temperature regulation in man during hypohydration and hyperhydration. *J Appl Physiol* 1971 ; **30** : 847-853.
- 15 - CANDAS V, LIBERT JP, BRANDENBERGER G *et Coll* - Thermal and circulatory responses during prolonged exercise at different levels of hydration. *J Physiol* 1988 ; **83** : 11-18.
- 16 - NADEL ER, FORTNEY SM, WENGER CB - Effect of hydration state on circulatory and thermal regulations. *J Appl Physiol* 1980 ; **49** : 715-721.
- 17 - FORTNEY SM, WENGER CB, BOVE JR, NADEL ER - Effect of hyperosmolality on control of blood flow and sweating. *J Appl Physiol* 1984 ; **57** : 1688-1695.
- 18 - FORTNEY SM, WENGER CB, BOVE JR, NADEL ER - Effect of blood volume on sweating rate and body fluids in exercising humans. *J Appl Physiol* 1981 ; **51** : 1594-1600.
- 19 - SAWKA MN, YOUNG AJ, FRANCESCONI RP *et Coll* - Thermoregulatory and blood responses during exercise at graded hypohydration levels. *J Appl Physiol* 1985 ; **59** : 1394-1401.
- 20 - BOURDON L, CANINI F, AUBERT M *et Coll* - Le coup de chaleur revisité. *Med Armees* 2002 ; **30** : 431-438.
- 21 - BOURDON L, CANINI F, AUBERT M *et Coll* - Le coup de chaleur d'exercice. I - Aspects cliniques et prévention. *Sci Sports* 2003 ; **18** : 228-240.
- 22 - BOURDON L, CANINI F, SAÏSSY JM *et Coll* - Le coup de chaleur d'exercice. II - Physiopathologie. *Sci Sports* 2003 ; **18** : 241-252.
- 23 - NIELSEN B, SAVARD G, RICHTER EA *et Coll* - Muscle blood flow and muscle metabolism during exercise and heat stress. *J Appl Physiol* 1990 ; **69** : 1040-1046.
- 24 - FEBBRAIO MA - Alterations in energy metabolism during exercise and heat stress. *Sports Med* 2001 ; **31** : 47-59.
- 25 - JENTJENS RL, WAGENMAKERS AJ, JEUKENDRUP AE - Heat stress increases muscle glycogen use but reduces the oxidation of ingested carbohydrates during exercise. *J Appl Physiol* 2002 ; **92** : 1562-1572.
- 26 - HARGREAVES M, ANGUS D, HOWLETT K *et Coll* - Effect of heat stress on glucose kinetics during exercise. *J Appl Physiol* 1996 ; **81** : 1594-1597.
- 27 - PARKIN JM, CAREY MF, ZHAO S, FEBBRAIO MA - Effect of ambient temperature on human skeletal muscle metabolism during fatiguing submaximal exercise. *J Appl Physiol* 1999 ; **86** : 902-908.
- 28 - BROOKS GA, HITTELMAN KJ, FAULKNER JA, BEYER RE - Temperature, skeletal muscle mitochondrial functions, and oxygen debt. *Am J Physiol* 1971 ; **220** : 1053-1059.
- 29 - BINZONI T, NGO L, HILTBRAND E *et Coll* - Non-standard O₂ consumption-temperature curves during rest and isometric exercise in human skeletal muscle. *Comp Biochem Physiol* 2002 ; **132 B** : 27-32.
- 30 - SCHERTZER JD, GREEN HJ, TUPLING AR - Thermal instability of rat muscle sarcoplasmic reticulum Ca²⁺-ATPase function. *Am J Physiol* 2002 ; **283** : E722-E728.
- 31 - MONTAIN SJ, SMITH SA, MATTOT RP *et Coll* - Hypohydration effects on skeletal muscle performance and metabolism: a 31P-MRS study. *J Appl Physiol* 1998 ; **84** : 1889-1894.
- 32 - BIGARD AX, SANCHEZ H, CLAVEYROLAS G *et Coll* - Effects of dehydration and rehydration on EMG changes during fatiguing contractions. *Med Sci Sports Exerc* 2001 ; **33** : 1694-1700.
- 33 - ARMSTRONG LE, COSTILL DL, FINK WJ - Influence of diuretic-induced dehydration on competitive running performance. *Med Sci Sports Exerc* 1985 ; **17** : 456-461.
- 34 - WALSH RM, NOAKES TD, HAWLEY JA, DENNIS SC - Impaired high-intensity cycling performance time at low levels of dehydration. *Int J Sports Med* 1994 ; **15** : 392-398.
- 35 - CIAN C, KOULMANN N, BARRAUD PA *et Coll* - Influence of variations in body hydration on mental efficiency : effect of hyperhydration, heat stress and exercise-induced dehydration. *J Psychophysiol* 2000 ; **14** : 29-36.
- 36 - HUBBARD RW, SANDICK BL, MATTHEW WT *et Coll* - Voluntary dehydration and alliesthesia for water. *J Appl Physiol* 1984 ; **57** : 868-875.
- 37 - COSTILL DL, SALTIN B - Factors limiting gastric emptying during rest and exercise. *J Appl Physiol* 1974 ; **37** : 679-683.
- 38 - MITCHELL JB, VOSS KW - The influence of volume on gastric emptying and fluid balance during prolonged exercise. *Med Sci Sports Exerc* 1991 ; **23** : 314-319.

- 39 - REHRER NJ, BROUNS F, BECKERS E *et Coll* - Gastric emptying with repeated drinking during running and bicycling. *Int J Sports Med* 1990 ; **11** : 238-243.
- 40 - REHRER NJ - Fluid and electrolyte balance in ultra-endurance sport. *Sports Med* 2001 ; **31** : 701-715.
- 41 - VIST GE, MAUGHAN RJ - The effect of osmolality and carbohydrate content on the rate of gastric emptying of liquids in man. *J Physiol* 1995 ; **486** : 523-531.
- 42 - REHRER NJ, BECKERS E, BROUNS F *et Coll* - Effects of electrolytes in carbohydrates beverages on gastric emptying and secretion. *Med Sci Sports Exerc* 1993 ; **25** : 42-51.
- 43 - NEUFER PD, YOUNG AJ, SAWKA MN - Gastric emptying during exercise : effects of heat stress and hypohydration. *Eur J Appl Physiol* 1989 ; **58** : 433-439.
- 44 - SHI X, SUMMERS RW, SCHEDL HP *et Coll* - Effects of carbohydrate type and concentration and solution osmolality on water absorption. *Med Sci Sports Exerc* 1995 ; **27** : 1607-1615.
- 45 - GISOLFI CV, SPRANGER KJ, SUMMERS RW *et Coll* - Effects of cycle exercise on intestinal absorption in humans. *J Appl Physiol* 1991 ; **71** : 2518-2527.
- 46 - GISOLFI CV, SUMMERS RW, SCHEDL HP, BLEILER TL - Intestinal water absorption from selected carbohydrate solutions in humans. *J Appl Physiol* 1992 ; **73** : 2142-2150.
- 47 - SCHEDL HP, MAUGHAN RJ, GISOLFI CV - Intestinal absorption during rest and exercise : implications for formulating an oral rehydration solution (ORS). *Med Sci Sports Exerc* 1994 ; **26** : 267-280.
- 48 - SHIRREFFS SM - Markers of hydration status. *J Sports Med Phys Fitness* 2000 ; **40** : 80-84.
- 49 - KOULMANN N, JIMENEZ C, REGAL D *et Coll* - Use of BIA to estimate body fluid compartments after acute variations of the body hydration level. *Med Sci Sports Exerc* 2000 ; **32** : 857-864.
- 50 - CANDAS V, BRANDENBERGER G - Hydration level during exercise : thermoregulation and endocrine responses. *Progress in Biometeorology* 1989 ; **7** : 133-145.
- 51 - FREUND BJ, MONTAIN SJ, YOUNG AJ *et Coll* - Glycerol hyperhydration : hormonal, renal and vascular fluid responses. *J Appl Physiol* 1995 ; **79** : 2069-2077.
- 52 - HITCHINS S, MARTIN DT, BURKE L *et Coll* - Glycerol hyperhydration improves cycle time trial performance in hot humid conditions. *Eur J Appl Physiol* 1999 ; **80** : 494-501.
- 53 - MURRAY R, EDDY DE, PAUL GL *et Coll* - Physiological responses to glycerol ingestion during exercise. *J Appl Physiol* 1991 ; **71** : 144-149.
- 54 - COYLE EF, HAMILTON M - Fluid replacement during exercise : effects on physiological homeostasis and performance. In « GISOLFI C, LAMB D - Perspectives in exercise science and sports medicine. Fluid homeostasis during exercise ». Benchmark Press Inc ed, Carmel, 1990 ; 281-308.
- 55 - COYLE EF, HAGBERG JF, HURLEY BF *et Coll* - Carbohydrate feeding during prolonged strenuous exercise can delay fatigue. *J Appl Physiol* 1983 ; **55** : 230-235.
- 56 - MITCHELL JB, COSTILL DL, HOUMARD JA *et Coll* - Effects of carbohydrate ingestion on gastric emptying and exercise performance. *Med Sci Sports Exerc* 1988 ; **20** : 110-115.
- 57 - KOULMANN N, MELIN B, JIMENEZ C *et Coll* - Effects of different carbohydrate-electrolyte beverages on the appearance of ingested deuterium in body fluids during moderate exercise by humans in the heat. *Eur J Appl Physiol* 1997 ; **75** : 525-531.
- 58 - NOAKES TD, GOODWIN N, RAYNER BL *et Coll* - Water intoxication : a possible complication during endurance exercise. *Med Sci Sports Exerc* 1985 ; **17** : 370-375.
- 59 - SHIRREFFS SM, MAUGHAN RJ - Rehydration and recovery of fluid balance after exercise. *Exerc Sport Sci Rev* 2000 ; **28** : 27-32.
- 60 - EGGLETON MG - The diuretic action of alcohol in man. *J Physiol* 1942 ; **101** : 172-191.
- 61 - SHIRREFFS SM, MAUGHAN RJ - Restoration of fluid balance after exercise-induced dehydration: effects of alcohol consumption. *J Appl Physiol* 1997 ; **83** : 1152-1158.