

INFLUENCIA DEL CALOR AMBIENTAL EN UN TEST INCREMENTAL DE UMBRAL DE LACTATO

Mora Rodríguez, R.

Aguado Jiménez R.

Navarro Valdivieso, F.

*Facultad de CC. De la Actividad Física y Deporte
Universidad de Castilla-La Mancha*

RESUMEN

Ocho estudiantes de educación física sanos, activos y acostumbrados al ejercicio prolongado (VO_{2max} : 57 ± 4 ml/kg/min) completaron 2 test de cargas incrementales hasta el umbral de lactato ($4,6 \pm 0,8$ mmoles) en un cicloergómetro. Los participantes completaron 5 cargas de trabajo incrementales en el CALOR ($39 \pm 1^\circ$ C; $27 \pm 3\%$ de humedad relativa) y las mismas cargas en NEUTRAL ($21 \pm 2^\circ$ C; $43 \pm 4\%$ de humedad relativa) descansando entre pruebas al menos 45 min. El incremento en la frecuencia cardíaca y ventilación pulmonar en el CALOR fue respectivamente 8 latidos/min y 6 litros/min más altos que en NEUTRAL en la última carga de ejercicio (225 vatios; $p < 0,05$). La concentración de lactato sanguíneo también era un 30% mayor en el CALOR que en NEUTRAL a 225 vatios ($4,6 \pm 1,0$ vs $3,5 \pm 0,6$; respectivamente $p < 0,05$). Los participantes percibieron el esfuerzo como más duro durante el CALOR que en NEUTRAL ($15,2 \pm 0,6$ vs $13,5 \pm 0,6$; escala de Borg; $p < 0,05$). Estos resultados indican, que recomendaciones sobre el entrenamiento basadas en valores de lactato y frecuencia cardíaca obtenidos en un test de umbral de lactato en CALOR infravalorarían las cargas de trabajo a realizar.

PALABRAS CLAVE

Umbral de Lactato, Termoneutral, Calor.

1 INTRODUCCION

La carga de trabajo que produce el umbral de lactato y la frecuencia cardíaca en ese umbral de lactato son valores que entrenadores utilizan para recomendar intensidades de entrenamiento y valorar las adaptaciones del deportista a estos entrenamientos. Estas valoraciones se realizan 3-4 veces al año, a veces en condiciones ambientales diferentes. Los efectos de la temperatura ambiente elevada (que se da en el verano en nuestro país) en los tests de umbral de lactato no han sido estudiados con detalle. Smolander y cols., (9) publicaron un estudio en el cual se sugería que el calor (40° C) no tienen efecto sobre los niveles de lactato finales en un test incremental. Sin embargo, trabajos posteriores durante ejercicio prolongado sugieren que el estrés producido por el calor incrementa el uso del glucógeno muscular (5) y el nivel de lactato sanguíneo, debido a un incremento en las concentraciones de adrenalina (3); (7). Por lo tanto, la pregunta del posible efecto del calor en los tests incrementales de umbral de lactato continúa sin resolverse.

A partir de 20 min de ejercicio en el calor ($>33^{\circ}\text{C}$) se detectan incrementos en la sudoración y la temperatura interna del deportista (6). La deshidratación e hipertermia son estreses que combinados estimulan un aumento en los niveles de adrenalina sanguínea (7) y como consecuencia aumenta la glucogenólisis y los niveles de lactato sanguíneo. Los protocolos que se usan para la medición del umbral de lactato duran menos de 20 min de ejercicio y en esta situación no se produce suficiente deshidratación o hipertermia, que son estímulos para incrementar la producción de lactato. Por otro lado, puede ser que simplemente el calor ambiental sea un estrés para aumentar la glucogenólisis y producción del lactato independientemente de la deshidratación e hipertermia. En consecuencia, este estudio se llevó a cabo para determinar el efecto del calor en las respuestas de lactato sanguíneo y frecuencia cardíaca en un test de umbral de lactato (< 30 min de duración).

2 MÉTODOS

Sujetos. Ocho hombres activos fueron invitados a participar en este experimento. Los sujetos eran estudiantes de educación física activos y acostumbrados al ejercicio continuado de pedaleo en bicicleta. Los participantes tenían una media \pm (DS) de 22 ± 5 años de edad, 71 ± 8 kg, de peso, 176 ± 6 cm de altura, 189 ± 11 lat/min, de frecuencia cardíaca máxima, y 57 ± 4 ml/kg/min de consumo máximo de oxígeno ($\text{VO}_{2\text{max}}$). Los participantes firmaron una hoja de consentimiento, donde se les informaba detalladamente de los procedimientos experimentales y del derecho de terminar la participación en el estudio en cualquier momento, sin perjuicio de sus relaciones con la Universidad de Castilla-La Mancha.

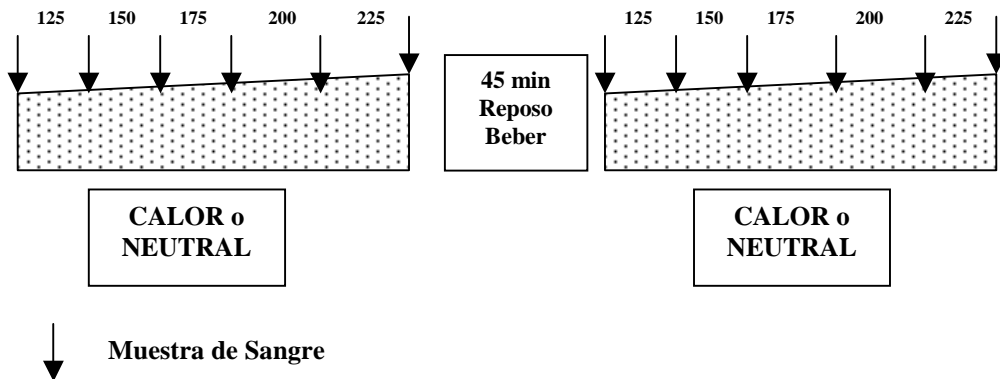
Tests Preliminares. Al menos 3 días antes del experimento se midió en cada uno de los participantes el umbral de lactato y el $\text{VO}_{2\text{max}}$ usando un protocolo incremental en un cicloergómetro electrónico con control de carga independiente de las revoluciones de pedaleo (Seca Cardiotest 100). Durante las primeras 5 cargas de ejercicio se incrementó la carga 25 vatios cada 4 minutos y se recogió sangre del dedo (mediante punción de la piel) al final de cada uno de estos estadios de trabajo. El lactato en la sangre recogida fue inmediatamente analizado en un analizador de lactato (YSI-1500 Sport) y con los valores obtenidos se calculó el umbral de lactato basándose en el método de Coyle y cols (2). Una vez completados estos 5 estadios submáximos, la carga se incremento 25 vatios cada 1 minuto hasta la extenuación para lograr una medida de $\text{VO}_{2\text{max}}$. Se convino que el test era máximo, si el participante alcanzaba la frecuencia cardíaca máxima, cuando el cociente de $\text{VCO}_2 / \text{VO}_2$ superaba el valor de 1,1 y si el VO_2 no aumentaba a pesar de incrementos en la carga de trabajo. Dado que los sujetos estaban entrenados se pudo realizar los dos tests (Umbral de lactato y $\text{VO}_{2\text{max}}$) en la misma sesión.

Diseño Experimental. Los participantes pedalearon en el cicloergómetro (Seca Cardiotest 100) realizando un protocolo incremental de 5 cargas de trabajo a 125, 150, 175, 200, y 225 vatios, con 4 minutos de duración en cada carga y sin descanso entre cargas. El objetivo era que la última carga de trabajo (225 vatios) fuera una carga igual o ligeramente superior que la carga de umbral de lactato calculada en el test preliminar. Dada la homogeneidad en la forma física en el grupo de participantes, el protocolo de cargas usado fue el mismo para todos, pues 225 vatios resultaba en concentraciones de lactato similares ($\pm 4\%$) a las de su umbral de lactato.

Cada participante realizó el protocolo incremental de trabajo (20 minutos de trabajo en total) en dos ocasiones en el mismo día. En una condición el participante lo realizó en condiciones de temperatura neutral ($21\pm 2^{\circ}\text{C}$; $43\pm 4\%$ de humedad relativa, con ventilación continua; NEUTRAL) y en otra en una situación de calor controlado dentro de una cámara climática ($39\pm 1^{\circ}\text{C}$; $27\pm 3\%$ de humedad relativa, con ventilación continua; CALOR). La secuencia de ejercicio fue aleatoria para

compensar los posibles efectos del orden de las pruebas (NEUTRAL-CALOR o CALOR-NEUTRAL) en las variables dependientes medidas. Entre las condiciones NEUTRAL y CALOR, los participantes descansaron al menos 45 minutos en una temperatura ambiente de 21° C. Durante este tiempo los participantes bebieron un volumen de agua igual al peso perdido para asegurarnos que comenzaban cada prueba con el mismo nivel de hidratación.

Figura 1



Procedimiento Experimental. El participante llegó al laboratorio al menos 90 minutos después de la ingesta de la última comida. El participante se vistió con pantalones de ciclista y procedió a pesarse en una escala electrónica con discriminación de 100 gr (Seca 780). Al participante se le colocó un transmisor de frecuencia cardíaca en el pecho (Polar Accurex) y se procedió a canularle la vena antecubital del brazo derecho (cánula intravenosa, Ohmeda) siguiendo procedimientos estériles, realizado por personal médico autorizado. La cánula se mantuvo patente durante toda la prueba mediante enjuagues con suero salino fisiológico estéril (0.9% NaCl; Grifols). Después de 15 min de descanso sentado, el participante se subió al cicloergómetro y se le colocó una mascarilla que cubría nariz y boca para recoger el aire espirado durante el ejercicio. Antes de comenzar el ejercicio se recogió una muestra de sangre venosa para el análisis de la concentración de lactato en reposo usando un analizador de lactato (YSI-1500 Sport). El analizador de lactato fue calibrado en varias ocasiones usando estándares de concentración 5 y 15 mmol/L (YSI).

La ventilación pulmonar (V_e), y el consumo de oxígeno (VO_2) se midieron usando un sistema telemétrico y portátil de análisis de gases (Cosmed k4 b²) que fue calibrado antes y después del test con un tanque presurizado que contenía una concentración conocida de oxígeno (16, % O_2) y dióxido de carbono (5,17% CO_2). Durante el ejercicio, continuamente se almacenaron en un ordenador la frecuencia cardíaca (FCd), ventilación (V_e), consumo de oxígeno (VO_2) para su posterior análisis. También, se recogieron muestras de sangre (una en cada estadio) que se analizaron inmediatamente en el analizador de lactato (YSI-1500 Sport). En el último estadio del ejercicio se le pidió al participante que estimara numéricamente su sensación de esfuerzo general usando la escala de Borg (1). Una vez concluido el 5° estadio de carga de trabajo (225 vatios) el participante dejó de pedalear. Después de 12 minutos de recogida de muestras post-ejercicio, el participante desmontó del cicloergómetro y se volvió a pesar con solo los pantalones de ciclista. El participante bebió tanta agua como peso perdido. Después de al menos

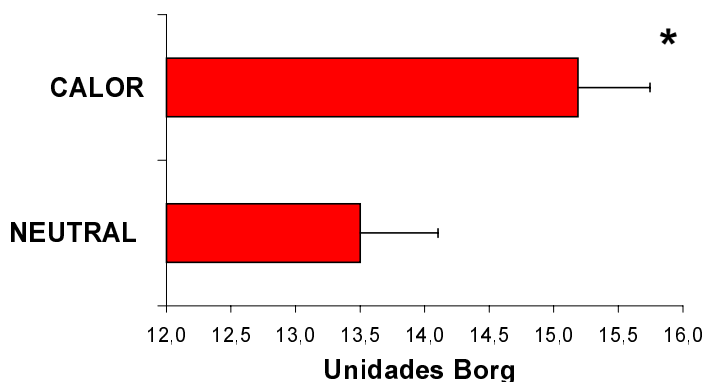
45 min de descanso se volvió a repetir todo el procedimiento en la condición ambiental restante (NEUTRAL o CALOR). Una vez completado el experimento se extrajo la cánula venosa y se presionó sobre la incisión con una gasa estéril durante al menos 10 min para evitar el posible hematoma. Una vez realizado estos procedimientos se aplicó una tirita sobre la incisión y se despidió al participante.

Análisis Estadístico. Los datos fueron analizados usando el software SPSS (v 9.0) realizando un análisis de modelo lineal general (ANOVA con dos factores; tratamiento y tiempo) con medidas repetidas en un modelo intra-sujeto. Los tiempos específicos donde había diferencias entre tratamientos fueron identificados usando contrastes calculados con medidas repetidas univariadas. El nivel de significancia estadística se marcó en $P < 0.05$. Los resultados se presentan como $\text{media} \pm \text{SEM}$ (error estándar de la media).

3 RESULTADOS

Figura 2

Esfuerzo Percibido

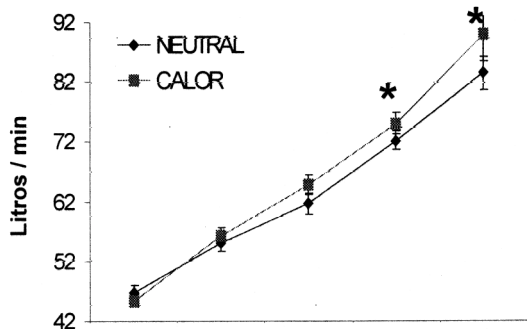


Nivel de Hidratación y Percepción del Esfuerzo. A pesar de los 17 °C de diferencia en temperatura entre la condición NEUTRAL y CALOR (21 ± 2 vs 39 ± 1 °C; $p < 0,05$) los participantes perdieron la misma cantidad de peso corporal en las dos condiciones (0,4 kg). Esta pérdida de peso es consecuencia de la pérdida de líquido corporal a través del sudor y representaba un 0,5% del peso corporal inicial (0,5% deshidratación). La similitud en la deshidratación entre CALOR y NEUTRAL es probablemente debida a la corta duración del ejercicio (20 minutos) ya que se requieren al menos 12 minutos de ejercicio para que la tasa de sudoración se eleve sensiblemente sobre los valores de reposo (6). Sin embargo, el efecto del CALOR fue notable en cuanto al esfuerzo percibido. Los participantes percibieron que el esfuerzo para realizar la última carga del ejercicio era mayor en el CALOR que en NEUTRAL ($15,2 \pm 0,6$ vs $13,5 \pm 0,6$ respectivamente, unidades de la escala de Borg; $p < 0.05$).

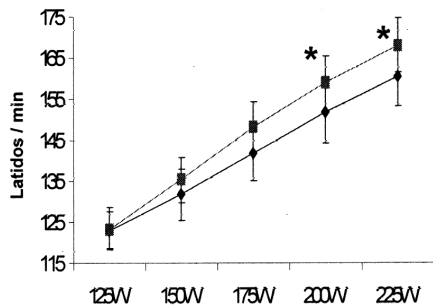
Frecuencia Cardíaca, Ventilación y Consumo de Oxígeno. Durante las primeras 3 cargas de trabajo (125, 150 y 175 vatios) no se apreciaron diferencias significativas en la frecuencia cardíaca (FCd), ventilación pulmonar (Ve) o consumo de oxígeno (VO_2) entre el CALOR y NEUTRAL. Sin embargo, la FCd y la Ve aumentaron progresivamente más en el CALOR que en NEUTRAL, siendo significativamente mayores en las cargas más altas (200 y 225 vatios). En el CALOR, Ve

durante 200 y 225 vatios fue 3 y 6 litros por minuto mayor que durante NEUTRAL (4 y 8% de incremento respectivamente; $p < 0.05$). En el CALOR la FCd se incremento 7 y 8 latidos en la carga de 200 y 225 vatios, respectivamente, lo cual correspondía a un 5% de incremento en comparación a NEUTRAL ($p < 0.05$). Sin embargo, el VO_2 , se incrementó con el CALOR solamente 0,08-0,14 l/min, lo que no era significativamente mayor que los valores de NEUTRAL.

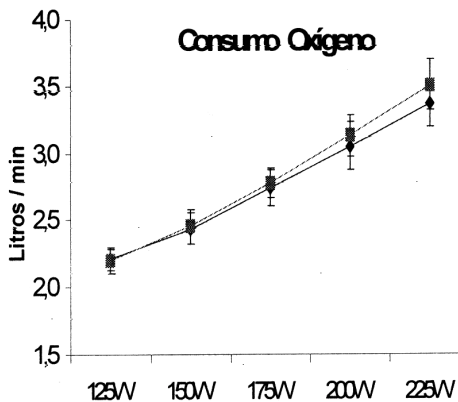
Ventilacion Pulmonar



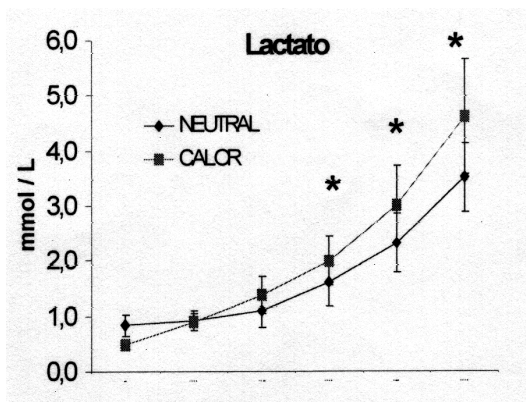
Frecuencia Cardiaca



Consumo Oxígeno



Niveles de Lactato. Los niveles de lactato en sangre venosa eran similares durante el reposo y las cargas de trabajo iniciales (125 y 150 vatios). Sin embargo, los niveles de lactato fueron progresivamente mayores en el CALOR en comparación a NEUTRAL, siendo significativamente mayores, a medida que se aumentaba las cargas de trabajo (175, 200 y 225 vatios; $p < 0.05$). Durante el ejercicio las diferencias fueron máximas en la carga de 225 vatios ($1,1 \text{ mmol/L}$; $p < 0,05$) con niveles de $3,5 \pm 0,6$ en NEUTRAL y de $4,6 \pm 1 \text{ mmol/L}$ en CALOR. Esta elevación de más de 1 mmol/L que se obtuvo durante la última carga de ejercicio en el CALOR se mantuvo durante los 12 minutos de recuperación siendo los niveles de lactato durante la recuperación estadísticamente más altos en CALOR que en NEUTRAL durante los minutos 1, 3, 5, y 7 después del ejercicio ($p < 0,05$).



4 DISCUSIÓN

El hallazgo más importante de este experimento es que el CALOR afecta los resultados en un test de cargas incrementales hasta el umbral de lactato. En la carga de trabajo de umbral de lactato (225 vatios), el CALOR ($39 \pm 1^\circ \text{C}$) incrementa la ventilación un 8% (6,5 litros/min), la frecuencia cardiaca un 5% (8 latidos/min), y la concentración de lactato sanguíneo un 30% (1,1 mmol/L) en comparación a una condición ambiental NEUTRAL ($21 \pm 2^\circ \text{C}$). Otros investigadores han demostrado que el ejercicio prolongado en el CALOR resulta en deshidratación e incremento en el ritmo de glucógenolisis, y en la producción de lactato (5). Sin embargo, hasta ahora, no se había mostrado que el CALOR afecta los niveles de lactato y la FCd en un test corto (< 30 min) e incremental como es un test de umbral de lactato.

Los resultados de este experimento indican que en deportistas no aclimatados al calor, debemos esperar un incremento en los niveles de lactato (hasta un 30%), y FCd (hasta un 5%) cuando trabajan a cargas de umbral de lactato, si realizamos ejercicio durante días de CALOR (verano; $38\text{--}39^\circ \text{C}$). Por lo tanto los tests de lactato realizados en los primeros días del verano (sin aclimatación), han de ser interpretados con cautela cuando se recomiendan cargas de trabajo o se usan para valorar las adaptaciones al entrenamiento. Un test de umbral realizado durante los primeros días de CALOR podría indicar que ha habido una pérdida de la capacidad de resistencia basado la reducción en el umbral de lactato y la elevación en la frecuencia cardiaca. Sin embargo, sabemos que esto es simplemente un efecto del CALOR, pues las condiciones musculares (enzimas aeróbicas y anaeróbicas, capilares, tipo de fibra muscular, etc.) y cardiovasculares de nuestros participantes no cambiaron entre NEUTRAL y CALOR pues éstos test se realizaron con 45 min de diferencia.

Una infravaloración de las cargas de trabajo de un 30% resultaría de la interpretación de los resultados de los niveles de lactato en el CALOR. Las recomendaciones de intensidad de ejercicio basadas en FCd también estarían infravaloradas. En nuestros participantes la FCr en la carga de umbral de lactato subió con el CALOR de 160 a 168 latidos por minuto lo cual correspondía a un incremento del 77% al 84% de la frecuencia cardiaca de reserva. No está claro que todo el incremento en los niveles de lactato a 225 vatios en el CALOR (1,1 mmol/L) se deba a un incremento en glucólisis y no a una reducción en el ritmo de aclaramiento del lactato por otros órganos (hígado, corazón, músculo inactivo) debido a efectos del calor ambiental. De ser así, reducir las cargas de trabajo hasta el nuevo nivel de lactato por ejemplo de 3 mmoles (225 a 200

váticos), podría dar como resultado la pérdida de la sobrecarga necesaria para entrenar el sistema anaeróbico. Por supuesto, esta reducción en la carga de trabajo disminuiría el trabajo aeróbico, pues el CALOR no aumenta en consumo de oxígeno significativamente y por lo tanto la reducción en carga de trabajo reduciría la cantidad de oxígeno consumido durante el ejercicio.

Se podría argumentar que las concentraciones de lactato y FCd alcanzadas en CALOR a la carga de trabajo que producía el umbral de lactato en NEUTRAL (esto es, 225 vatios) son la nueva FCd y lactato por los cuales deberíamos guiarnos para aconsejar cargas de trabajo en entrenamientos en CALOR. Sin embargo, siguiendo este razonamiento podríamos estar sobrecargando el sistema anaeróbico-láctico, puesto que la producción de lactato sería grande lo que conduciría a la fatiga temprana de nuestros deportistas. La única ventaja de seguir recomendando entrenamiento a la misma carga, a pesar de una mayor frecuencia cardíaca y acumulación de lactato, sería que seguiríamos entrenando el componente aeróbico al mismo nivel que en NEUTRAL pues el VO_2 era la única variable que no se ve afectada por el CALOR.

En 1986, Smolander y cols realizaron dos tests incrementales hasta la extenuación en 8 sujetos no aclimatados comparando la condición termoneutral (25°C) y la de calor (40°C). Estos investigadores no encontraron diferencias en las concentraciones de lactato medidas en sangre del dedo en la carga más alta de trabajo. Basándose en este experimento, se ha sugerido que el calor no tienen efecto sobre los resultados de un test de umbral de lactato. Smolander y cols (9) midieron el lactato en la circulación cutánea (mediante punción en el dedo) solamente durante las cargas de trabajo más intensas. Este mismo grupo ha demostrado que altas intensidades de ejercicio producen una vasoconstricción en la circulación cutánea (10). Esta vasoconstricción cutánea puede haber prevenido que el lactato producido en los músculos durante el ejercicio alcance la circulación cutánea. Por lo tanto, valores más altos de lactato en el calor podrían haber sido detectados de haber usado otro procedimiento de toma de muestras de sangre.

En el presente experimento, hemos medido las concentraciones de lactato durante todos los estadios de un test incremental y hemos extraído sangre de una cánula insertada en una vena grande del brazo (antecubital) para evitar estos posibles efectos de vasoconstricción en la circulación cutánea con el aumento de las cargas. Claramente, nosotros detectamos mayores concentraciones de lactato en el CALOR, sobre todo en las cargas cercanas al umbral de lactato. Estas mayores concentraciones pueden estar producidas por un incremento en los niveles de adrenalina para la misma carga de trabajo en respuesta al estrés que supone el ejercicio en el calor. Los mayores niveles de adrenalina estimulan la glucogenólisis muscular con el consiguiente aumento en la producción de lactato (7), (3).

Con la aclimatación al calor que sucede con el entrenamiento continuado durante el verano, los incrementos en lactato y frecuencia cardíaca a una carga de trabajo podrían disminuir fruto de esta aclimatación. Sin embargo, la dinámica de esta reducción con la aclimatación puede ser distinta según las variables que midamos. La componente cardiovascular (FCd) puede adaptarse al calor más rápidamente como consecuencia de la expansión del volumen plasmático que tiene lugar durante las primeras sesiones de entrenamiento en el calor (8). Sin embargo, las adaptaciones metabólicas (reducción en la activación de la glucólisis por la hormona adrenalina) podrían llevar mas tiempo. Experimentos donde se midan los efectos de la aclimatación al calor en la evolución de los niveles de lactato y FCd durante el ejercicio son necesarios.

El incremento del metabolismo anaeróbico (glucólisis y producción de lactato) que sugiere los incrementos en los niveles de lactato con el CALOR no fue debido a la deshidratación ya que la pérdida de fluido por sudoración fue similar en CALOR y NEUTRAL (deshidratación 0,5% del peso corporal). En sujetos aclimatados al calor se requieren al menos 20 min de ejercicio para que se incremente la sudoración y la temperatura corporal interna (6), duración que no se alcanzó en este test (20 minutos). Por lo tanto, nuestros participantes respondieron al estrés del CALOR con un aumento en los niveles de lactato, a pesar de que el tiempo de ejercicio no fue

suficiente para deshidratarse o para incrementar la temperatura interna (no medido en este experimento). Recientemente, se ha observado que los incrementos en adrenalina que estimulan la glucogenólisis en el calor se deben a un aumento en la temperatura muscular (4), (5). Los resultados de este experimento sugieren que otro mecanismo de estimulación de la glucogenólisis en deportistas no aclimatados pudiera ser a través de un incremento en la temperatura de la piel, pues no creemos que en un protocolo tan corto como el presente hubiese diferencias en la temperatura interna o muscular.

En conclusión, deportistas no aclimatados al calor tienen un nivel más alto de lactato y frecuencia cardiaca cuando realizan ejercicio en el CALOR ($39\pm 1^\circ\text{C}$), en comparación al mismo ejercicio en temperatura NEUTRAL ($21\pm 2^\circ\text{C}$). Aunque se conocía que el ejercicio prolongado en el CALOR incrementa la producción de lactato por los músculos, el experimento presente revela que el CALOR también eleva los niveles de lactato durante un test corto (20 min) incremental de umbral de lactato. Recomendaciones sobre entrenamiento basadas en valores obtenidos en un test de umbral de lactato en CALOR infravalorarían las cargas de trabajo. Valoraciones de las adaptaciones al entrenamiento basadas en un test de umbral de lactato en CALOR infravaloran las adaptaciones conseguidas. Por lo tanto, hay que tener en cuenta el factor CALOR en las determinaciones de umbral de lactato.

5 REFERENCIAS

- Borg, G. *Simple rating methods for estimation of perceived exercise*. New York: Pergamon, 1975.
- Coyle E.F., W. H. M., A.A. Ehsani, J.M. Hagberg, S.A. Bloomfield, D.R. Sinacore, and J.O. Holloszy. Blood lactate threshold in some well-trained ischemic heart disease patients. *J. Appl. Physiol.* 54: 18-23, 1983.
- Febbraio, M. A., D.L. Lambert, R. L. Starkie, J. Proietto and M. Hargreaves. Effects of epinephrine on muscle glycogenolysis during exercise in trained men. *J. Appl. Physiol.* 84: 465-470, 1998.
- Febbraio, M. A., M.F. Carey, R.J. Snow, C.G. Stathis y M. Hargreaves. Influence of elevated muscle temperature on metabolism during intense, dynamic exercise. *Am. J. Physiol.* 271: 251-255, 1996.
- González-Alonso, J., J. A. L. Calbet, and B. Nielsen. Metabolic and thermodynamic responses to dehydration-induced reductions in muscle blood flow in exercising humans. *J. Physiol. (Lond.)* 520: 577-589, 1999.
- Montain, S. J., and E.F. Coyle. The influence of graded dehydration on hyperthermia and cardiovascular drift during exercise. *J. Appl. Physiol.* 73: 1340-1350, 1992.
- Mora-Rodríguez, R., J. González-Alonso, P.R. Below, and E.F. Coyle. Plasma catecholamines and hyperglycemia influence thermoregulation during prolonged exercise in the heat. *J. Physiol.(Lond.)* 491: 529-540, 1996.
- Nielsen, B., J.R. Hales, S. Strange, N.J. Christensen, J. Warberg, and B. Saltin. Human circulatory and thermoregulatory adaptations with heat acclimation and exercise in a hot, dry environment. *J. Physiol. (Lond.)* 460: 467-485, 1993.
- Smolander, J., P. Kolari, O. Korhonen, and P. Ilmarinen. Aerobic and anaerobic responses to incremental exercise in a thermoneutral and a hot dry environment. *Acta Physiol. Scand.* 128: 15-21, 1986.
- Smolander, J., P. Kolari, O. Korhonen, y R. Ilmarinen. Skin blood flow during incremental exercise in a thermoneutral and a hot dry environment. *Eur. J. Appl. Physiol.* 56: 273-280, 1987.