

Communication présentée au colloque annuel de la Société Royale des Sciences de Liège le 30 novembre 2012

Bases énergétiques de l'activité physique

Thierry BURY

Université de Liège, Laboratoire de Physiologie de l'effort

ISEPK – Bât. B.21

Allée des Sports, 4, B-4000 LIEGE

Résumé

Comparativement à toutes les fonctions métaboliques complexes de l'organisme, c'est l'activité physique qui sollicite de loin la plus grande quantité d'énergie. Dans un sprint, par exemple, la production d'énergie au niveau des muscles sollicités peut être 100 fois plus élevée qu'au repos. Au cours d'activités physiques moins intenses mais prolongées comme la course de marathon, les besoins énergétiques sont de 20 à 30 fois supérieurs à ceux nécessaires au repos. Ainsi, selon l'intensité et la durée de l'exercice, selon le niveau d'excellence physiologique du sportif, les contributions relatives des divers moyens de transfert d'énergie (système ATP-PC ; glycolyse anaérobie ; métabolisme aérobie) varient beaucoup.

Dans le décours de l'activité physique, il se produit progressivement une acidification du compartiment musculaire qui va participer à l'installation de la fatigue. L'aptitude à maintenir un haut niveau d'activité sans fatigue dépend essentiellement de deux facteurs :

- La capacité et l'harmonie des divers systèmes physiologiques d'approvisionnement en oxygène.
- La capacité des cellules musculaires spécifiques de produire de l'ATP en aérobose.

En comprenant bien le système de transfert d'énergie et les effets d'un entraînement spécifique sur le transport et l'utilisation d'énergie, on pourra bâtir un excellent programme d'entraînement.

Dans cette présentation, nous abordons essentiellement les bases énergétiques de l'exercice physique ainsi que les adaptations métaboliques induites par un entraînement aérobie.

Summary

Compared to all of the complex metabolic functions in the body, increases in physical activity demand by far the greatest amount of energy. During sprinting, for example, the energy output from the active muscles can be more than 100 times greater than at rest. During less intense but sustained exercise such as marathon running, the energy requirement increases to some 20 to 30 times more than at rest. Indeed the relative contributions of the various means of energy transfer (the ATP-CP system; the lactic acid system; the aerobic system) differ markedly depending of the intensity and duration of the exercise and the fitness level of the participant.

We will review the biochemical processes that are basic to understanding how our muscles use food to create energy for movement and also describe metabolic adaptations to training.

Introduction

Toute forme de vie, animale ou végétale, nécessite la production d'énergie. Chez l'homme, celle-ci provient des aliments. On peut définir le mot « énergie » comme étant la capacité d'effectuer un travail. Augmentation de travail signifie donc augmentation du transfert d'énergie pour que le changement se produise. La première loi de la thermodynamique stipule que l'énergie n'est ni créée ni détruite mais bien transformée d'une forme à une autre. Essentiellement, c'est le principe immuable de conservation d'énergie qui s'applique aussi bien aux systèmes vivants que non vivants.

On ne peut bien sûr comprendre la physiologie de l'exercice physique sans posséder quelques concepts fondamentaux concernant les mécanismes de fourniture d'énergie. Chez l'homme, l'énergie des aliments n'est pas transférée directement aux cellules. Elle est plutôt recueillie et entreposée dans un composé riche en énergie, l'ATP. L'énergie potentielle de la molécule d'ATP intervient dans tous les processus énergétiques de la cellule. C'est donc sa transformation en énergie cinétique qui permet le mouvement.

Dans cette présentation, nous aborderons essentiellement trois points :

- les bases énergétiques de l'exercice physique ;
- la régulation hormonale du métabolisme énergétique ;
- les adaptations métaboliques induites par l'entraînement.

Ainsi, nous aurons expliqué comment l'organisme utilise les aliments pour produire l'énergie nécessaire à l'exercice musculaire. Nous aurons décrit le rôle du système endocrinien dans la régulation des différents processus métaboliques et, enfin, nous expliquerons comment on peut développer au maximum nos possibilités dans l'optique d'une performance et, donc, comment nous pouvons améliorer notre potentiel énergétique.

A. Les sources énergétiques

1. Bio-énergétiques

L'énergie chimique est donc stockée dans la cellule sous forme d'ATP. Au repos, les besoins énergétiques du corps sont comblés à parts à peu près égales par la dégradation des glucides et par la dégradation des graisses. Les protéines apportent peu d'énergie. Lors d'un effort physique, plus l'intensité de l'exercice augmente, plus nous utilisons préférentiellement les glucides et de moins en moins les graisses. Ainsi, lors d'un exercice maximal de courte durée, l'ATP est en général fourni presque exclusivement par les glucides.

Dans l'organisme humain, trois systèmes peuvent conduire à la production cellulaire d'ATP :

- Le système ATP-PCr.
- Le système glycolytique.
- Le système oxydatif.

Concernant le système ATP-PCr, il s'agit du système énergétique le plus simple. Ce système fonctionne sur un mode anaérobie. Il a essentiellement pour but de maintenir le niveau d'ATP. L'énergie ainsi libérée est de 1 mole d'ATP pour 1 mole de PCr. La phosphocréatine est donc une autre molécule possédant une liaison phosphate à haute énergie. Ici, l'énergie libérée par la rupture de cette liaison n'est pas directement utilisée pour accomplir un travail

cellulaire mais pour reconstituer les stocks d'ATP. Les réserves musculaires de phosphocréatine sont cependant très limitées et ne permettent donc de maintenir des niveaux d'ATP suffisants que durant quelques secondes. Au-delà de 10 à 15 secondes, les muscles doivent fonctionner grâce à d'autres processus de formation de l'ATP : la glycolyse et la combustion oxydative des substrats.

Concernant le système glycolytique, il correspond à la dégradation du glucose ou du glycogène en acide pyruvique, grâce aux enzymes glycolytiques. En l'absence d'oxygène, l'acide pyruvique est converti en acide lactique. Une mole de glucose conduit à deux moles d'ATP, tandis qu'une mole de glycogène en apporte trois. Ce système énergétique ne produit donc pas de grandes quantités d'ATP. Malgré tout, les actions combinées des systèmes ATP-PCr et glycolytique permettent aux muscles de produire des forces considérables, même lorsque la fourniture en oxygène est limitée. Ces deux systèmes agissent de manière prédominante dans les premières minutes d'un exercice, en particulier s'il est très intense.

Concernant le système oxydatif, il correspond à la dégradation des substrats énergétiques en présence d'oxygène. Il permet d'apporter plus d'énergie que les systèmes ATP-PCr ou glycolytique. Le nombre de molécules d'ATP produite par mole de substrat oxydé dépend du substrat. Il s'agit du système énergétique le plus complexe. Il se déroule dans les mitochondries, en présence d'oxygène. Comparé aux deux systèmes anaérobies, ce système aérobie (respiration cellulaire) a un rendement énergétique énorme. C'est ce métabolisme aérobie qui constitue la source essentielle d'énergie lors des efforts d'endurance. Ceci suppose bien sûr que l'organisme soit capable, via l'ajustement du système cardio-respiratoire, d'apporter aux muscles actifs tout l'oxygène dont ceux-ci ont besoin.

De façon schématique, la séquence des enchaînements métaboliques dépendra des caractéristiques de l'effort mais aussi du statut nutritionnel de l'individu et de son niveau d'entraînement (1). L'avantage des métabolismes anaérobies est donc qu'ils ont une haute puissance de resynthèse d'ATP, permettant des exercices de grande force et de grande vitesse. De plus, leurs délais d'intervention est nul puisqu'ils ne requièrent pas d'oxygène et ne dépendent pas des délais d'ajustement du débit cardiaque, Par contre, leur capacité (quantité d'énergie totale fournie par les métabolismes) est très faible.

L'intensité de l'exercice (et donc sa durée) détermine l'utilisation préférentielle des glucides ou des lipides. On définit le « cross over concept » comme étant l'intensité de l'effort correspondant à une participation équilibrée du métabolisme des hydrates de carbone et des lipides dans la production d'énergie. Au-delà de cette intensité, comprise entre 60 et 90% de la VO_2 max en fonction du sportif, l'ATP sera surtout resynthétisée à partir des glucides et du glycogène.

2. Les déterminants de la performance en endurance

Tout exercice induit une augmentation des besoins énergétiques. Le métabolisme augmente proportionnellement à l'intensité de l'exercice. Celle-ci peut être reflétée par la consommation d'oxygène (VO_2). Donc la VO_2 augmente parallèlement à l'intensité de l'effort jusqu'à atteindre un plateau au-dessus duquel toute nouvelle augmentation de la puissance de l'exercice demeure sans effet sur la consommation d'oxygène. Ce plateau définit la consommation maximale d'oxygène (VO_2 max). Dans le monde du sport, la VO_2 est considérée comme un bon indicateur de la performance en endurance d'un sportif : elle représente le débit maximal ou la puissance maximale du métabolisme aérobie. Les valeurs les plus élevées de VO_2 , de 75 à 90 ml.kg.min sont observées chez les skieurs de fond, les cyclistes professionnels et les coureurs de demi-fond.

Sur le plan théorique, si la consommation maximale d'oxygène était le seul déterminant de la performance, tous les sportifs possédant la même VO_2 devraient obtenir les mêmes résultats en endurance. Ce qui est loin d'être le cas.

De nombreux chercheurs considèrent que les seuils lactiques sont également de bons indicateurs du potentiel d'endurance de l'athlète. Ils sont représentés par deux « cassures » dans la cinétique de la lactatémie au cours d'une épreuve maximale à charge croissante, réalisée en laboratoire (2). Leur détermination nécessite le recueil d'une goutte de sang capillaire artérialisé, le plus souvent au doigt ou au lobe de l'oreille, à la fin de chaque palier d'effort. Il existe deux seuils lactiques : le seuil lactique 1 et le seuil lactique 2. Ces points ne sont pas toujours aisément identifiables et, donc, les chercheurs ont choisi arbitrairement, pour les définir, une concentration sanguine en lactate respectivement de 2 et 4 mmole par litre. Chez les sujets non entraînés, le seuil lactique 1 correspond en général à 50-60% de leur VO_2 max alors que le seuil lactique 2 se situe aux environs de 70% de VO_2 max. Avec un entraînement régulier de type aérobie, les seuils se décalent vers la droite, permettant au sportif de tolérer progressivement une intensité d'effort supérieure.

Les scientifiques considèrent actuellement que, pour être performant dans les épreuves d'endurance, il faut réunir les caractéristiques métaboliques suivantes :

- Une valeur élevée de VO_2 max.
- Un niveau élevé du seuil lactique 2, exprimé en pourcentage de VO_2 max.
- Une économie de course élevée, c'est-à-dire une faible valeur de VO_2 pour un même niveau d'exercice.
- Un pourcentage élevé de fibres musculaires lentes au sein des groupes musculaires sollicités par l'effort.

Ces quatre caractéristiques sont rangées par ordre d'importance. Chacune d'elles peut faire l'objet d'une évaluation fiable en laboratoire.

3. Les causes de fatigue

La fatigue qui intéresse les sportifs est une fatigue aiguë qui affecte les individus sains, qui a des origines identifiables et qui est perçue comme normale. Elle est de courte durée lorsque l'individu peut se reposer. La fatigue a ici un rôle protecteur puisqu'elle avertit l'individu de la nécessité de récupérer. Elle peut s'installer de façon chronique dans le syndrome du surentraînement ; dans ce cas, elle devient pathologique.

Il est également de bon ton de distinguer les fatigues générées lors d'exercices brefs, de celles qui apparaissent lors d'exercices prolongés. La fatigue « de courte durée » est liée à des exercices très intenses, de type force, surtout répétés ; elle s'apparente essentiellement à la fatigue périphérique. La fatigue « de longue durée » est l'apanage d'exercices intensifs et prolongés, elle est d'origine mixte, périphérique et centrale (3). Il persiste de nombreuses questions concernant la fatigue et son étude sur le plan scientifique reste difficile.

A propos des aspects métaboliques de la fatigue, un consensus général admet le lien entre la déplétion importante de glycogène lors d'un exercice prolongé et l'apparition de la fatigue périphérique. Des travaux scientifiques montrent qu'une alimentation hyperglucidique dans les jours précédant un exercice prolongé d'intensité sous-maximale permet d'améliorer les stocks en glycogène et ainsi de reculer l'apparition de la fatigue (4). La déplétion en

glycogène musculaire peut aussi modifier le transfert du calcium, réduisant ainsi l'optimisation de la contraction musculaire. Toutefois, lors d'un exercice intensif, d'autres modifications métaboliques accompagnent l'activité de la glycogénolyse comme l'accroissement des ions phosphates inorganiques, la production de lactate ou l'accumulation de protons.

Quant à la fatigue centrale, elle est associée essentiellement aux exercices de longue durée. Elle ne résulte généralement pas d'une déplétion énergétique importante, si ce n'est parfois d'une hypoglycémie dans certains cas spécifiques. Sur base d'études animales mais aussi humaines, plusieurs neurotransmetteurs paraissent impliqués dans l'installation progressive de la fatigue au niveau des centres nerveux supérieurs (noradrélanine, dopamine, sérotonine, GABA,...) (5). Les modifications de concentration cérébrale de ces transmetteurs chimiques paraissent multifactorielles et il n'est actuellement pas possible d'établir un schéma structuré de leurs interactions (6).

Notons, enfin, que le repos constitue la meilleure démarche de récupération d'une fatigue périphérique ou centrale. Les recommandations nutritionnelles semblent être d'un intérêt peu probant.

B. Régulation hormonale à l'exercice

Le système endocrinien est le principal responsable de l'intégration des différentes réponses métaboliques par lesquelles les muscles et d'autres tissus de l'organisme fournissent l'énergie nécessaire à la contraction musculaire. La mobilisation des substrats énergétiques lors de l'exercice physique dépend essentiellement de la réponse hormonale. Celle-ci dépend aussi du système nerveux central qui initie le mouvement. On parle donc du contrôle neuro-endocrinien du métabolisme énergétique.

Les différents axes endocriniens sont sollicités à l'exercice, le plus souvent en même temps, ou selon une séquence qui est adaptée à la durée de l'exercice. Il existe dans la littérature de nombreuses études portant sur les réponses hormonales à l'exercice et nous n'aurons pas l'occasion d'aborder les différents aspects de ces réponses. Pour ceux que cela intéresse, je vous propose de consulter quelques revues ciblées (7, 8).

Dans cette présentation, nous nous intéressons uniquement à la régulation hormonale du métabolisme énergétique. Comme déjà signalé, lors d'un exercice physique prolongé, le niveau musculaire d'ATP est maintenu par la dégradation des glucides et des lipides. De nombreuses hormones interviennent pour faciliter l'utilisation du glucose et des acides gras libres (AGL) à l'exercice.

Pour subvenir à l'augmentation de la demande énergétique à l'exercice, le muscle utilise du glucose. Pour cela, il fait appel à sa forme de stockage, mise en réserve dans le foie et dans le muscle : le glycogène. La dégradation du glycogène en glucose constitue la glycogénolyse. L'exercice stimule la glycogénolyse dans le foie et dans le muscle. Le glucose libéré par le foie est transporté jusqu'aux territoires actifs par le sang. La concentration sanguine du glucose peut aussi augmenter grâce à la gluconéogenèse, c'est-à-dire par la resynthèse de glucose à partir de composés non glucidiques. Les principales hormones impliquées à la fois dans la glycogénolyse et dans la gluconéogenèse sont le glucagon, l'adrénaline, la noradrénaline et le cortisol. Quant à l'insuline, même si sa concentration diminue à l'exercice prolongé, elle accroît la perméabilité des membranes cellulaires au glucose.

Lorsque les réserves glucidiques ou l'intensité de l'effort sont faibles, l'organisme utilise l'oxydation des lipides comme source d'énergie. Ceci est facilité par l'action du cortisol, de l'adrénaline, de la noradrénaline et de l'hormone de croissance. Le cortisol accélère la lipolyse, libérant les acides gras libres dans le sang qui peuvent alors être utilisés comme substrats. Lors d'un exercice prolongé, le cortisol passe par une valeur maximale avant de retourner à sa valeur de base. A ce moment, ce sont les catécholamines et l'hormone de croissance qui prennent le relai.

Illustration des variations des concentrations plasmatiques de ces hormones lors d'un exercice prolongé, au cours de la présentation orale.

C. Adaptations métaboliques à l'entraînement aérobic

Nous avons expliqué comment l'organisme utilise les aliments pour produire l'énergie nécessaire à l'exercice musculaire. Nous avons décrit le rôle du système endocrinien dans la régulation des différents processus métaboliques. Il reste à expliquer comment on peut développer au maximum ses possibilités dans l'optique d'une performance et, donc, comment on peut améliorer son potentiel énergétique. La réponse à cette question, c'est l'entraînement. Nous allons donc nous intéresser aux adaptations du corps lors des stimulations répétées induites par l'entraînement. Nous nous intéresserons particulièrement aux adaptations métaboliques qui sous-tendent l'activité physique et nous verrons comment bénéficier au maximum des effets d'un entraînement aérobic.

1. Adaptations à l'entraînement aérobic

L'amélioration des qualités d'endurance en réponse à un entraînement aérobic (footing, natation, vélo,...) est le résultat de nombreuses adaptations. Certaines adaptations physiologiques surviennent au sein même du muscle et induisent des modifications du fonctionnement des systèmes énergétiques. D'autres adaptations physiologiques concernent le système cardiovasculaire et améliorent la circulation centrale et périphérique. Nous nous intéressons, dans cette présentation, aux adaptations musculaires et aux adaptations des systèmes énergétiques liés à l'entraînement d'endurance (9).

a. Adaptations musculaires

Lorsqu'un sujet se soumet à un entraînement régulier de type aérobic, on observe, au niveau des muscles sollicités, des adaptations morphologiques et fonctionnelles :

- Les fibres lentes deviennent plus grosses. Cette augmentation de la surface de section, qui peut aller jusqu'à 25%, dépend de l'intensité et de la durée des séances ainsi que de la durée de la période d'entraînement. La plupart des études s'accordent à considérer que l'entraînement d'endurance ne modifie guère les pourcentages relatifs au sein d'un muscle des fibres lentes et des fibres rapides. Des études plus récentes évoquent cependant que plusieurs années d'entraînement spécifique peuvent infléchir les caractéristiques des fibres rapides vers celles des fibres plus lentes.
- L'augmentation de la densité capillaire est une des adaptations les plus importantes à l'entraînement d'endurance. Le nombre de capillaires peut augmenter jusqu'à 15%, après un entraînement d'endurance long et intensif. Cette capillarisation

supplémentaire augmente la surface disponible pour les échanges gazeux entre le sang et les muscles qui travaillent.

- L'entraînement aérobic améliore aussi le contenu musculaire en myoglobines de 75 à 80%. Rappelez-vous que la myoglobine est un composé semblable à l'hémoglobine et qu'elle assure la navette des molécules d'oxygène entre la membrane cellulaire musculaire et les mitochondries : on pense que cette réserve de myoglobine est utilisée essentiellement au début de l'exercice, lorsque l'oxygène parvient difficilement aux muscles. Elle permet alors de fournir l'oxygène aux mitochondries, avant que le système cardiovasculaire n'assure à son tour l'approvisionnement des cellules musculaires.
- L'entraînement aérobic augmente à la fois le nombre et la taille des mitochondries dans les muscles squelettiques, améliorant l'efficacité du métabolisme oxydatif.
- Enfin, l'entraînement en endurance stimule l'activité de nombreuses enzymes oxydatives. Cette adaptation permet d'améliorer les possibilités de production de l'ATP.

Ces différentes adaptations locales musculaires, associées aux adaptations générales du système du transport de l'oxygène, améliorent évidemment le fonctionnement des processus oxydatifs et, par là, permettent une amélioration de la performance.

Il est important de signaler que l'âge n'est pas une barrière aux adaptations des fibres musculaires. Si le stimulus dû à l'entraînement est correct, les muscles des personnes âgées, hommes et femmes, vont s'adapter de la même façon que chez le sportif plus jeune (10).

En outre, le fait que seuls les muscles sollicités par l'entraînement s'adaptent à l'exercice physique explique certainement pourquoi les athlètes bien entraînés qui adoptent un nouveau sport, dont les sollicitations musculaires sont différentes, se sentent non entraînés pour cette nouvelle activité.

b. Adaptations des systèmes énergétiques

Pour satisfaire aux besoins de l'entraînement aérobic, il faut continuellement faire appel aux stocks musculaires de lipides et de glycogène. L'organisme doit s'adapter à ces stimuli répétés pour satisfaire la demande énergétique et limiter le risque de fatigue. Ainsi, l'entraînement en endurance améliore la capacité du muscle à stocker le glycogène et les triglycérides. Par exemple, si le régime alimentaire est adapté, le contenu musculaire en glycogène au repos est beaucoup plus important chez les sujets entraînés que chez les sujets non entraînés. La vitesse de resynthèse du glycogène ou le contenu en glycogène musculaire peut même doubler chez des sujets entraînés en endurance, en réponse à des exercices entraînant une déplétion importante des réserves en glycogène (11). L'entraînement en endurance améliore aussi l'activité des enzymes impliqués dans la β -oxydation des lipides. Cela stimule la lipolyse et la libération d'AGL, privilégiant ainsi l'utilisation des lipides à l'exercice et épargnant celle du glycogène.

2. L'entraînement du système aérobic

L'entraînement aérobic induit des adaptations bénéfiques pour ceux qui le pratiquent. La question que nous devons maintenant nous poser est de savoir en quoi consiste un entraînement aérobic adéquat pour développer au maximum son potentiel aérobic.

De nombreux travaux scientifiques ont montré que le niveau d'adaptation à l'exercice d'endurance dépend non seulement de la quantité d'entraînement mais aussi de son intensité. Cette « charge d'entraînement » peut bien évidemment varier d'un individu à l'autre.

Concernant la quantité d'entraînement optimal, on considère habituellement qu'elle correspond à une dépense énergétique d'environ 5.000 à 6.000 kcalories par semaine. En dessous de ce niveau, l'entraînement semble avoir peu d'effets positifs. Il semble également y avoir une limite à la quantité d'entraînements possibles. Les athlètes qui augmentent progressivement leur charge de travail atteignent un maximum au-delà duquel toute augmentation de la quantité d'entraînements reste sans effet sur le niveau de performance aérobie.

Concernant le facteur intensité, il s'agit là d'un autre facteur important de l'amélioration de la performance de la performance. En effet, les adaptations musculaires sont spécifiques des caractéristiques des exercices pratiqués à l'entraînement, c'est-à-dire de leur durée et de leur intensité. Ainsi, les coureurs à pied, cyclistes et nageurs pratiquent souvent des séances faites d'exercices intermittents, parfois très intenses, qui améliorent davantage leur performance aérobie que la seule pratique d'exercices longs et de faible intensité. Les répétitions d'efforts prolongés et peu intenses ne développent pas les mêmes modèles de recrutement des fibres musculaires que ceux nécessaires aux exercices aérobie très intenses.

On distingue, en fait, essentiellement, deux concepts physiologiques d'entraînement de la filière endurance, soit l'interval training aérobie, soit l'entraînement continu.

L'interval training est caractérisé par l'alternance de périodes à intensité très élevée et de périodes à intensité basse. C'est un procédé d'entraînement qui peut être utilisé aussi bien pour améliorer la filière aérobie que la filière anaérobie : cela dépendra des paramètres de la séance d'entraînement, c'est-à-dire de la durée, de l'intensité et des périodes de repos.

Dans le cadre de l'inteval training aérobie, les efforts à intensité basse ne permettent pas la récupération complète ; il n'y a jamais de retour à l'état de repos et, donc, le système aérobie reste en permanence activé.

Quant à l'entraînement continu, il est composé par un effort long ininterrompu qui se situe dans la zone aérobie. Il s'agit de deux modalités d'entraînement qui se révèlent complémentaires car les adaptations physiologiques induites par l'une et par l'autre de ces méthodes sont quelque peu différentes. Les deux méthodes induisent aussi bien des adaptations musculaires que centrales mais on considère généralement que les effets musculaires sont plus importants avec la méthode d'entraînement de type interval training alors que les effets cardiovasculaires (augmentation du volume cardiaque, augmentation du volume sanguin) sont plus importants avec la méthode d'entraînement à durée continue (12).

Références

- (1) Gastin P. Energy system interaction and relative contribution during maximal exercise. *Sports Medicine*, 2001, 31, 725-741.
- (2) Vallier SM, Bigard A, Carré F et al. Détermination des seuils lactiques et ventilatoires. *Sciences et Sports*, 2000, 15, 133-140.

- (3) Bigland-Ritchie B, Woods J. Changes in muscle contractile properties and neural control during human muscular fatigue. *Muscle and Nerve*, 1984, 7, 691-699.
- (4) Bergstrom J, Hermansen L, Hultman E et al. Diet, muscle glycogen and physical performance. *Acta Physiol Scand*, 1967, 71, 140-150.
- (5) Guézennex C. La fatigue centrale: électrophysiologique ou neurochimique. *Sciences et Sports*, 2000, 15, 228-233.
- (6) Poortmans J et Boisseau N. Bases biochimiques de la fatigue (pg. 433-454). In : *Biochimie des activités physiques*, 2003, Ed. De Boeck.
- (7) Bunt JC. Hormonal alterations due to exercise. *Sport Med*, 1986, 3: 331-345.
- (8) Richter E., Sutton J. Hormonal adaptation to physical activity. In: C Bouchard, R Shepard, T Stephens (Eds.), *Physical activity, fitness, and health: International proceedings and consensus statement* (pp. 331-342). Champaign, IL: Human Kinetics.
- (9) Holloszy J, Coyle E. Adaptations of skeletal muscle to endurance exercise and their metabolic consequences. *Journal of Applied Physiology*, 1984, 56, 831-838.
- (10) Skinner J, Jaskolski A, Krasnoff J et al. Age, sex, race, initial fitness, and response to training: the HERITAGE family study. *Journal of Applied Physiology*, 2001, 90, 1770-1776.
- (11) Greiwe J, Hickner R, Hansen P et al. Effects of endurance exercise training on muscle glycogen accumulation in humans. *Journal of Applied Physiology*, 1999, 87, 222-226;
- (12) Wilmore J, Costill D. *Physiologie du sport et de l'exercice*. Bruxelles : Ed. De Boeck, 2006