

Adaptation cardio-respiratoire et thermorégulatrice à l'effort et à l'entraînement dans l'espèce équine

revue bibliographique

H. AMORY, T. ART, P. LEKEUX

*Laboratoire d'Investigation Fonctionnelle,
Faculté de Médecine Vétérinaire, ULg.,
Rue des Vétérinaires 45, B-1070 Bruxelles.*

INTRODUCTION

La médecine sportive équine, une des dernières branches nées de la médecine du cheval, en est encore à ses premiers balbutiements, surtout comparativement à la médecine sportive humaine. Pourtant, ses potentialités d'applications nombreuses en font une science à part entière : en effet, quelle que soit la discipline dans laquelle il est valorisé, le cheval est devenu un véritable athlète qui réalise des performances dans des compétitions d'un niveau chaque jour plus élevé. Or, qui dit performance dit mise en condition physique, ce qui ne se conçoit pas sans l'élaboration et l'application d'un programme d'entraînement correctement adapté en fonction des exigences physiologiques de l'organisme. Cependant, jusqu'à présent, l'entraînement du cheval a toujours été réalisé de manière empirique, par des hommes de

terrain certes, mais sans aucune étude scientifique de l'effet de cet entraînement.

Dans l'avenir, l'amélioration des performances sans cesse plus élevées que l'on attend du cheval devra passer, comme cela a été le cas chez l'homme, par une meilleure connaissance de la physiologie de l'effort, ce qui permettra la mise au point de critères objectifs de mesure de la condition physique chez le cheval et, de là, de programmes d'entraînement qui lui seront plus adaptés et donc plus efficaces. L'adaptation des différents systèmes de l'organisme à l'effort et à l'entraînement, ainsi que leur implication potentielle respective dans la limitation de la performance font de ceux-ci des sujets de recherche particulièrement intéressants dans le cadre de la médecine sportive équine.

C'est pourquoi le but de cette synthèse est de passer en revue la littérature publiée au sujet de l'adaptation cardio-respiratoire et thermorégulatrice à l'ef-

fort et à l'entraînement dans l'espèce équine.

PREMIERE PARTIE : ADAPTATIONS DU SYSTEME RESPIRATOIRE A L'EXERCICE ET A L'ENTRAINEMENT

I.1. Introduction

Le rôle essentiel de la fonction respiratoire est d'assurer les échanges d'oxygène (O_2) et de dioxyde de carbone (CO_2) entre l'air atmosphérique et le sang. Ces échanges se font au travers de la paroi alvéolaire, à un niveau dépendant des besoins métaboliques.

Les échanges gazeux dépendent de :

- la ventilation pulmonaire
- le rapport ventilation/perfusion
- la diffusion des gaz entre l'air et le sang

Au cours de l'effort, l'augmentation du métabolisme musculaire a pour conséquence une demande accrue en O_2 et une production supplémentaire de CO_2 . Ainsi, lors d'un effort violent, la consommation d' O_2 peut augmenter 25 à 36 fois son niveau de repos (Thomas et Fregin, 1980 et 1981; Thornton et al., 1983). La fonction respiratoire s'adaptera à ces demandes métaboliques accrues par une série de processus, dont le principal est une amélioration de la ventilation par l'augmentation de la fréquence respiratoire (FR) et du volume courant (V_c).

Dans cette première partie, les différentes adaptations de la fonction respiratoire à l'exercice seront envisagées.

I.2. Les échanges respiratoires au repos

I.2.1. La ventilation

La fréquence respiratoire de repos du cheval est variable et dépend de facteurs tels que le degré de tranquillité de l'animal. On admet en général qu'elle est comprise entre 15 et 45 cycles respiratoires par minute. Le volume courant, défini comme étant le volume inspiré au cours d'un cycle respiratoire normal, vaut normalement 8 % de la capacité pulmonaire totale. Chez le cheval au repos, il est de l'ordre de 6 litres.

Le volume-minute ($\dot{V}_e$) est défini comme étant le produit de la FR et du V_c . Chez des chevaux adultes, sains et au repos, il se situe généralement entre 60 et 90 litres par minute (Gillespie et Pascoe, 1983, 1983; Meixner et al., 1984), bien que Hörnicke et al. (1983) rapportent des chiffres de 157 litres par minute.

I.2.2. Le rapport ventilation/perfusion

Le poumon étant constitué de plusieurs millions d'unités d'échanges respiratoires (les alvéoles pulmonaires), les échanges gazeux optimaux sont atteints lorsque les gaz inspirés sont distribués dans toutes ces unités.

Il semble que la *répartition des gaz inspirés* n'est pas uniforme à travers tout le poumon au repos, les régions ventrales de celui-ci étant ventilées environ 3 fois plus par unité de volume pulmonaire que les régions dorsales (Derksen et Robinson, 1980; Amis et al., 1984).

La *distribution du flux sanguin* à travers la circulation pulmonaire dépend de la pression sanguine et de la résistance

vasculaire. Amis et al. (1984) ont démontré que cette distribution n'est pas uniforme au repos, mais qu'il existe un gradient de perfusion vertical tel que les régions ventrales du poumon sont plus perfusées par unité de volume que les régions dorsales.

Les échanges gazeux dépendent, in fine, de l'apport simultané de flux sanguin et de la ventilation dans des proportions optimales au niveau de chaque unité d'échange du poumon.

Chez le cheval au repos, comme chez les autres mammifères, la plupart des régions du poumon ont un rapport ventilation/perfusion ($\dot{V}/\dot{Q}$) de 0,8 à 1. Cependant, certaines régions reçoivent une ventilation excessive ($\dot{V}/\dot{Q}$ élevé), alors que d'autres régions reçoivent une perfusion exagérée ($\dot{V}/\dot{Q}$ bas) (Wagner et al., 1975).

Amis et al. (1984) n'ont pas mis en évidence de gradient vertical de distribution de $\dot{V}/\dot{Q}$ au repos.

1.2.3. La diffusion

On entend par diffusion le processus par lequel l' O_2 passe de l'air alvéolaire aux capillaires sanguins, et par lequel le CO_2 passe dans la direction opposée. Dans la plupart des cas, l'équilibre des tensions en O_2 se fait avant que le sang n'ait traversé le territoire pulmonaire, mais si le débit sanguin alvéolaire devient trop rapide (par exemple au cours d'un effort violent), il peut y avoir un temps de passage insuffisant pour que cet équilibre se réalise (Weibel et al., 1981; Robinson, 1985).

1.3. Echanges respiratoires à l'effort et modifications apportées par l'entraînement

1.3.1. La ventilation

A l'effort, la consommation en O_2 ($\dot{V}O_2$) s'accroît, et le système respiratoire répond à cette augmentation du métabolisme essentiellement en augmentant le $\dot{V}_E$ par accélération de la FR et/ou augmentation du V_c . Cette adaptation à l'exercice a peu été investiguée jusqu'à présent.

a) La fréquence respiratoire à l'effort

Elle dépend de nombreux facteurs, dont l'intensité et la durée de l'effort, la fréquence des foulées et divers facteurs externes.

Au pas et au trot, la FR n'est pas corrélée à la fréquence des foulées. Inversement, au galop, la FR et la fréquence des foulées sont synchronisées dans un rapport de 1/1 (Attenburrow, 1982; Bramble, 1984; Bramble et Carrier, 1983; Hörnicke et al., 1983). Cette synchronisation entre la respiration et la foulée constitue probablement un avantage mécanique : l'extension du corps pendant la phase d'envol élargit le thorax et facilite ainsi l'inspiration, tandis que l'impact des membres antérieurs sur le thorax au moment de leur poser favorise l'expiration.

La fréquence respiratoire pourrait encore être influencée par des facteurs extérieurs tels qu'une température ambiante élevée et une humidité relative importante, comme suggéré par Gillespie et al. (1975) et par Aitken et al. (1974).

D'autre part, s'il n'existe pas de corrélation entre la FR et la fréquence cardiaque (FC) au pas et au trot, il existe une étroite corrélation entre ces 2 paramètres au galop (Meixner et al., 1984).

b) *Le volume courant*

Le volume courant augmente avec l'intensité de l'effort (Robinson, 1985).

Les valeurs du Vc mesurées par Hörnicke et al. (1983) au trot étaient approximativement double à celles du repos. Lors de la transition du trot au canter, ces chevaux ont montré une faible diminution du Vc accompagnée d'une FR plus élevée. Tout comme la fréquence des foulées détermine la FR, la longueur de la foulée pourrait quant à elle influencer le Vc, comme suggéré par Cook (1981) et par Robinson (1985). Au cours de galops rapides, la fréquence élevée des foulées impose une respiration avec des fréquences élevées et des mouvements d'amplitude relativement superficiels (Hörnicke et al., 1983).

c) *Le volume minute*

Le volume minute constitue un paramètre particulièrement intéressant à étudier, car il reflète l'adaptation globale et la ventilation à l'effort.

Les valeurs rapportées par Hörnicke et al. (1983) montrent la relation linéaire existant entre le $\dot{V}_e$ et la vitesse (v). Sur 159 mesures effectuées sur 10 chevaux différents, Hörnicke et al. (1983) ont établi la corrélation suivante entre $\dot{V}_e$ (en l/min) et la vitesse (v en m/min) :

$$\dot{V}_e = 155 + 2.01 v$$

où $r = 0.95$ et $Sd_{xy} = 90$

D'après les mêmes auteurs, il existe également une corrélation étroite entre le $\dot{V}_e$ et la $\dot{V}O_2$. Cette corrélation offre la possibilité de prédire les besoins énergétiques de l'organisme à partir de la mesure de $\dot{V}_e$. En Effet :

$$\dot{V}O_2 = -1.18 + 0.046 \dot{V}_e$$

où $r = 0.95$ et $Sd_{xy} = 4.3$

avec $\dot{V}O_2$ = consommation en oxygène (en l d' O_2 /min) et $\dot{V}_e$ = volume minute (en l/min).

Par ce moyen, la $\dot{V}O_2$ peut être déterminée à partir de $\dot{V}_e$ avec une précision approximative de 5 l/min.

D'autre part, le Vc, la F.C. et la FR sont corrélés à la $\dot{V}O_2$ avec un r de 0.86, 0.84 et 0.79 respectivement (Hörnicke et al., 1983).

En conclusion, $\dot{V}_e$ est un paramètre intéressant à mesurer pour étudier la réponse respiratoire de l'organisme à un effort donné.

d) *La récupération*

Durant la première minute qui suit l'arrêt de l'effort, $\dot{V}_e$ diminue rapidement. Ensuite, il redescend plus lentement à des valeurs de repos.

La vitesse et la durée de l'effort fourni influencent la vitesse de retour à une FR de repos. Si la respiration ne revient pas directement après l'effort à son niveau de base, c'est parce qu'au cours de l'exercice le cheval a dû faire appel à ses métabolismes anaérobiques alactiques et lactiques pour assurer la continuité du travail. Il se trouve ainsi en situation dite de « dette en oxygène ».

Après l'arrêt de l'effort, l'organisme devra reconstituer les stocks en O_2 et la réserve en énergie anaérobie alactique d'une part, et d'autre part, oxyder les

métabolites anaérobies tels que le lactate. Au moment de l'arrêt, l'organisme doit donc encore maintenir des niveaux de ventilation élevés pour compenser cette dette en O_2 . Plus le travail aura été intense par rapport aux capacités aérobies du sujet, plus le déficit en O_2 sera important, et plus longue sera la période de récupération. Notons cependant que le paiement de la dette en O_2 n'est pas le facteur exclusif qui conditionne le retour de la FR à la normale : il ne faut pas négliger par exemple la fonction de thermorégulation de la respiration qui peut dans certains cas devenir un facteur intervenant dans la vitesse de récupération. Ainsi par exemple, la FR après une course d'endurance revient plus lentement à des valeurs de repos lorsque la température extérieure et l'humidité relative sont élevées (Cardinet et al., 1963).

e) Effets de l'entraînement sur la ventilation

Très peu d'études ont été réalisées au sujet des effets de l'entraînement sur la ventilation.

Les seules données que nous pouvons trouver dans la littérature à ce sujet concernent les effets de l'entraînement sur la FR (Gillespie et Pascoe, 1983).

La fréquence respiratoire en réponse à un niveau de travail donné semble, pour certains auteurs, être plus basse chez des chevaux en meilleure condition physique (Gillespie et Pascoe, 1983).

Pour d'autres auteurs, par contre, la FR à l'effort ne semble pas être plus basse chez des chevaux entraînés (Huguet et al., 1981).

La vitesse de retour de la FR à un niveau de repos après un effort donné semble quant à elle être nettement diminuée chez des chevaux entraînés (Gillespie et Pascoe, 1983; Meixner et al., 1984; Huguet et al., 1981). Il s'agit cependant d'un paramètre fort variable et apparemment délicat à utiliser pour évaluer le niveau d'entraînement d'un cheval.

En estimant le temps nécessaire à la FR pour retomber à des valeurs de repos (c'est-à-dire < 25 par min) après un effort test, Aitken et al. (1974) rapportent que la respiration varie considérablement de minute en minute en amplitude et en fréquence. Par conséquent, ils estiment que le temps de récupération de la FR est un paramètre peu fiable pour juger de la condition physique. Rose (1983) arrive à la même conclusion après étude de la corrélation entre la FR et certains paramètres biochimiques (utilisés afin d'estimer l'état de fatigue des chevaux) après une course d'endurance. Remarquons que ces auteurs effectuaient la mesure de la FR à vue et sur 30 secondes, ce qui rendait la mesure peu fiable.

Disposant d'un matériel plus sophistiqué qui permettrait de mesurer conjointement la FR et le V_c en continu durant et après l'effort, la mesure de la ventilation semblerait donc constituer un paramètre très intéressant à étudier pour suivre la condition physique d'un cheval.

1.3.2. Distribution de la ventilation à l'effort

Il n'existe pas de données disponibles quant à la distribution de la ventilation chez les chevaux à l'effort.

1.3.3. Perfusion pulmonaire à l'effort

Durant un exercice intense, le débit cardiaque augmente de 5 à 8 fois (Thomas et Fregin, 1981; Thornton et al., 1983). Cette augmentation entraîne une hausse de la pression artérielle pulmonaire.

D'autre part, la résistance vasculaire pulmonaire chute au cours de l'effort.

Ces deux phénomènes associés sont particulièrement utiles pour assurer la mise en fonction des vaisseaux sanguins des régions dorsales du poumon. De ce fait, à l'exercice, le flux sanguin est plus uniforme et la totalité du poumon est perfusée.

1.3.4. Echanges gazeux à l'effort

Récemment, deux groupes de chercheurs (Bayly et al., 1983b; Thornton et al., 1983) ont mis en évidence une certaine hypoxémie artérielle durant un effort intense. Cette hypoxémie peut être attribuée à diverses causes, dont les plus probables sont : un défaut de ventilation, un mauvais rapport ventilation/perfusion et un défaut de diffusion des gaz suite à l'accélération du débit sanguin.

Cette hypoxémie semble être moins sévère chez des poneys que chez des chevaux (Parks et Manohar, 1983c).

1.4. Conclusions

De cette étude des adaptations respiratoires à l'effort, nous pouvons conclure que la ventilation semble être le paramètre respiratoire le plus modifié lors d'un exercice musculaire.

Jusqu'à présent le paramètre le plus utilisé pour estimer la ventilation était la FR. Or, ce paramètre utilisé seul est peu fiable, les facteurs intervenant dans sa régulation étant trop nombreux.

Il serait apparemment beaucoup plus intéressant d'étudier la ventilation dans son ensemble, par la mesure du $\dot{V}_E$ à l'effort. A ce jour les éventuelles variations de ce paramètre en fonction de l'entraînement n'ont jamais été rapportées.

DEUXIEME PARTIE : ADAPTATIONS CARDIO VASCULAIRES A L'EFFORT ET MODIFICATIONS APORTEES PAR L'ENTRAINEMENT

II.1. Introduction

Lors d'un effort, le travail musculaire trouve son énergie dans des mécanismes biochimiques qui utilisent de l' O_2 . Les réserves cellulaires en O_2 étant particulièrement faibles au cours de l'effort, différents mécanismes doivent être mis en jeu afin d'assurer un rapport continu en O_2 à partir du milieu extérieur.

Dans la première partie, les adaptations respiratoires à cette augmentation de la consommation d' O_2 ont été rapportées. Dans cette seconde partie, l'étude des modifications cardio-vasculaires à l'effort qui assurent le transport de l' O_2 depuis les poumons jusqu'aux cellules actives sera effectuée. De façon générale, les adaptations cardio-vasculaires qui interviennent dans l'augmentation de la consommation de l' O_2 sont les suivantes :

- augmentation du débit cardiaque (DC) par augmentation de la fréquence cardiaque (FC) et augmentation du volume d'éjection systolique;
- augmentation de la capacité de transport d'O₂ par le sang et du volume circulant par vidange splénique;
- redistribution du flux sanguin des territoires «inactifs» vers les territoires «actifs»;
- augmentation du retour veineux par les pompes musculaires et respiratoires;
- amélioration de l'extraction de l'O₂ au niveau cellulaire.

II.2. Adaptations cardio-vasculaires à l'exercice

II.2.1. La fréquence cardiaque

a. Fréquence cardiaque de repos

La fréquence cardiaque de repos chez un cheval sain varie selon l'âge, la race, le poids, le stade de gestation et le stress.

Des fréquences cardiaques de repos de 28 à 40 battements par minute sont généralement mesurées chez des chevaux en bonne santé. Il n'est pas rare de rencontrer des FC de repos aussi basses que 24/min chez des pur-sang en très bonne condition physique, mais ce n'est habituellement pas le cas chez des chevaux normaux non entraînés (Physick-Sheard, 1985).

b. Fréquence cardiaque à l'effort

1) Réponse anticipée à l'exercice

Lorsqu'un monitoring cardiaque est réalisé pendant toute la phase de prépa-

ration d'un exercice (harnachement, échauffement, arrivée sur le terrain, ...), des élévations de la fréquence cardiaque allant de 50 jusqu'à 195/min peuvent être observées (Krzywanek et al., 1970).

Ces élévations de la fréquence cardiaque sont très variables selon les circonstances et ne traduisent pas une augmentation de la $\dot{V}O_2$. Cette élévation anticipée reflète probablement l'action de facteurs psychosomatiques, se traduisant par une augmentation de l'activité orthosympathique. L'intensité de cette réponse anticipative ne semble pas être modifiée par l'entraînement et paraît être la même chez des chevaux de pur-sang et de demi-sang. Elle est toutefois plus importante chez des chevaux particulièrement émotifs, encore «verts» ou entiers par exemple.

2) Evolution de la fréquence cardiaque à l'effort

Au début du travail, la FC croît rapidement et atteint un maximum en environ 45 secondes (22 secondes à 1 minute) (Krzywanek et al., 1970; Fregin et Thomas, 1983).

Ce pic se situe en général à 120-130 % au dessus du plateau adopté par la suite et est appelé «overshoot» par les auteurs anglo-saxons. La fréquence cardiaque redescend ensuite dans les 2-3 minutes qui suivent, et atteint un plateau qui reste constant toute la durée de l'effort, pour autant que la vitesse ne varie pas et que le temps pendant lequel l'exercice est réalisé soit limité (Persson et Lydin, 1973).

L'overshoot du début de l'effort est généralement interprété comme étant dû à une mobilisation brutale des réserves sanguines spléniques. Chez le cheval au

repos, en effet, la rate joue un rôle de réservoir important et peut ainsi contenir jusqu'à 1/4 du volume circulant et 1/2 des globules rouges totaux. Au début de l'exercice, elle déverse brutalement son contenu dans la circulation veineuse, ce qui entraîne une augmentation soudaine de la pression veineuse, du retour veineux, du remplissage ventriculaire et donc du DC, ce qui se traduit par l'overshoot passager de la FC.

Ensuite, la situation se stabilise et le DC retombe pour rester à un niveau stable, approprié au niveau de l'effort, ce qui se traduit par une FC en plateau après 2 à 3 minutes d'exercice.

L'intensité de l'overshoot et la vitesse à laquelle le plateau est atteint dépendent de divers facteurs, dont par exemple le tempérament du cheval, l'intensité et la durée de l'échauffement avant l'effort, l'intensité de l'effort demandé, etc... (Fregin et Thomas, 1983).

Une élévation progressive de la FC du plateau a souvent été rapportée en cours ou en fin d'exercice. Cette élévation pourrait refléter la fin du recrutement des processus aérobie (Saltin, 1973), la fatigue (Krzywanek et al., 1970) ou encore une augmentation de la demande thermorégulatrice (Ehrlén et al., 1973).

3) Phase de récupération

Lors de l'arrêt de l'exercice, la FC retombe en 2 phases. La première est rapide (30 à 60 secondes) et brutale. La seconde est plus lente et plus progressive. Elle dépend d'une multitude de facteurs dont l'intensité et la durée de l'effort, l'entraînement du cheval et son état de santé, son tempérament calme ou non et les conditions climatiques (température extérieure, humidité relative, vitesse du vent). On admet en général

qu'après un exercice de 3 à 5 minutes à une vitesse de 300-500 m/min, le temps de récupération (c'est-à-dire le temps nécessaire pour que la fréquence cardiaque redescende à sa fréquence de repos) se situe entre 20 et 30 minutes.

Notons qu'après 2 à 3 minutes de récupération, la FC se situe cependant déjà à des valeurs proches de 80/min.

Bien que le temps de retour de la FC à la normale ou sous un niveau déterminé soit fréquemment utilisé en course d'endurance pour évaluer l'état de fatigue des chevaux, on ne considère pas que ce temps ait une très grande signification dans l'évaluation de la forme physique des chevaux de course. En effet, le temps de récupération de la FC est trop influencé par les facteurs extérieurs.

4) Fréquence cardiaque maximale

La fréquence cardiaque maximale enregistrée par Krzywanek et al. (1970) durant une course chez 19 pur-sang était en moyenne de 223/min, les valeurs extrêmes se situant entre 204 et 241/min.

De grandes variations individuelles ont aussi été notées chez des demi-sang pendant une course, avec des valeurs allant de 210 à 238/min et une moyenne de 221/min (Asheim et al., 1970).

Sexton (1985) enregistre quant à lui des FC maximales de 230/min chez des poneys soumis à un test d'effort sur tapis roulant.

La fréquence cardiaque à l'effort peut donc chez le cheval augmenter 6 à 7 fois par rapport à sa valeur de repos.

Cette augmentation est très importante en comparaison avec l'homme ou le chien, chez qui la FC maximale n'est que 3 à 5 fois plus élevée que celle de

repos (Astrand et Rodahl, 1977; Wyatt et Mitchell, 1974).

5) Fréquence cardiaque et vitesse

La fréquence cardiaque reste stable et est fonction linéaire de la vitesse adoptée, pour autant qu'elle se situe entre 120 et 210/min, soit approximativement lorsqu'une vitesse de 200 à 800 m/min sur le plat, ou de 480 m/min sur une pente à 10 %, est adoptée (Ehrlein et al., 1970).

A des FC de moins de 120/min, la relation FC/v est peu reproductible à cause de l'influence de divers facteurs psychogéniques. Au-delà de 200-210/min, la réponse en FC devient asymptotique. Cette perte de linéarité est associée avec le début de l'accumulation d'acide lactique dans le sang, ce qui indique que l'organisme a mis en jeu la voie métabolique anaérobie pour assurer les apports énergétiques (Mc Micken, 1983; Personn, 1983).

De nombreux auteurs ont étudié la relation FC/v à l'effort. Si l'on compare leurs résultats, on trouve de grandes variations dans la pente de la droite. Ces variations reflètent l'influence d'un certain nombre de paramètres (Littlejohn et al., 1977; Persson et al., 1983) : le type de cheval, l'environnement (température extérieure, humidité relative, vitesse du vent), stade de l'entraînement, surface de travail, pente, port ou non d'un masque respiratoire, allure à laquelle l'effort est réalisé. Concernant ce dernier point, l'étude de la relation FC/v (Littlejohn et al., 1977) et la relation $\dot{V}O_2/v$ (Hoyt et Taylor, 1981) révèle qu'il existe une allure optimale correspondant à chaque vitesse, et que la transition d'une allure à une autre se produit de façon telle que la $\dot{V}O_2$ soit minimale. La conséquence pratique de cette constata-

tion est qu'au cours des exercices-test, il faut laisser au cheval la possibilité de choisir son allure afin de minimiser cet effet.

6) Fréquence cardiaque et prédiction de l'aptitude à l'effort

La relation existant entre la FC et la $\dot{V}O_2$ peut être exprimée par l'équation suivante (Engelhardt, 1977) :

$$\dot{V}O_2 = FC \cdot V_s \cdot (A - V)O_2$$

où $\dot{V}$ = consommation d' O_2
(ml d' O_2 /min)

FC = fréquence cardiaque
(battements/min)

V_s = volume d'éjection systolique
(ml de sang/min)

$(A - V)O_2$ = Différence entre l' O_2
contenu dans le sang
artériel et le sang veineux (ml d' O_2 /ml de sang)

L'augmentation de la FC chez le cheval est de loin le facteur le plus important dans l'augmentation de l'apport d' O_2 aux tissus pendant l'exercice.

En résumé, la FC rapportée à la v est un bon critère à suivre pour estimer la capacité de travail d'un cheval.

II.2.2. Volume d'éjection et débit cardiaque

Le débit cardiaque est le produit de la FC et du volume d'éjection systolique. Il a été mesuré chez des chevaux et des poneys, au repos et à l'effort : durant un exercice submaximum, le DC augmente linéairement avec l'augmentation de l'intensité du travail. Cette augmentation du DC est due essentiellement à la tachycardie. Beaucoup d'études en effet ont démontré que le volume d'éjection ne

change pas significativement pendant l'exercice : il est maintenu à des niveaux proches des valeurs de repos.

II.2.3. Pression sanguine

La pression artérielle moyenne dépend du débit cardiaque et de la résistance des vaisseaux.

Des chutes importantes de la résistance vasculaire périphérique totale ont été enregistrées lors d'effort (Hörnigke et al., 1977). Ceci semble être dû à une augmentation des territoires vascularisés dans les poumons et les muscles squelettiques en action.

En tenant compte des augmentations importantes du DC pendant l'effort, la chute de la résistance vasculaire périphérique est un mécanisme qui permet de maintenir la pression sanguine dans des limites étroites (Bergsten, 1974; Bayly et al., 1983a; Hörnigke et al., 1977; Parks et Manohar, 1983a, b et c; Waugh et al., 1980).

II.2.4. Distribution du débit cardiaque

Des travaux récents (Parks, 1982; Holmes, 1982; Parks et Manohar, 1983c) ont démontré que la distribution du DC au cours de l'effort subit des modifications tout à fait comparables à celles qui ont été décrites chez l'homme. Durant l'exercice, chez le cheval, on observe en effet (1) une vasodilatation pulmonaire et coronaire, ainsi qu'au niveau des muscles squelettiques en action; (2) une vasoconstriction des régions splanchniques et au niveau des muscles ne participant pas à la locomotion; (3) une vasoconstriction, puis une vasodilatation cutanée.

II.2.5. Amélioration du retour veineux

Au cours de l'exercice, le retour veineux est amélioré par une augmentation de l'activité des muscles des membres, ce qui facilite le travail des pompes de retour veineux et par une diminution de la pression intra-thoracique.

II.2.6. Extraction de l'oxygène

Chez l'homme, l'extraction de l'O₂ par les muscles au travail est augmentée, cette augmentation pouvant être de 90 à 95 % par rapport au repos durant un exercice intense (Rowell, 1974).

Ce phénomène résulte de ce que l'on appelle « l'effet BOHR » : la chaleur produite par la cellule musculaire au travail ainsi que la diminution du pH due à la formation de CO₂ et d'acide lactique pendant l'effort, sont 2 facteurs qui contribuent à déplacer la courbe de dissociation de l'hémoglobine vers la droite. En conséquence, au cours de l'effort, la réduction de l'oxyhémoglobine en hémoglobine est augmentée au niveau des tissus et ceux-ci sont mieux approvisionnés en O₂ pour une même pression partielle de ce gaz. Chez le cheval, la mesure de pH veineux inférieurs à 7.1 (Krzywanek et Wittke, 1970; Asheim et al., 1970; Engelhardt et al., 1973; Krzywanek et al., 1973; Persson et Ullberg, 1974) et de températures musculaires de 42 à 43 °C (Lindholm et Saltin, 1974) pendant l'effort, permet de laisser supposer que les mêmes processus sont mis en jeu.

II.3. Effets de l'entraînement sur le système cardio-vasculaire

II.3.1. Effets de l'entraînement sur la fréquence cardiaque

a) Fréquence cardiaque de repos

Chez l'homme et chez le chien, il a bien été démontré que l'entraînement amène une bradycardie de repos. Chez le cheval, beaucoup de recherches ont été effectuées pour tenter de mettre en évidence ce phénomène. Certains chercheurs ont rapporté une bradycardie de repos significative après entraînement (Dusek, 1967; Marsland, 1968; Maslobojev, 1965). D'autres n'ont pu mettre en évidence une influence de l'entraînement sur la FC de repos (Bassan et Hott, 1968; Wittke et Hott, 1968; Ehrlein et al., 1970; Ehrlien et al., 1973; Skarda et al., 1976), d'autres encore observent une légère diminution non significative (Cardinet et al., 1963; Haynes et al., 1974; Milne et al., 1977; Bayly et al., 1983a; Thomas et al., 1983). Engelhardt (1977) interprète cette absence inattendue de bradycardie à un tonus vagal trop élevé chez le cheval au repos.

b) Fréquence cardiaque à l'effort

De nombreuses études ont montré que la FC durant un exercice submaximum était plus basse après entraînement (Marsland, 1968; Ehrlien et al., 1970; Ehrlien et al., 1973; Hörnicke et al., 1977; Rodick et al., 1982; Bayly et al., 1983a; Persson, 1983; Thomas et al., 1983; Foreman, 1984). Dans une étude effectuée par Thomas et al. (1983), une diminution de la FC d'effort se marquait après 5 semaines d'un programme d'entraînement au tapis roulant, sans modification ultérieure dans les 5 semaines suivantes. Des pur-sang testés au cours

d'un exercice submaximum sur tapis roulant ont aussi présenté une FC plus basse à l'effort après un programme d'entraînement en endurance (Foreman, 1984). Dans ce même groupe de chevaux, la FC enregistrée durant un effort maximal n'a pas changé après entraînement. Ces résultats suggèrent que la FC maximale n'est pas modifiée par l'entraînement, tandis que la FC durant un exercice submaximum constitue un paramètre intéressant à mesurer pour juger des effets de l'entraînement (Kovar, 1982). Par contre, la fréquence cardiaque durant un exercice submaximum n'était pas significativement modifiée chez des semi-sang après un entraînement sur piste (Milne et al., 1977) ou sur tapis roulant (Rose et al., 1983).

La réponse à l'entraînement dépend probablement de la durée et de l'intensité du programme d'entraînement, ainsi que du degré de condition physique au début de ce programme. Ces facteurs, ainsi que d'autres encore mal connus, pourraient expliquer ces résultats contradictoires.

L'effet de l'entraînement sur la FC à l'effort se traduit par une modification de la courbe de la FC en fonction de la vitesse : la droite de régression FC/v est plus basse mais conserve la même pente chez des chevaux entraînés (Persson, 1983). Cette droite de régression étant difficile à utiliser et à interpréter en pratique, certains auteurs ont utilisé la v (en m/min) à laquelle la FC atteint 150/min ou V_{150} pour estimer la capacité de travail chez le cheval (Persson, 1967; Ehrlien et al., 1970 et 1973; Engelhardt et al., 1973; Bergsten, 1974; Persson et Ullberg, 1974). La V_{150} est obtenue à partir de la droite de la FC en fonction de la v et montre une nette augmentation

après entraînement (Ehrlien et al., 1973).

Plus récemment, la *v* de travail sur tapis roulant amenant la FC à 200/min ou V200 a été proposée pour exprimer la capacité maximale de travail aérobie chez le cheval (Bayly et al., 1983a; Persson, 1983; Wilson et al., 1983). Par exemple, la V200 est utilisée comme critère de base pour juger la condition physique chez des chevaux de course en Suède. La V200 a été choisie comme point de référence parce qu'elle est proche d'un niveau d'effort auquel l'acide lactique commence à s'accumuler dans le sang. Si la V200 augmente au cours de l'entraînement, cette augmentation se fait parallèlement à une augmentation de la capacité aérobie maximale.

Une chute de la V200 pendant l'entraînement peut ainsi suggérer une perte de la condition physique, un problème cardiaque ou pulmonaire, une boiterie ou un surentraînement.

Le calcul de la V150 ou de la V200 nécessite la mesure de la FC durant un effort effectué à 3 ou 4 vitesses différentes. L'utilisation d'un exercice standardisé sur tapis roulant à différentes vitesses permet de réaliser aisément la mesure de la V150 ou de la V200 et de suivre l'évolution de ces paramètres au cours de l'entraînement.

c) Vitesse de récupération

Les effets de l'entraînement sur la vitesse de récupération de la FC ne sont pas clairement démontrés, les données publiées à ce sujet étant conflictuelles. Certains auteurs ont conclu que l'entraînement n'a pas d'influence mesurable sur la vitesse de récupération (Milne et al., 1977; Skarda et al., 1976; Rose et

al., 1983). Par contre, d'autres auteurs ont démontré que le temps de récupération est significativement plus court chez des chevaux après entraînement (Marshall, 1968; Stewart, 1972; Aitken, 1974; Haynes et al., 1974; Foreman, 1984).

La fiabilité de l'analyse du niveau d'entraînement basée sur la FC durant la récupération est limitée à cause de la diminution très rapide de la FC directement après l'arrêt de l'effort qui impose l'utilisation obligatoire d'un monitoring cardiaque en continu et de l'influence croissante des facteurs d'environnement pendant cette période : dès que la FC retombe sous 120/min, les facteurs psychogéniques redeviennent prédominants dans son contrôle.

Par conséquent, malgré des études effectuées chez l'homme et démontrant une diminution du temps de récupération avec l'entraînement (Scheuer et Tipton, 1977; Clausen, 1977), aucune conclusion ne peut être tirée à ce sujet chez le cheval.

II.3.2. Effets de l'entraînement sur le volume systolique et le débit cardiaque

Quelques auteurs ont analysé l'effet de l'entraînement sur le DC et sur le volume d'éjection systolique chez le cheval (Milne et al., 1977; Bayly et al., 1983a; Thomas et al., 1983; Thornton et al., 1983). Aucun effet significatif de l'entraînement n'a pu être démontré sur le volume d'éjection ou sur le DC au repos ou après effort. Les résultats obtenus pendant l'effort sont quant à eux contradictoires : certains auteurs mesurent une augmentation du volume d'éjection systolique lors d'effort après entraînement, alors que d'autres n'ont mis

en évidence aucune différence significative. La comparaison par certains auteurs du DC avant et après entraînement a permis de constater que celui-ci, lors d'effort, était plus faible après entraînement, cette diminution étant associée à une diminution de la FC. D'autres auteurs n'ont pas trouvé de changements significatifs.

II.3.3. Effets de l'entraînement sur la pression sanguine et la résistance vasculaire

Au cours de l'entraînement, une diminution de la pression systolique et diastolique au cours d'un effort donné a été mesurée par plusieurs auteurs (Johnson et al., 1976; Hörnicke et al. 1977 Thomas et al., 1983). D'autre part, on assiste au cours de l'entraînement à une chute de la résistance vasculaire périphérique pour un effort donné (Bayly et al., 1983a; Thomas et al., 1983).

II.3.4. Effets de l'entraînement sur l'extraction de l'oxygène

Chez l'homme et chez les animaux de laboratoire, l'entraînement en endurance est associé à une augmentation de la différence artério-veineuse en O_2 en réponse à un exercice submaximal ou maximal (Blomqvist et Saltin, 1983).

Chez le cheval, par contre, l'étude des effets de l'entraînement sur l'extraction de l'oxygène n'a pas été concluante (Bayly et al., 1983a; Thornton et al., 1983).

II.3.5. Effets de l'entraînement sur la distribution du flux sanguin

Chez l'homme et chez les animaux de laboratoire une augmentation de la densité capillaire musculaire et de la capacité de flux sanguin ont été mises en évidence en tant que réponse morphologique et fonctionnelle à l'entraînement (Blomqvist et Saltin, 1983). Les mêmes constatations ont été faites chez le cheval (Henckel, 1983).

II.3.6. Effets de l'entraînement sur le volume sanguin

L'entraînement produit une augmentation du volume total de globules rouges; cette augmentation est associée au degré d'entraînement ou de performance en course chez le trotteur.

Le potentiel d'augmentation de la capacité de transport de l' O_2 par vidange de la rate pendant l'exercice est améliorée par l'entraînement.

II.4. Effets du désentraînement sur les paramètres cardio-vasculaires

Peu d'auteurs se sont jusqu'à présent intéressés à l'effet du désentraînement sur les paramètres cardio-vasculaires.

Les effets sur le système cardio-vasculaire de 5 semaines de désentraînement ont été investigués récemment par Thornton et al. (1983), qui n'ont mis en évidence aucune modification de la V_{200} après ce délai.

Foreman (1984), étudiant la FC de 0.5 à 5 minutes après un exercice test de 800 mètres au galop chez 4 pur-sang, n'a pu mettre non plus en évidence un effet sur

ce paramètre de 5 semaines de désentraînement.

II.5. Conclusions

Il ressort de l'étude de ce chapitre que la mesure de la FC à l'effort est un paramètre fournissant une évaluation relativement fidèle de la condition physique du cheval, à condition qu'elle soit réalisée au cours d'une épreuve standardisée à différentes vitesses, sur tapis roulant par exemple.

TROISIEME PARTIE : LA THERMOREGULATION A L'EFFORT ET MODIFICATIONS APPORTEES PAR L'ENTRAINEMENT

III.1. La thermorégulation à l'effort

La température corporelle est maintenue constante chez les homéothermes; elle résulte d'un équilibre entre chaleur produite, la chaleur gagnée et la chaleur perdue. Les récepteurs thermosensibles cutanés et le centre thermorégulateur hypothalamique jouent un rôle important dans cette thermorégulation de la température corporelle (Greenleaf, 1973).

Lors d'un exercice musculaire, on assiste à une augmentation importante de la chaleur produite : en effet, 25 % seulement de l'énergie chimique disponible pour le travail musculaire sont transformés en énergie mécanique. Les autres 75 % sont transformés en chaleur; celle-ci devra être ensuite transportée à l'extérieur de l'organisme.

Au début de l'effort, la réaction générale de vaso-constriction des territoires non concernés par le travail s'accompagne d'une diminution du flux sanguin, notamment au niveau de la peau. Ensuite, au cours de l'effort, quand la production de chaleur par les cellules musculaires en action devient effective et que la température corporelle augmente, les vaisseaux cutanés se dilatent et le sang veineux revenant des régions profondes est dirigé vers ces vaisseaux.

Le flux sanguin cutané augmenté élève la température de la peau, ce qui facilite les pertes de chaleur par convection et radiation, et ce d'autant plus aisément que la température extérieure est basse.

Le système cardio-vasculaire doit donc s'adapter à cette compétition entre l'augmentation du flux sanguin cutané et l'augmentation des besoins métaboliques au niveau des muscles squelettiques. Si la hausse de la température corporelle se prolonge, les glandes sudoripares sont activées. La sueur produite n'entraîne cependant l'élimination de chaleur que si elle est évaporée. Cette voie de déperdition calorique par évaporation est la plus efficiente pendant l'exercice et peut même devenir le seul moyen de dissipation de chaleur lorsque la température extérieure excède la température corporelle, au quel cas les pertes de chaleur par convection et radiation deviennent inefficaces.

Un cheval travaillant à intensité moyenne, avec une $\dot{V}O_2$ de 30-40 l/min, produit environ 150 Kcal/min soit 9 000 Kcal en une heure, ce qui équivaut environ à la chaleur dissipée par l'évaporation *complète* de 15 litres de sueur. Les énormes quantités de sueur ainsi perdues peuvent être la source de sévères déshydratations et de déséquilibres ioniques

chez des chevaux fournissant des efforts prolongés, comme par exemple lors de courses d'endurance.

Remarquons que la température extérieure, la vitesse du vent et l'humidité relative de l'air influencent l'efficacité du processus de thermorégulation par évaporation. Par exemple, dans des conditions ambiantes humides, l'évaporation peut être incomplète (Carlson, 1983).

Le tractus respiratoire peut lui aussi participer à la perte de chaleur et d'eau. A ce titre, il faut différencier un cheval souffrant d'une grave dette en O_2 et qui respire de façon profonde et rapide avec de grands volumes d'air (respiration dite en «*gasping*»), et un cheval régulant sa température corporelle et qui respire de façon superficielle et rapide, déplaçant de petits volumes d'air (respiration dite en «*panting*»). Cette respiration en panting se rencontre lorsque l'efficacité de la perte de chaleur par évaporation est compromise par des taux élevés d'humidité extérieure ou par de l'anhydrose.

La réponse de la thermorégulation à l'augmentation de chaleur produite lors d'effort n'est pas suffisante pour éviter des légères variations de la température corporelle. On voit dès lors celle-ci augmenter de quelques degrés lors d'un effort. Ainsi, chez 39 chevaux de demi-sang, la température rectale mesurée au cours d'une épreuve de concours complet était en moyenne de 37.9 °C au départ, 39.9 °C après 13.8 km et de 40.6 °C après le cross. La plus haute température rectale mesurée au terme de l'épreuve de cross était de 41.7 °C (Hörnigke et al., 1967).

Lindholm et Saltin (1974) ont mesuré la température rectale chez 44 chevaux de demi-sang après différents types d'efforts. Ils ont ainsi mesuré des tempé-

tures allant jusqu'à 41 °C après l'effort; l'augmentation de température enregistrée était surtout proportionnelle à l'intensité de l'exercice.

III.2. Effets de l'entraînement sur la température corporelle à l'effort

Très peu d'auteurs se sont intéressés aux effets de l'entraînement sur la réponse de la température corporelle à un effort donné.

Pour certains de ces auteurs, les variations de température enregistrées au cours d'un effort test ne sont pas modifiées par l'entraînement, mais plutôt par une série de facteurs externes dont nous avons détaillé l'importance ci-dessus (humidité relative, température et vitesse du vent).

Néanmoins, Bayly et al. (1983a) ont montré chez 7 chevaux de demi-sang que les augmentations de température rectale en réponse à un exercice étaient moins marquées au fur et à mesure d'un programme d'entraînement de 78 jours sur tapis roulant. Sexton (1985) a lui aussi obtenu une diminution de la température rectale à l'effort chez des poneys après une période d'entraînement de 8 semaines.

III.3. Conclusions

La température corporelle semble être un paramètre très peu utilisé en ce qui concerne l'estimation de la condition physique d'un cheval. Cependant, c'est un paramètre physiologique qui peut dans certains cas, notamment lorsque l'effort est effectué dans une ambiance chaude et humide, devenir un facteur

limitant de la performance. C'est pourquoi il est utilisé lors des épreuves d'endurance pour juger de la capacité d'un cheval à continuer la course ou non. D'autre part, si certains auteurs ont mesuré la température corporelle après un type d'effort donné, par contre très peu se sont intéressés à l'évolution de cette température corporelle au cours de l'effort.

Très peu d'études ont été rapportées concernant les éventuels effets de l'en-

traînement sur les variations de cette température corporelle pendant l'effort.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient M. Leblond pour son aimable collaboration technique.

BIBLIOGRAPHIE

- AITKEN M.M., ANDERSON M.G., MACKENZIE G., SANFORD J. "Correlations between physiological and biochemical parameters used to assess fitness in the horse". *J.S. Afr. Vet. ASS.*, 1974, **45** (4): 361-370.
- AMIS T., PASCOE J., HORNOF W. "Topographic distribution of pulmonary ventilation and perfusion in the horse". *Am. J. Vet. Res.*, 1984, **45**, 1597-1601.
- ASHEIM A., KNUDSEN O., LINDHOLM A., RUELEKER C., SALTIN B. "Heart rate and blood lactate concentrations of standardbred horses during training and racing". *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 1970, **157**, 304-312.
- ASTRAND P.O., RODHAL K. Textbook of work physiology. Edition 2. New York, McGraw-Hill book co, 1977.
- ATTENBURROW D.P. "Time relationship between the respiratory cycle and limb cycle in the horse". *Eq. Vet. J.*, 1982, **14**, 69-72.
- BASSAN L., OTT W. "Radio-telemetrische Untersuchungen der Herzschlagfrequenz beim Sportpferd in Ruhe und in allen Gangarten". *Arch. Exp. Vet. Med.*, 1968, **22**, 57-75.
- BAYLY W.M., GABEL A.R., BARR S.A. "Cardiovascular effects of submaximal aerobic training on a treadmill in standardbred horses, using a standardized exercise test". *Am. J. Vet. Res.*, 1983a, **44**, 544-553.
- BAYLY W.M., GRANT B.D., BREEZE R.G., KRAMER J.W. "The effects of on maximal exercise on acid-base balance and arterial blood gas tension in thoroughbred horses". In: Snow D.H., Persson, S.G.B. and Rose R.J. (eds): *Eq. Ex. Physiol.*, Cambridge, England, Granta editions, 1983b, 400-407.
- BERGSTEN G.H. "Blood pressure, cardiac output, venous and arterial tension during rest and exercise". *Acta Vet. Scand.*, 1974, **48** (suppl.), 1-88.
- BLOMQUIST C., SALTIN B. "Cardiovascular adaptations to physical training". *Ann. Rev. Physiol.*, 1983, **45**, 169-189.
- DRAMBLE D.M. "Locomotor-respiratory integration in running mammals". In: Analysis of locomotion and breathing of athletic horses. Proceeding of the association for equine sport medicine. SPARKS (Reno), Nevada, 1984.
- BRAMBLE D.M., CARRIER D.R. "Running and breathing in mammals". *Science*, 1983, **219**,
- CARDINET G.H., FLOWLER M.F., TYLER W.S. "Heart rate and respiratory rates for evaluating performance in horses during endurance trail ride competition". *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 1963, **143** (12), 1303-1309.
- CARLSON G.P. "Thermoregulation and fluid balance in the exercising horse". In: Snow D.H., Persson S.G.B., Rose R.J. (eds): *Eq. Ex. Physiol.*, Cambridge, England, Granta Editions, 1983.

- CLAUSEN J.P. "Effect of training on cardiovascular adjustments to exercise in man". *Physiol. Rev.*, 1977, **57**, 779-815.
- COOK R. "Some observations on form and function of the equine upper airway in health and disease". II *Larynx*, Proceedings A.A.E.P. 1981, **27**, 393.
- DERKSEN F.J., ROBINSON N.E. "Oesophageal and intra pleural pressures in the healthy conscious pony". *Am. J. Vet. Res.*, 1980, **41**, 1756-1761.
- DUSEK J. Koerpertemperatur, Puls- und Ateinfrequenz bei jungen Kladzuberpfeden. *Wien. Tierarztl. Monatsschr.*, 1967, **54**, 308-314.
- EHRLIEN H.J., VON ENGELHARDT W., HORNICKE H. "Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Herzschlagfrequenz und Leistung bei Pferden". *Zentralbl. Veterinaermed. (A)*, 1970, **17**, 577-591.
- EHRLIEN H.J., HORNICKE H., VON ENGELHARDT W. "Die Herzschlagfrequenz während standardisierter Belastung als Mass für die Leistungsfähigkeit vom Pferden". *Zentralbl. Veterinaermed. (A)*, 1973, **20**, 188-208.
- ENGELHARDT W.V. "Cardiovascular effects of exercise and training in horses". *Adv. Vet. Sci. Comp. Med.*, 1977, **21**, 173-205.
- ENGELHARDT W.V., HORNICKE H., EHRLEIN H.J., SCHMIDT E. "Lactat, Pyruvat, Glucose und Wassertoffionen im Venösen blut bei Reitpferden in unterschiedlichem Trainingszustand". *Zentralbl. Veterinaermed. (A)*, 1973, **20**, 173-187.
- FOREMAN J.H. "Physiological responses of thoroughbred horses to conventional race training". M.S. Thesis Pullman, Washington State University. pp 1-48, 1984.
- FREGIN G.F., THOMAS P. "Cardiovascular response to exercise in the horse". A review. In: Snow D.H., Persson S.G.B., Rose R.J. (eds): *Eq. Ex. Physiol.*, Cambridge, England, Granta Editions, 1983, 76-90.
- GILLESPIE J.R., KAUFFMAN A., STEERE J., WHITE L. "Arterial blood gases and pH during long distance running in the horse". In: Pra. 1st Int. Symp. Eq. Hematol., May 28-30, Michigan State University, American Association of Equine Practitioners. 1975, 450-468.
- GILLESPIE J.R., PASCOE J.R. "Respiratory function in the exercising horse". A review. In: Snow D.H., Persson S.G.B., Rose R.J. (eds): *Eq. Ex. Physiol.*, Cambridge, England, Granta editions, 1983, 1-7.
- GREENLEAF J.E. "Blood electrolytes and exercise in relation to temperature regulation in man. In: The Pharmacology of the Thermoregulation". Schönbaum E. and Lomax P. (eds) S. Karger, pp. 72-84, 1973.
- HAYNES P.F., VOSS J.L., HEATH R.B., RICH L.J. "Physiologic adaptation in initial race training". *Proc. Am. Assoc. Eq. Pract.*, **20**, 217-227.
- HENCKEL P. "Training and growth induced changes in the middle gluteal muscle of young standardbred trotters". *Eq. Vet. J.*, 1983, **15**, 134-140.
- HOLMES J.R. "A superb transport system: the circulation". *Eq. Vet. J.*, 1982, **14**, 267-276.
- HORNICKE H., VON ENGELHARDT W., EHRLEIN H.J. *Dtsch. Tierärztl. Wochenschr.*, 1967, **74**, 515-519.
- HORNICKE H., VON ENGELHARDT W., EHRLEIN H.J. "Effect of exercise on systemic blood pressure and heart rate in horses". *Pflügers Arch.*, 1977, **372**, 95-99.
- HORNICKE H., MEIXNER R., POLLMAN V. "Respiration in exercising horses". In: Snow D.H., Persson S.G.B., Rose R.J. (eds): *Eq. Ex. Physiol.*, Cambridge, England, Granta Editions. 7-16, 1983.
- HOYT D.F., TAYLOR L.R. "Gait and energetics of locomotion in horses". *Nature*, 1981, **292**, 239-240.
- HUGUET J.M., BRAUN J.P., BENARD P., BURGAT-SACAZE V., RICO A.G. "Semilogie de la forme du cheval de sport dans les courses de vitesse". *Rec. Med. Vet.*, 1981, **157** (4), 331-337.
- JOHNSON J.H., GARNER H.E., HUTCHESON D.P. "Ultrasonic measurement of arterial blood pressure in conditioned thoroughbreds". *Eq. Vet. J.*, 1976, **8**, 55-57.
- KOVAR J. "Odvození a využití nového fysiologického kritéria pro hodnocení výkonnosti kapacity koi". *Vet. Medicina*, 1982, **27**, 81-85.
- KRZYWANIEK H., WITTKE G. *Int. Z. Angew. Physiol. Einschl. Arbeitsphysiol.*, 1970, **28**, 228-238.

- KRZYWANIEK H., SCHULZE A., WITTKE G. *Int. Z. Angew. Physiol. Einschl. Arbeitsphysiol.*, 1973, **31**, 127-139.
- LINDHOLM A., SALTIN G. "The physiological and biochemical response of standardbred horses to exercise of varying speed and duration". *Acta Vet. Scand.*, 1974, **15**, 310-324.
- LITTLEJOHN A., KRUGER J.M., BOWLES F. "Exercises studies in horses. 2. The cardiac response to exercise in normal horses and in horses with chronic obstructive pulmonary disease". *Eq. Vet. J.*, 1977, **9**, 75-83.
- MARSLAND W.P. "Heart rate response to submaximal exercise in the standardbred horse". *J. Appl. Physiol.*, 1968, **24**, 98-101.
- MASLOBOJEV A.J. "Einige Elektrokardiographische Ergebnisse von Traber-Pferden während des Trainings". *Fiziol. Osnovy. Elektrokard. Zuvotmisch. Nauka M.L.* 1965, 46-50.
- MAC MIKEN D.F. "An energetic basis of equine performance". *Eq. Vet. J.*, 1983, **15** (2), 123-133.
- MEIXNER R., HORNICKE H., EHRLEIN H.J. "Oxygen consumption, pulmonary ventilation and heart rate of riding horses during walk, trot and gallop". In: *Biotelemetry VI*, Sansen W., (ed.) Leuven, 1984, 125-128.
- MILNE D.W., GABEL A.A., MUIR W.V., SKARDART R.T. "Effect of training on heart rate, cardiac output, and lactic acid in standardbred horses, using a standardized exercise test". *J. Eq. Med. Surg.*, **1**, 131-135.
- PARKS C.M. "Exercise in ponies: a study of blood flow, coronary vasodilator reserve, regional distribution of cardiac output and effects of heart rate on coronary flow". Ph. D. Thesis. Urbana, University of Illinois, 1982.
- PARKS C.M., MANOHAR M. "Transmural distribution of myocardial blood flow during graded treadmill exercise in ponies". In: Snow D.H., Persson S.G.B. and Rose R.J. (eds): *Eq. Ex. Physiol.*, Cambridge, England, Granta editions, 1983a, 105-120.
- PARKS C.M., MANOHAR M. "Transmural coronary vasodilator reserve and flow distribution during severe exercise in ponies". *J. Appl. Physiol.*, 1983b, **54**, 1647-1652.
- PARKS C.M., MANOHAR M. "Distribution of blood flow during moderate and strenuous exercise in ponies (*Equus caballus*)". *Am. J. Vet. Res.*, 1983c, **44**, 1861-1866.
- PERSSON S.G.B. "On blood volume and working capacity in horses". *Acta Vet. Scand. (suppl.)*, 1967, **19**, 1-189.
- PERSSON S.G.B., LYDIN G. "Circulatory effects of splenectomy in the horse. III. Effect on pulse-work relationship". *Zentralbl. Veterinärmed. Reihe A*, 1973, **20**, 521-530.
- PERSSON S.G.B., ULLBERG L.E. "Blood volume in relation to exercise tolerance in trotters". *J. S.A.Afr. Vet. Ass.*, 1974, **45** (4), 293-299.
- PERSSON S.G.B. "Evaluation of exercise tolerance and fitness in the performance horse". *Eq. Ex. Physiol.*, 1983, 441-445.
- PERSSON S.G.B., ESSEN-GUSTAVSSON B., LINDHOLM A., MAC MIKEN D., THORNTON J.R. "Cardiorespiratory and metabolic effect of training of standardbred yearlings". In: Snow D.H., Persson S.G.B. and Rose R.J. (eds): *Eq. Ex. Physiol.*, Cambridge, England, Granta editions, 1983, 458-469.
- PHYSICK-SHEARD B.V. "Cardiovascular response to exercise and training in the horse". In: *The Vet. Clinics of North America: Equine Practice.*, 1985, **1** (2), 383-417.
- ROBINSON N.E. "Respiratory adaptations to exercise". In: *The Vet. Clinics of North America: Equine Practice.*, **1** (3), 497-512.
- RODICK A.V., RUSSELL M.A., LAWRENCE L.M. "The effect of training and intensity of exercise on heart rate and blood metabolites in the horse". *J. Anim. Sci. (suppl. 1)*, 1982, **55**, 384-385.
- ROSE R.J., ALLEN J.R., BROCK K.A. "Effects of clenbutérol hydrochloride on certain respiratory and cardiovascular parameters in horses performing treadmill exercise". *Res. Vet. Sci.*, 1983, **35**, 301-305.
- ROSE R.J. "An evaluation of heart rate and respiratory rate recovery for assessment of fitness during endurance rides". In: Snow D.H., Persson S.G.B., Rose R.J. (eds): *Eq. Ex. Physiol.*, Cambridge, England, Granta Editions, 1983, 7-16.
- ROWELL L.B. "Human cardiovascular adjustments to exercise and thermal stress". *Physiol. Rev.*, 1974, **54**, 75-159.
- SALTIN B. "Oxygen transport by the circulatory system during exercise in man". In: Keul J. (ed). *Limiting factors of physical performance*. Stuttgart, West Germany, Thieme, 1973.

- SCHEUER J., TIPTON C.M. "Cardiovascular adaptations to physical training". *Ann. Rev. Physiol.*, 1977, **39**, 221-251.
- SEXTON W.L. "Effects of training and propranolol on the physiological responses to exercise in the pony". Dissertation Abstracts International, B. 1985, **46** (6), 1835-1836.
- SKARDA R.T., MUIR W.W., MILNE D.W. "Effects of training on resting and postexercise ECG in standardbred horses, using a standardized exercise test". *Am. J. Vet. Res.*, 1976, **37**, 1485-1488.
- STEWART G.A. "Drugs, performance and responses to exercise in the race horse". 1. Physiological observations on the cardiac and respiratory responses. *Aust. Vet. J.*, 1972, **48**, 537-543.
- THOMAS D.P., FREGIN G.F., GERBER N.H., AILES N.B. "Cardiorespiratory adjustments to tethered swimming in the horse". *Pflugers Arch.*, 1980, **385**, 65-70.
- THOMAS D.P., FREGIN G.F. "Cardiorespiratory and metabolic responses to treadmill exercise in the horse". *J. Appl. Physiol.*, 1981, **50**, 864-868.
- THOMAS D.P., FREGIN G.F., GERBER N.H. "Effects of training on cardio-respiratory function in the horse" *Am. J. Physiol.* 1983, **245**, R160-R165.
- THORNTON J., ESSEN-GUSTAVSSON B., LINDHOLM A., MAC MIKEN D., PERSSON S. "Effects of training and detraining on oxygen uptake, cardiac output, blood gas tension, pH and lactate concentration during and after exercise in the horse". In: Snow D.H., Persson S.G.B. and Rose R.J. (eds): *Eq. Ex. Physiol.*, Cambridge, England, Granta editions, 1983, 470-486.
- WAGNER P.D., LARAVUSO R.B., GOLDZIMMER E. "Distribution of ventilation perfusion ratios in dogs with normal and abnormal lungs". *J. Appl. Physiol.*, 1975, **38**, 1099-1109.
- WAUGH S.L., FREGIN G.F., THOMAS D.P. "Electromagnetic measurement of cardiac output during exercise in the horse". *Am. J. Vet. Res.*, 1980, **41**, 812-815.
- WEIBEL E.R., TAYLOR C.R., GEHR P. "Design of the mammalian respiratory system - IX - functional and structural limits for oxygen flow". *Resp. Physiol.*, 1981, **44**, 151-164.
- WILSON R.G., ISLER R.B., THORNTON J.R. "Heart rate, lactic acid production and speed during a standardized exercise test in standardbred horses". In: Snow D.H., Persson S.G.B. and Rose R.J. (eds): *Eq. Ex. Physiol.*, Cambridge, England, Granta editions, 1983, 487-496.
- WITTKE G., BAYER A. "Die Herzschlagfrequenz von Pferden bei Vielseitigkeit-sprufungen". *Berl. Munch. Tierarztl. Wochenschr.*, 1968, **81**, 389-392.
- WYATT H.L., MITCHELL J.H. *Circ. Res.*, 1974, **35**, 883-889, 1974.