

Bestimmung der Intensität mit der höchsten Fettverbrennung – Theoretische Grundlagen und praktische Konsequenzen

Determination of the intensity of the highest fat oxidation – theory and practice

Knechtle B¹, Bircher S²

Gesundheitszentrum St. Gallen (Dr. med. St. Schindler)¹
School of Health Sciences, University of South Australia²

Zusammenfassung

Knechtle B, Bircher S. Bestimmung der Intensität mit der höchsten Fettverbrennung – Theoretische Grundlagen und praktische Konsequenzen. *Klinische Sportmedizin /Clinical Sports Medicine-Germany (KCS) 2005, 6(2): 39-45.*

Zahlreiche Laborstudien haben in den letzten 10 Jahren versucht, die Intensität der höchsten Fettoxidation anhand von indirekter Kalorimetrie zu bestimmen. Die gefundenen Intensitäten schwanken je nach Anzahl Probanden, Trainingszustand, Belastungsart und Geschlecht zwischen 48 % $\dot{V}O_2\max$ bis 75 % $\dot{V}O_2\max$. In den letzten Jahren wurden Laborstudien durchgeführt mit der Idee, eine Beziehung zwischen der Intensität der höchsten Fettoxidation und den gemessenen Laktatwerten herzustellen. Es zeigt sich, dass die Laktatwerte bei der Intensität der höchsten Fettoxidation zwischen dem Ruhewerte resp. der Laktatschwelle und dem absoluten Wert von etwa 2.5 mmol/l liegen. Aus praktischer Sicht dürfte die Durchführung eines Laktatstufentests mit Bestimmung von Laktatkonzentration und Herzfrequenz bei jeder Belastungsstufe einfacher sein, um den Bereich der höchsten Fettoxidation approximativ für Trainingszwecke anzugeben.

Schlüsselwörter: Fettoxidation, Intensität, Laktat

Abstract

Knechtle B, Bircher S. Determination of the intensity of the highest fat oxidation – theory and practice. *Klinische Sportmedizin /Clinical Sports Medicine-Germany (KCS) 2005, 6(2): 39-45.*

Numerous studies tried to determine the intensity of the highest fat oxidation with indirect calorimetry in the last ten years. The intensity of the highest fat oxidation was estimated between 48 % $\dot{V}O_2\max$ to 75 % $\dot{V}O_2\max$ depending upon number of subjects, fitness level, gender and kind of exercise. In the last few years some studies have tried to find a correlation between the intensity of the highest fat oxidation and the lactate concentration at the intensity. It has been shown that lactate concentration at the intensity of the highest fat oxidation lies between the value at rest or lactate threshold and the absolute value of 2.5 mmol/l. From a practical point of view it seems to be easier to perform a step test with measuring lactate concentration and heart rate at each intensity in order to estimate the intensity of the highest fat oxidation in order to recommend training intensity.

Keywords: fat oxidation, intensity, lactate

Einleitung

Eine Belastung im Bereich der Intensität der höchsten Fettverbrennung dürfte für verschiedene Situationen und verschiedene Personengruppen wie Übergewichtige und Ausdauersportler von Interesse sein. Denn wenn im Bereich der Intensität mit der absolut höchsten Fettverbrennung trainiert wird, sollte am meisten körpereigenes Fett verbrannt werden [3]. Da die Bevölkerung immer schwerer wird [11], dürfte es für Übergewichtige mit dem Ziel der Reduktion des subkutanen Fettgewebes speziell wichtig zu wissen sein, bei welcher Intensität eine Belastung mit dem Ziel der optimalen Fettverbrennung durchgeführt werden sollte [16]. Aber auch für Ausdauerathleten mit dem Ziel der Optimierung des Fettstoffwechsels im Grundlagentraining ist es von Interesse, die In-

tensität mit der optimalen Fettverbrennung zu kennen [16].

Die Energiespeicher im Körper und der Energieverbrauch unter Belastung

Im Körper ist Energie in Form von Fett, Kohlenhydraten sowie Eiweiß gespeichert. Das Fett wird als subkutanen Fettgewebes und als Fett in der Muskulatur (IMCL= intramyocellular lipids), die Kohlenhydrate als Glykogen in Leber und Muskulatur und das Eiweiß in der Muskulatur selber in Form der kontraktile Eiweißen gespeichert (Tabelle 1).

Substrat	Gewicht (g)	Energie (kcal)
Fett		
Fettgewebe	9'000	81'000
Muskeltriglyzeride	400	3'600
Total	9'400	84'600
Kohlenhydrate		
Leberglykogen	90	360
Muskelglykogen	350	1'400
Plasmaglukose	20	80
Total	460	1'840
Eiweiß		
Muskel-Eiweiß *	30'000	120'000
Total	30'000	120'000

Tabelle 1: Körpereigene Energiespeicher, nach [24].

Seit langem ist bekannt, dass die Energie für eine länger dauernde Ausdauerleistung aus der Oxidation von Kohlenhydraten und Fett gewonnen wird [36], wobei Fett gerade bei Belastungen tiefer Intensität über längere Zeit den größeren Anteil an der Energielieferung stellt [12; 13; 20] (Abbildung 1).

Seit Ende der Vierziger Jahre ist bekannt, dass der Verbrauch der gespeicherten Energiesubstrate von der Belastungsdauer [10] sowie der Belastungsintensität abhängig ist [9; 23; 32; 33] (Abbildung 2).

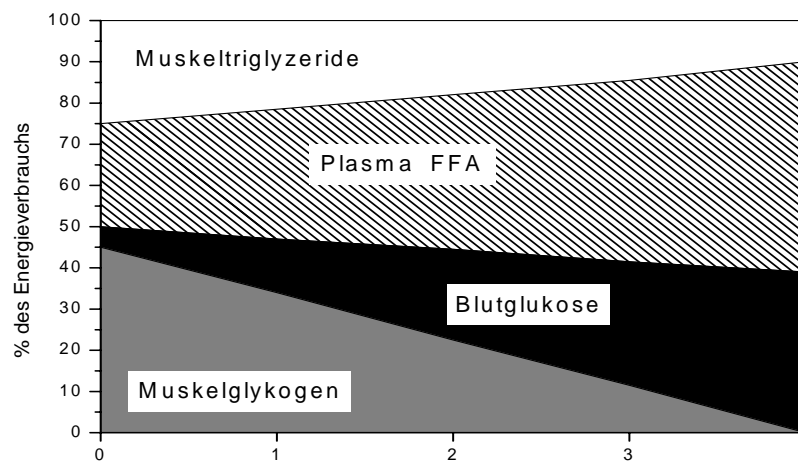


Abbildung 1: Belastungsdauer und Substratverbrauch. Mit zunehmender Belastungsdauer werden die intramuskulären Energiedepots kontinuierlich entleert, so dass diese nach ein paar Stunden (in der Graphik vier Stunden bei 65 % $\dot{V}O_2$ max) Belastung entleert sein werden, nach [10].

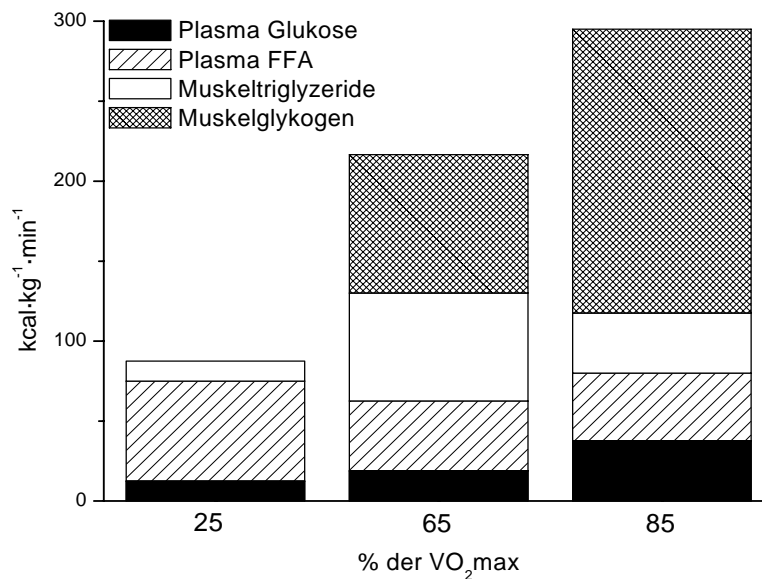


Abbildung 2: Belastungsintensität und Substratverbrauch. Mit zunehmender Belastungsintensität steigt der Kalorienverbrauch an. Er wird über einen vermehrten Abbau der in der Muskulatur gespeicherten energiereichen Substrate gedeckt, nach [32].

Je höher die Intensität, umso mehr Energie wird absolut verbraucht [32; 33]. Der erhöhte Energieverbrauch bei intensiver Belastung wird primär durch den Verbrauch der in der Muskulatur gespeicherten Energie gedeckt, da die Oxidation von Glukose aus dem Abbau des Leberglykogens und der zugeführten Nahrung und die Oxidation von freien Fettsäuren aus dem Abbau von Fettgewebe und aus der zugeführten Nahrung aufgrund von Resorptions- und Transportprozessen durch Membranprozesse limitiert ist [32; 33]. Aufgrund von Membrantransporten liegt eine strukturell bedingte Limitierung des Transports von Kohlenhydraten und Fetten aus dem Blutsystem in die Muskelfaser vor. Das Sarkolemm der Muskelfaser dürfte dabei die limitierende Membran sein [15]. Bei Intensitäten von 40 % $\dot{V}O_2\text{max}$ bis 50 % $\dot{V}O_2\text{max}$ (maximale Sauerstoffaufnahme) können Glukose und Fettsäuren in die Muskelfaser eingeschleust werden, bei höheren Belastungsintensitäten werden primär die intramuskulären Energiedepots genutzt [14; 15].

Muskelglykogen und IMCL werden in Abhängigkeit der Belastungsintensität unterschiedlich verbraucht. Je höher die Intensität, umso mehr wird das Muskelglykogen verbraucht, während der Verbrauch an IMCL zurückgeht [32; 33].

Die Intensität der höchsten Fettverbrennung

Für Kohlenhydrate wie für Fette gibt es im Tierversuch nachgewiesen klar definierte maximale Oxidationsraten. Diese werden auf die Rekrutierung der Muskelfasern, die

für die entsprechende Leistung benötigt werden, zurückgeführt [31]. Bei 85 % des maximalen Sauerstoffverbrauchs ($\dot{M}O_2\text{max}$) liegt die höchste Oxidationsrate für Kohlenhydrate. Bei dieser Intensität liefert das Fett nur noch 19 bis 22 % der benötigten Energie. Die höchste Fettoxidationsrate wird bei 40 % $\dot{M}O_2\text{max}$ erreicht. Bei dieser Intensität liefert das Fett 77 % der benötigten Energie [31]. Beim Menschen wird die Intensität mit der höchsten Fettoxidation mit einem Prozentsatz von $\dot{V}O_2\text{max}$ - also der Sauerstoffaufnahme und nicht des Sauerstoffverbrauches - bestimmt. Eine Belastung im Bereich von 50 % $\dot{V}O_2\text{max}$ bis maximal 75 % $\dot{V}O_2\text{max}$ scheint am idealsten, um am meisten Fett zu verbrennen [1; 4; 19; 32; 33]. Die Intensität mit der höchsten Fettoxidation liegt aufgrund von zahlreichen Laborstudien der letzten Jahre im Bereich zwischen 48 % $\dot{V}O_2\text{max}$ bis 75 % $\dot{V}O_2\text{max}$ (Tabelle 2). Der sehr breite Bereich von 48 % $\dot{V}O_2\text{max}$ bis 75 % $\dot{V}O_2\text{max}$ dürfte auf das Geschlecht [5; 33] und den Trainingszustand der Probanden [6; 7] sowie die Belastungsart [4; 19] zurückzuführen sein. Bei der eher hohen Intensität von 65 % $\dot{V}O_2\text{max}$ bis 75 % $\dot{V}O_2\text{max}$ werden die körpereigenen intramuskulären Substrate innerhalb von wenigen Stunden entleert sein und die Intensität kann nicht mehr aufrechterhalten werden [10] (Abbildung 1). Bei dieser Intensität - entsprechend rund 75 % der maximalen Herzfrequenz (Hf_{max}) - werden etwa 7 mg bis 8 mg Fett pro kg fettfreie Masse [35] resp. 0.5 g bis 0.6 g Fett pro Minute [2] oxidiert. Steigt die Intensität auf 85 % $\dot{V}O_2\text{max}$ bis 90 % $\dot{V}O_2\text{max}$ an - entsprechend etwa 90 % Hf_{max} - sinkt die Fettverbrennung deutlich ab [1; 2; 3; 32; 33].

Belastungsart	Belastungsintensität mit der höchsten Fettverbrennung	Probanden	Quelle
Fahrradergometer	55 % Wmax = 57 ± 1 % $\dot{V}O_{2max}$	8 Radfahrer	34
Fahrradergometer	63.0 ± 8.6 % $\dot{V}O_{2max}$	33 Radfahrer/Triathleten	2
Fahrradergometer	64 ± 4 % $\dot{V}O_{2max}$	18 männliche Radfahrer	3
Fahrradergometer	65 % $\dot{V}O_{2max}$	8 trainierte Frauen	33
Fahrradergometer	65 % $\dot{V}O_{2max}$	5 trainierte Radfahrer	32
Fahrradergometer	65 % $\dot{V}O_{2peak}$	20 untrainierte Übergewichtige	6
Fahrradergometer	65 % $\dot{V}O_{2peak}$	28 untrainierte Übergewichtige	7
Fahrradergometer	75 % $\dot{V}O_{2peak}$	20 trainierte Triathleten	6
Fahrradergometer	75 % $\dot{V}O_{2max}$	19 Männer	19
Fahrradergometer	75 % $\dot{V}O_{2max}$	17 Frauen	19
Laufband	48.3 ± 0.9 % $\dot{V}O_{2max}$	157 Männer und 143 Frauen	35
Laufband	75 % $\dot{V}O_{2max}$	19 Männer	19
Laufband	75 % $\dot{V}O_{2max}$	17 Frauen	19
Laufband	75 % $\dot{V}O_{2max}$	9 Frauen	5

Tabelle 2: Intensität mit der höchsten Fettoxidation, unterteilt nach Belastungsart in den Laborstudien

Die Intensität von 75 % $\dot{V}O_{2max}$ – entsprechend etwa 85 % Hf_{max} – ist aus energetischer Sicht problematisch. Bei dieser hohen Intensität wird die absolut höchste Fettverbrennung erzielt. Aber bei dieser hohen Intensität besteht auch absolut der größte Anteil an der Energielieferung aus Kohlenhydraten, unabhängig davon, ob Kohlenhydrate vor und während der Belastung eingenommen werden oder nicht. Dieser Umstand führt unweigerlich dazu, dass die muskulären Glykogenspeicher bei dieser hohen Intensität innert Kürze entleert werden.

Für längere Belastungen mit dem Ziel der Verbesserung der Fettoxidation dürfte eine Intensität von 50 % $\dot{V}O_{2max}$ bis 60 % $\dot{V}O_{2max}$ idealer sein. Diese Belastungsintensität macht auch aus praktischer Sicht Sinn. Eine Ausdauerbelastung über 80 km wird bei 58 % $\dot{V}O_{2max}$ mit einem Zeitbedarf von 7 Stunden erfolgreich absolviert, während eine Intensität von 74 % $\dot{V}O_{2max}$ nicht zum Ziel führt [26]. Bei einem Ultratriathlon über die dreifache Ironmandistanz mit einem Zeitbedarf von rund 40 Stunden liegt die Belastungsintensität bei 55 % $\dot{V}O_{2max}$ [17] und bei einem Radrennen über 24 Stunden bei 60 % $\dot{V}O_{2max}$ [18]. Bei dieser Intensität liegt der mittlere Kohlenhydratverbrauch bei 1 g/min und kann somit vollständig über die von außen zugeführten Kohlenhydrate gedeckt werden [17].

Die Hemmung der Lipolyse durch Laktat

Ein möglicher Grund der Hemmung der Fettoxidation bei hohen Intensitäten ist die Hemmung der Lipolyse im Fettgewebe durch die Anhäufung von Laktat aufgrund der anaeroben Glykolyse. Nur noch rund 10 % der benötigten Energie wird bei dieser Intensität aus der Fettoxi-

tion gewonnen [30]. Eine negative Korrelation zwischen Plasmakonzentrationen freier Fettsäuren und Laktatkonzentration ist bekannt [8]. Bei einer Laktatkonzentration bis 5 mmol/l erfolgt die Energiegewinnung sowohl aus dem Kohlenhydrat- als auch aus dem Fettstoffwechsel [28]. Bei einer Laktatkonzentration von über 8.4 mmol/l wird die Lipolyse völlig unterdrückt [8]. Synchrone Bestimmungen von Laktat und freien Fettsäuren bei Leistungssportlern in Training und Wettkampf zeigen, dass die Grenze bei der Unterdrückung der Lipolyse durch Laktat bei Blutlaktatkonzentrationen zwischen 6 bis 7 mmol/l liegt [27]. Das Problem ist dabei nicht die Laktatproduktion, sondern die Laktatelimination. Die Eliminationsgeschwindigkeit des bei intensiven Belastungen gebildeten Laktats kann nur durch die entsprechende Verdrängung der freien Fettsäuren aus der mitochondrialen Verbrennung gesteigert werden [22]. Modellberechnungen zeigen, dass bei Laktatkonzentrationen von 4 mmol/l die Aktivität des Enzymkomplexes Pyruvatdehydrogenase um 80 % vermindert wird und die Fettverbrennung nur noch 20 % beträgt [21].

Die Bedeutung der Laktatwerte und der Laktatschwelle für die Bestimmung der Intensität der höchsten Fettverbrennung

Mit zunehmender Intensität einer Belastung nimmt die Fettoxidation ab und die Kohlenhydratoxidation zu [4; 5; 33]. Mit der zunehmenden Kohlenhydratoxidation steigt auch die Laktatkonzentration im Plasma an [1; 4; 5]. Die Anhäufung von Laktat im Plasma korreliert mit einer Abnahme der Fettverbrennung bei zunehmender Belastungsintensität [2]. Im Bereich einer Laktatkonzentration von 2 mmol/l [2; 4; 19] bis 2.5 mmol/l [5] liegt die Intensität mit der höchsten Fettoxidation (Tabelle 3), unabhängig von der Belastungsart [4].

Belastungsart	Belastungsintensität mit der höchsten Fettverbrennung	Probanden	Laktatwerte bei der Intensität mit der höchsten Fettverbrennung	Quelle
Fahrradergometer	$63.0 \pm 8.6 \% \dot{V}O_{2max}$	33 Radfahrer	$1.1 \pm 0.6 \text{ mmol/l}$ bei $60.9 \pm 5.2 \% \dot{V}O_{2max}$	2
Fahrradergometer	$75 \% \dot{V}O_{2max}$	19 Männer	$2.15 \pm 0.81 \text{ mmol/l}$	19
Fahrradergometer	$75 \% \dot{V}O_{2max}$	17 Frauen	$2.11 \pm 0.65 \text{ mmol/l}$	19
Laufband	$75 \% \dot{V}O_{2max}$	19 Männer	$1.88 \pm 0.39 \text{ mmol/l}$	19
Laufband	$75 \% \dot{V}O_{2max}$	17 Frauen	$1.61 \pm 0.48 \text{ mmol/l}$	19
Laufband	$75 \% \dot{V}O_{2max}$	9 Frauen	$2.85 \pm 0.83 \text{ mmol/l}$	5

Tabelle 3: Zusammenhang Belastungsintensität und Laktatwerten, unterteilt nach Belastungsart in den Laborstudien

In den letzten beiden Jahren wurden Studien durchgeführt, in welche die Intensität der höchsten Fettoxidation mit der Laktatschwelle oder der ventilatorischen Schwelle verglichen wurde. Die Laktatschwelle entspricht etwa der Intensität, bei der die Konzentration des Laktats über den Ruhewert resp. die Konzentration des Laktats bei moderater Belastung ansteigt. Gut trainierte Athleten haben gegenüber Untrainierten einerseits tendenziell tiefere Laktatwerte in Ruhe und die Laktatkonzentration sinkt bei Beginn einer Ausdauerbelastung im Verlauf sogar noch ab. Es zeigt sich, dass die Laktatkonzentration bei einer Ausdauerbelastung im Bereich von $75 \% \dot{V}O_{2max}$ – entsprechend der Intensität der höchsten Fettverbrennung in den entsprechenden Studien - bei 2 mmol/l bis 2.5 mmol/l liegt. Beim Radfahren werden gegenüber dem Laufen allerdings höhere Laktatwerte produziert (Tabelle 3).

Es liegen vermehrt Angaben vor, dass die Intensität der höchsten Fettverbrennung je nach Trainingszustand mit der sog. Laktatschwelle zusammenfällt [2; 5; 6; 19]. Die Intensität der höchsten Fettverbrennung liegt bei Athleten beim Radfahren im Bereich der Laktatschwelle [19] resp. bei der Intensität, bei welcher die Laktatwerte über den Ruhewert ansteigen [2]. Bei untrainierten und übergewichtigen Menschen korreliert die Intensität der höchsten Fettverbrennung weder mit der ventilatorischen Schwelle noch mit der Laktatschwelle [7]. Gründe für das Fehlen einer Beziehung zwischen der Intensität der höchsten Fettverbrennung und der aeroben Schwelle bei Untrainierten dürfte in deren eingeschränkter Leistungsfähigkeit liegen. Bei Adipösen liegt die Intensität der höchsten Fettverbrennung bei $65 \% \dot{V}O_{2max}$ [6; 7] und somit etwa 10 % unter der Intensität, wie sie bei trainierten Athleten gefunden wird [19].

Praktische Konsequenzen

Die Resultate der Laborstudien wurden mit Ergospirometriem erhoben (Tabelle 3). Mit der indirekten Kalorimetrie können dabei anhand von $\dot{V}CO_2$ und $\dot{V}O_2$ mit der Non-Protein-RQ-Formel die Menge an oxidierten Kohlenhydraten ($4.585 \times \dot{V}CO_2 - 3.226 \times \dot{V}O_2$) und oxidiertem Fett ($1.695 \times \dot{V}O_2 - 1.701 \times \dot{V}CO_2$) zum aktuellen Zeitpunkt der Messung berechnet werden [29]. Leider verfügen nur wenige Institutionen über einen kompletten Ergospirometrie-Messplatz und auch portable Geräte zur Messung der Atemgase sind sehr teuer. Es zeigt sich auch, dass die Intensität der höchsten Fettoxidation im sehr breiten Bereich von $48 \% \dot{V}O_{2max}$ bis $75 \% \dot{V}O_{2max}$ liegt und somit enorme individuelle Unterschiede vorliegen. Eine exakte Bestimmung der Intensität der höchsten Fettoxidation mittels der indirekten Kalorimetrie müsste daher für jede Person individuell durchgeführt werden und die Datenauswertung ist sehr zeitaufwendig.

Anhand der Messung der Laktatwerte unter Belastung kann indirekt der Bereich der Intensität mit der höchsten Fettoxidation bestimmt resp. abgeschätzt werden. In praktischer Hinsicht kann die Intensität mit der höchsten Fettverbrennung folgendermaßen bestimmt werden: Die Person wird einem Stufentest auf dem Laufband, dem Veloergometer oder sonst einer Belastung wie Walking, Inlineskating etc. mit der Bestimmung von Laktatkonzentration und Herzfrequenz unterzogen. Bei der Geschwindigkeit (Laufband) oder der Wattleistung (Veloergometer), bei welcher der Laktatwert zwischen dem Ruhewert resp. der Laktatschwelle bis 2.5 mmol/l liegt, kann der Bereich der Intensität mit der höchsten Fettverbrennung angenommen werden. Der entsprechende Bereich der Herzfrequenz kann dann für eine Trainingsberatung verwendet werden.

Literatur

1. Achten J, Jeukendrup AE (2003) Maximal fat oxidation during exercise in trained men. *Int J Sports Med* 24: 603-608
2. Achten J, Jeukendrup AE (2004) Relation between plasma lactate concentration and fat oxidation rates over a wide range of exercise intensities. *Int. J. Sports Med.* 25:32-37, 2004
3. Achten J, Gleeson M, Jeukendrup AE (2002) Determination of the exercise intensity that elicits maximal fat oxidation. *Med Sci Sports Exerc* 34: 92-97
4. Achten J, Venables MC, Jeukendrup AE (2003) Fat oxidation rates are higher during running compared with cycling over a wide range of intensities. *Metabolism* 52: 747-752
5. Astorino TA (2000) Is the ventilatory threshold coincident with maximal fat oxidation during submaximal exercise in women? *J Sports Med Phys Fitness* 40: 209-216
6. Bircher S, Knechtle B (2004) Relationship between fat oxidation and lactate threshold in athletes and obese women and men. *J Sports Sci Med* 3:174-181
7. Bircher S, Knechtle B, Müller G, Eser P, Knecht H (2005) Is the highest fat oxidation rate coincident with the anaerobic threshold in obese women and men? *Eur J Sport Sci*, in press
8. Boyd AE, Giamber SR, Mager M, Lebovitz HE (1974) Lactate inhibition of lipolysis in exercising man. *Metabolism* 23: 531-542
9. Christensen EH, Hansen O (1939) Arbeitsfähigkeit und Ernährung. *Scand Arch Physiol* 81: 160-171
10. Coyle EF (1995) Substrate utilization during exercise in active people. *Am J Clin Nutr* 61: S968-S979
11. Groscurth A, Vetter W, Suter PM (2003) Werden die Schweizer schwerer? *Praxis* 92: 2191-2200
12. Havel RJ, Naimark A, Borchgrevink CF (1963) Turnover rate and oxidation of free fatty acids of blood plasma in man during exercise. Studies during continuous infusion of palmitate-I-C14. *J Clin Invest* 42: 1054-1063
13. Helge JW, Lundby C, Christensen DL, Langfort JL, Messonnier L, Zacho M, Andersen JL, Saltin (2003) Skiing across the Greenland icecap: divergent effects on limb muscle adaptations and substrate oxidation. *J Exp Biol* 206: 1075-1083
14. Hoppeler H (1999) Skeletal muscle substrate metabolism. *Int J Obes Relat Metab Disord* 23: S7-S10
15. Hoppeler H, Weibel ER (2000) Structural and functional limits for oxygen supply to muscle. *Acta Physiol Scand* 168: 445-456
16. Jeukendrup AE, Achten J (2001) Fatmax: A new concept to optimize fat oxidation during exercise. *Eur J Sport Science* 1: 1-5
17. Knechtle B, Zapf J, Zwyszig D, Lippuner K, Hoppeler H (2003) Energieumsatz und Muskelstruktur bei Langzeitbelastung: eine Fallstudie. *Schweiz Z Sportmed Sporttrauma* 51: 180-187
18. Knechtle B, Knechtle P, Müller G, Zwyszig D (2003) Energieumsatz an einem 24 Stunden Radrennen: Verhalten von Körpergewicht und Subkutanfett. *Ö J Sportmed* 33(4): 11-18
19. Knechtle B, Müller G, Willmann F, Kotteck K, Eser P, Knecht H (2004) Fat oxidation in men and women endurance athletes in running and cycling. *Int J Sports Med* 25: 38-44
20. Krogh A, Lindhard J (1920) Relative value of fat and carbohydrate as a source of muscular energy. *Biochem J* 14: 290-298
21. Mader A, Heck H (1986) A theory of the metabolic origin of anaerobic threshold. *Int J Sports Med* 7: 45-65
22. Mader A (1994) Die Komponenten der Stoffwechselleistung in den leichtathletischen Ausdauerdisziplinen - Bedeutung für die Wettkampfleistung und Möglichkeiten zu ihrer Bestimmung. In: Tschiene, P. (Hrsg). *Neue Tendenzen im Ausdauertraining. Informationen zum Leistungssport.* Bundesausschuss Leistungssport. Frankfurt/M
23. Margaria R (1939) Die Verwertung von Kohlenhydraten und ihre Unentbehrlichkeit bei Muskelarbeit. *Arbeitsphysiol* 10: 539-552
24. Miller SL, Wolfe RR (1999) Physical exercise as a modulator of adaptation to low and high carbohydrate and low and high fat intakes. *Eur J Clin Nutr* 53: S112-S119
25. McArdle WD, Katch FI, Katch VL (2001) *Exercise Physiology. Energy, Nutrition, and Human Performance.* 5th Edition. Lippincott Williams & Williams, Baltimore, Maryland, USA
26. Myles WS (1979) The energy cost of an 80 km run. *Br J Sports Med* 13: 12-14
27. Neumann G, Pfützner A, Berball A (1999) *Optimiertes Ausdauertraining.* Meyer & Meyer, Aachen
28. Neumann G (2000) *Physiologische Grundlagen des Radsports.* Dtsch Z Sportmed 51: 169-175

29. Peronnet F, Massicotte D (1991) Table of nonprotein respiratory quotient: An update. *Can J Sport Sci* 16: 23–29
30. Pruet EDR (1970) FFA mobilization during and after prolonged severe muscular work in men. *J Appl Physiol* 29: 809–815
31. Roberts TJ, Weber JM, Hoppeler H, Weibel ER, Taylor CR (1996) Design of the oxygen and substrate pathways. II. Defining the upper limits of carbohydrate and fat oxidation. *J Ex Biol* 199: 1651–1658
32. Romijn JA, Coyle EF, Sidossis LS, Gastaldelli A, Horowitz JF, Ender E, Wolfe RR (1993) Regulation of endogenous fat and carbohydrate metabolism in relation to exercise intensity and duration. *Am J Physiol* 265: E380–E391
33. Romijn JA, Coyle EF, Sidossis LS, Rosenblatt J, Wolfe RR (2000) Substrate metabolism during different exercise intensities in endurance-trained women. *J Appl Physiol* 88: 1707–1714
34. Van Loon LJ, Greenhaff PL, Constantin-Teodosiu D, Saris WH, Wagenmakers AJ (2001) The effects of increasing exercise intensity on muscle fuel utilisation in humans. *J Physiol* 536: 295-304.
35. Venables MC, Achten J, Jeukendrup AE (2005) Determinants of fat oxidation during exercise in healthy men and women: a cross-sectional study. *J Appl Physiol* 98: 160-167.
36. Young DR, Pelligra R, Adachi RR (1966) Serum glucose and free fatty acids in man during prolonged exercise. *J Appl Physiol* 21: 1047–1052

Korrespondenzadresse:

Dr. med. Beat Knechtle
Facharzt FMH für Allgemeinmedizin
Gesundheitszentrum St. Gallen
Vadianstrasse 26
CH-9001 St. Gallen
Telefon: +41 (0) 71 226 82 82
Telefax: +41 (0) 71 226 82 72
e-mail beat.knechtle@ecr.ch