



Der Wirkungsgrad von Muskelarbeit

The Efficiency of Muscular Exercise

Zusammenfassung

- Als **Wirkungsgrad** η einer Energieumwandlung bezeichnet man in der Sportphysiologie das Verhältnis zwischen mechanischer Muskelleistung und metabolischem Energieumsatz. Man unterscheidet η_{pratto} (Leistung/Gesamtenergieumsatz), η_{netto} (Leistung/(Gesamtenergieumsatz–Ruheumsatz)), η_{Arbeit} (Leistung/(Gesamtenergieumsatz–Umsatz bei Leerbewegung)), η_{delta} (Δ Leistung/ Δ Energieumsatz). η_{netto} des isolierten Muskels beträgt 30%. Aufgrund zusätzlichen Energieaufwandes für andere Zell- und Körperfunktionen erhält man in vivo bei positiver aerober Arbeit niedrigere Werte. Bei negativer Arbeit speichert der Körper oft Energie (elastisch, potentiell, kinetisch), die bei Wiederverwertung den Wirkungsgrad erhöht.
- Die **Messung** erfolgt mittels Ergometern (Drehkurbelergometer, Laufband u. a.) und indirekter Kalorimetrie ($\dot{V}O_2$ und $\dot{V}CO_2$). Wichtig ist die Bestimmung beider Gase, da wechselnde Anteile von Fett- und Kohlenhydratoxidation den Energieumsatz beeinflussen. Bei Intensivbelastung wird die anaerobe Energielieferung aus Sauerstoffdefizit oder Blutlaktatkonzentration ermittelt. Die Messungen müssen standardisiert sein, da Bewegungsfrequenz und Leistungshöhe η beeinflussen. Für Vergleiche eignet sich besonders η_{netto} , der wenig von der Leistung abhängt.
- In der **Sportpraxis** liegen die Werte zwischen 1 (Bogenschießen) und 50% (Laufen). Die Messung des Energieumsatzes je m Weg und kg Körpermasse ist ein praktikables Verfahren zur Wirkungsgradabschätzung. Der Wirkungsgrad komplexer Bewegungen kann durch Übung verbessert werden, weil wegen Koordinationsoptimierung Energie gespart wird. Alter und Ermüdung haben deshalb auch Einfluss. Dagegen scheint die mitochondriale Energielieferung nicht trainierbar zu sein. Eindeutige Geschlechtsunterschiede wurden nicht gefunden. Eine Verbesserung des Wirkungsgrades durch Hypoxie ist unwahrscheinlich. $\dot{V}O_2$ sinkt durch eine relative Zunahme des Kohlenhydratumsatzes. Eine Verbesserung des Wirkungsgrades durch Nitratgabe ist umstritten.

SCHLÜSSELWÖRTER:

Energieumsatz, Ergometrie, Respiratorischer Quotient, Training, Höhe, Stickstoffmonoxid

Einleitung

Der Zusammenhang zwischen Muskelarbeit und Energieumsatz im Stoffwechsel ist ein zentrales Thema der Physiologie und wurde im vergangenen Jahrhundert intensiv untersucht (Übersicht über ältere Literatur in (7, 27, 85)). Als Wirkungsgrad η einer Energieumwandlung bezeichnet man das Verhältnis zwischen genutzter Energie und eingesetzter

Summary

- The **efficiency** η of energy conversion is defined as the ratio between muscular power and metabolic energy expenditure. Following definitions are used: η_{gross} (muscular power/total energy expenditure), η_{net} (muscular power/(total energy expenditure–resting energy expenditure)), η_{work} (muscular power/(total energy expenditure–idling energy expenditure)), η_{delta} (Δ muscular power/ Δ energy expenditure). η_{net} of isolated muscles amounts to 30%. Because of supporting functions, lower values result in vivo during positive exercise. During negative exercise the body often stores energy (elastic, potential, kinetic) which markedly improves η if reused.
- Measurements** are performed using ergometers (cycle ergometers, treadmill etc.) and indirect calorimetry ($\dot{V}O_2$ and $\dot{V}CO_2$). Determination of both gases is essential, because varying proportions of fat and carbohydrate oxidation influence energy turnover. For intense exercise, the anaerobic energy yield is calculated from oxygen deficit or blood lactate. Measurements have to be standardized, because movement frequency and power influence η . For comparisons η_{net} is preferable which little depends on power.
- During sports**, values vary between 1 (arching) and 50% (running). Measurement of energy expenditure per m distance and kg of body mass is also applicable for efficiency estimation. The efficiency of complex movements can be improved by practicing, since optimized coordination reduces energy need. Aging and fatigue are therefore also influential. The mitochondrial function is probably not trainable. Clear sex differences have not been observed. An improvement of efficiency in hypoxia is improbable; a relative increase of carbohydrate metabolism reduces the need for oxygen. An increase of efficiency by nitrate consumption is under discussion.

KEY WORDS:

Energy Expenditure, Ergometry, Respiratory Quotient, Physical Training, Altitude, Nitrogen Monoxide

- CHARITÉ - UNIVERSITÄTSMEDIZIN BERLIN, Institut für Physiologie, Berlin
- MEDIZINISCHE HOCHSCHULE HANNOVER, Institut für Sportmedizin, Hannover



Article incorporates the Creative Commons Attribution – Non Commercial License. <https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>



QR-Code scannen und Artikel online lesen.

KORRESPONDENZADRESSE:

Univ. Prof. a. D. Dieter Böning
Institut für Physiologie
Charité - Universitätsmedizin Berlin
Charitéplatz 1, 10117 Berlin
✉: dieter.boening@charite.de

Die folgenden Definitionen werden verwendet (27):

- Bruttowirkungsgrad (η_{brutto}): Leistung/Gesamtenergieumsatz
 - Nettowirkungsgrad (η_{netto}): Leistung/(Gesamtenergieumsatz minus Ruheenergieumsatz)
 - Arbeitswirkungsgrad (η_{Arbeit}): Leistung/(Gesamtenergieumsatz minus Energieumsatz bei Leerbewegung)
 - Deltawirkungsgrad (η_{delta}): Δ Leistung/ Δ Energieumsatz (Differenz zwischen Leistungsstufen oder Kurvensteigung)
- (Englisch *gross, net, work* und *delta efficiency*)

Wirkungsgrad im isolierten Muskel

Der Nettowirkungsgrad im isolierten Muskel setzt sich aus zwei Komponenten zusammen (54, 120):

1. Metabolischer Wirkungsgrad (ATP-Synthese/Energiefreisetzung aus dem Abbau von Nährstoffen; „phosphorylative coupling“)
2. Mechanischer Wirkungsgrad (Arbeit im Elementarzyklus der Kontraktion/Energiefreisetzung bei der ATP-Spaltung; „mechanical coupling“)

Brooks (27) schlägt folgende Schätzwerte vor:

0,6 (phosphorylative coupling η) x 0,5 (mechanical coupling η) = 0,3 (overall η)

Wegen des zusätzlichen Aufwandes für andere Zellfunktionen (z. B. Ionen-Pumpen), Reibungsverluste sowie Hilfsfunktionen (Nervensystem, Kreislauf- Atmung, Hilfsmuskulatur, Wärmeabgabe u. ä.) muss η im Gesamtorganismus niedriger sein. Die Muskelarbeit unterstützender Aktivitäten wie z. B. des Herzens wird also nicht auf der Nutzenseite eingerechnet.

Nach Hill (64) hat η_{brutto} in isolierten Muskeln (Frosch, 0°) ein Maximum bei etwa 45% der isometrischen Maximalkraft, während die maximale Leistung bei 30% liegt. Bei langsamen und schnellen Muskelfasern des Menschen ist nach in vitro-Versuchen das Maximum von η_{brutto} ähnlich groß, wird aber bei letzteren erst bei höheren Geschwindigkeiten erreicht (61). Berechnungen von Kohler und Boutellier (72) ergaben ebenfalls, dass der Maximalwert von η kaum von der Faserzusammensetzung eines Muskels beeinflusst wird. Scheinbar widersprechende Befunde bei Ergometrie (40, 115) beruhen wahrscheinlich darauf, dass nur bei einer Tretfrequenz (60 oder 80/min) gemessen wurde. Gegen einen Unterschied spricht auch, dass der metabolische Wirkungsgrad für den aeroben und den anaeroben Glucoseabbau gleich groß ist (27). In Tierversuchen wurden meistens niedrigere η bei schnellen Fasern berechnet (Übersicht in (7)), allerdings nicht, wenn Erholungsstoffwechsel nach Ende mit eingerechnet wird (8).

Kontraktionsformen

Einen wesentlichen Einfluss hat die Kontraktionsform (Kraft-Längen-Diagramm, Abb. 1). Bei konzentrischer Kontraktion liefert der Muskel Arbeit (positiv, dieses Vorzeichen ist umgekehrt wie in der Physik, weil es sich ursprünglich auf den Energiegehalt des Körpers beim Bergaufgehen bezieht (85)), η ist positiv. Bei exzentrischer nimmt er Arbeit auf (negativ), η ist ebenfalls negativ. Bei isometrischer Kontraktion liefert er keine Arbeit nach außen ($\eta=0$), allerdings werden die inneren Strukturen teils verkürzt (Sarkomere) und teils gedehnt (Sehnen), dabei wird Arbeit elastisch gespeichert. Verlaufen die Muskelfasern schräg zur Sehnenrichtung (z. B. gefiederte Muskeln), enthält die Kontraktion konzentrische und isometrische Anteile.

Besonderheiten negativer Arbeit

Von der aufgenommenen Energie geht einiges als Reibungswärme verloren, ein Teil wird in elastischen Strukturen (z. B. Titin, Sarkolemm, Bindegewebe) gespeichert (79, 102). Das aktive Bremsen (nachweisbar im Elektromyogramm, z. B. (97)) erfordert die Bildung von Actin-Myosin-Brücken. Bei negativer Arbeit wird aber im Gegensatz zu positiver Arbeit kein oder nur wenig ATP gespalten. Hypothesen sind: Lösung der Actin-Myosinbindung nicht durch ATP-Anlagerung, sondern mechanisch durch die dehrende Kraft (34); nur 1 ATP für 2 Brückenbindungen (28); größere Elastizität von Titin nach Ca^{++} -Anlagerung und Bindung an Actin (62, 93), Resynthese durch Umkehr der ATPase-Funktion des Actomyosins. Letztere Hypothese geht auf Hill (65) zurück, da im isolierten Muskel die Summe von elastisch gespeicherter Arbeit und Wärme kleiner als die zugeführte Dehnungsarbeit war. Ulbrich u. Rüegg (117) vermuteten die Synthese von Actomyosin-ADP als energiereiches Zwischenprodukt. Bis heute ist das Problem nicht geklärt (7, 80). Jedenfalls ist die Speicherung negativer Arbeit bei den meisten sportlichen Bewegungen ein entscheidender Faktor für die Größe des Wirkungsgrades.

Wirkungsgrad während Arbeit beim Menschen - Grundlagen

Für die Bestimmung müssen die mechanische Arbeit und die durch den Stoffwechsel freigesetzte Energie gemessen werden (methodische Übersicht z. B. in (106)).

Leistungsmessung

Die mechanische Leistung (Arbeit/Zeit, Einheit Watt) bestimmt man meist mit Ergometern (z. B. Drehkurbelergometer, Laufband). Hierbei wird aber nur die an das Ergometer abgegebene Arbeit ermittelt, abgesehen von Verlusten durch nichttangentialen Kraftvektoren an der Kurbel. Es erfolgt keine Messung der Arbeit für Schwerpunktsbewegung, Begleitbewegungen und Stabilisierung der Körperteile. Körperhaltung und Sitzposition haben kaum Einfluss auf η_{brutto} (76).

Beim Drehkurbelergometer (Fahrrad- oder Handkurbelergometer) gilt:

$\text{Leistung} = \text{Bremskraft} \times \text{Weg einer Umdrehung} \times \text{Drehfrequenz}$

Der Zusammenhang der Drehfrequenz des gebremsten Rades mit der Pedalfrequenz ist durch die Übersetzung bestimmt.

Es gibt fast keine negative Arbeit, aber die Reibung im Ergometer bei Leertreten ohne Bremskraft muss eingerechnet werden. Dies ist bei elektrisch gebremsten Ergometern programmiert.

Auf dem Laufband ist die Berechnung von Arbeit und η ohne zusätzliche biomechanische Messungen oder Zusatzlastbeaufschlagung nur mit Steigung möglich (Abb. 2):

$\text{Arbeit} = \text{Masse} \times \text{Höhe} = \text{Masse} \times \text{Weg} \times \sin \alpha$

$\text{Leistung} = \text{Masse} \times \text{Geschwindigkeit} \times \sin \alpha$

Ohne Steigung ist die äußere Arbeit scheinbar 0, aber es kommt zu Bewegungen des Körperschwerpunkts (potentielle und kinetische Energie). Diese teils elastisch gespeicherte Energie dient zur Überwindung der Reibung am Boden, in der Luft und innerhalb des Körpers.

Sportartspezifische Ergometrie

Setzt man Fahrräder oder Rollstühle auf ein Laufband und befestigt sie an einem Kraftmesser, kann man im Leerlauf den Rollwiderstand und bei Einsatz eines Gebläses auch den Luftwiderstand bei der Leistung einrechnen. Auch über Zusatzlastbeaufschlagung lässt sich durch Extrapolieren die Leistung

gegen die Widerstände ermitteln. Alternativ kann man Kraft- und Drehzahlmesser an den Rädern anbringen.

Sportartspezifische Ergometerformen gibt es für Skilangläufer (71) sowie für Ruderer, bei denen der Einfluss der Bootsbewegung mit unterschiedlichen Konstruktionen (Windrad, Wasserrad, elektronisch) simuliert wird (114). Bei Schwimmern benutzt man Strömungskanäle, in denen sich mit verstellbarer Strömungsgeschwindigkeit und Kraftmessern die Vortriebsleistung messen lässt; eine andere Möglichkeit ist, die Vortriebskraft über ein Gewicht auf einem Wagen zu kompensieren, das über ein Seil mit dem Schwimmer verbunden ist (122).

Energieumsatzmessung

Die direkte Kalorimetrie als genauestes, aber auch aufwendigstes Verfahren wird nur selten eingesetzt. Das unter standardisierten Bedingungen zuverlässige Routineverfahren (108) ist die indirekte Kalorimetrie (Messung von Sauerstoffverbrauch $\dot{V}O_2$ und Kohlendioxidabgabe $\dot{V}CO_2$). Beide Gase müssen bestimmt werden, da das kalorische Äquivalent für O_2 von dem Anteil an verstoffwechseltem Fett bzw. Kohlenhydrat abhängt (19,6 kJ/l bzw. 21,1 kJ/l laut Brooks (27), Differenz 7,7%). Aus dem respiratorischen Quotienten ($RQ = \dot{V}CO_2 / \dot{V}O_2$) in der Ausatemluft kann das kalorische Äquivalent errechnet werden. Da Fett ($RQ=0,7$) weniger Sauerstoff enthält als Kohlenhydrat ($RQ=1,0$), muss für eine gegebene Zahl von entstehenden CO_2 -Molekülen eine größere Zahl von O_2 -Molekülen eingeatmet und verstoffwechselt werden. Weil der prozentuale Fettabbau mit zunehmender Arbeitsintensität abnimmt, andererseits aber bei Belastung mit der Arbeitsdauer zunimmt (81), ist die Ermittlung des kalorischen Äquivalents für genaue Messungen unverzichtbar. Der Eiweißanteil an der Energielieferung ist insbesondere bei Arbeit klein und wird vernachlässigt; bei Bedarf kann man ihn aus der Stickstoffausscheidung im Harn berechnen (51). Ein methodisches Problem könnte durch die Aufnahme von Ketonkörpern als ergogene Substanzen entstehen (38, 51); durch Messung der Blutkonzentration während Belastung lässt sich der Beitrag zur Energiefreisetzung quantifizieren.

Ein anderer Ansatz betrachtet die Zahl der ATP-Moleküle, die je Sauerstoffmolekül synthetisiert werden (P/O-Verhältnis). Unter in vivo-Bedingungen beträgt sie 3,0 oder 3,2 ATP je O bei Glucose- bzw. Glycogenabbau, aber nur 2,8 bei Fettabbau, weil hierbei gebildetes Flavin-Adenin-Dinucleotid nur 2 ATP/O liefert (27). Da bei Muskelarbeit überwiegend Glycogen verstoffwechselt wird, wobei ein ATP mehr je Glucoseeinheit als aus der Blutglucose entsteht, beträgt der Unterschied in der ATP-Bildung zwischen Kohlenhydrat- und Fettverwertung mindestens 10%. Bei überwiegender Fettdiät wird der Unterschied bei untrainierten Männern noch größer, da Entkopplungsproteine in den Mitochondrien zunehmen (46).

Eine genaue Messung des Energieverbrauchs allein mittels indirekter Kalorimetrie ist nur im steady state ohne zunehmende Hyperventilation (hierbei spiegelt der RQ nicht mehr den

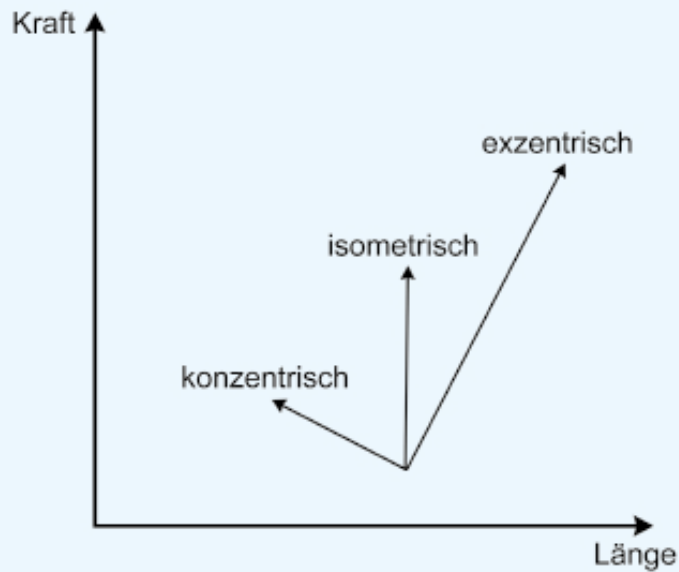


Abbildung 1

Kontraktionsformen im Kraft-Längen-Diagramm.

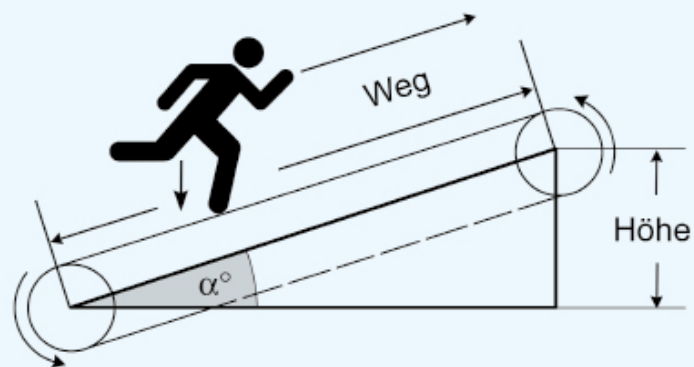


Abbildung 2

Laufband. Berechnung der Leistung gegen die Schwerkraft mittels $\sin \alpha \times \text{Weg}$. Aus (41) mit Genehmigung.

Stoffwechsel wider) und ohne Änderung von Phosphocreatin- und Laktatkonzentration, d. h. frühestens nach 1-3 min auf einer Belastungsstufe und unterhalb des maximalen Laktat-steady state (maxLass) möglich. Eine leichte konstante Hyperventilation zur respiratorischen Kompensation ist unproblematisch, da der alveoläre PCO_2 nur so lange sinkt, bis die CO_2 -Abgabe wieder der metabolisch entstehenden CO_2 -Menge entspricht.

Berücksichtigung anaerober Quellen

Bei sehr intensiven kurzen Belastungen muss die anaerobe alaktazide und laktazide Energielieferung berücksichtigt werden. Die alaktazide Energielieferung (Abbau energiereicher Phosphate) entspricht dem O_2 -Defizit am Anfang (122) oder der schnellen Phase der O_2 -Schuld nach Ende der Belastung (16). Die laktazide Energielieferung lässt sich nicht aus der langsamen Phase der O_2 -Schuld nach Arbeit berechnen, da auch andere Faktoren wie die Temperaturregulation hierzu >

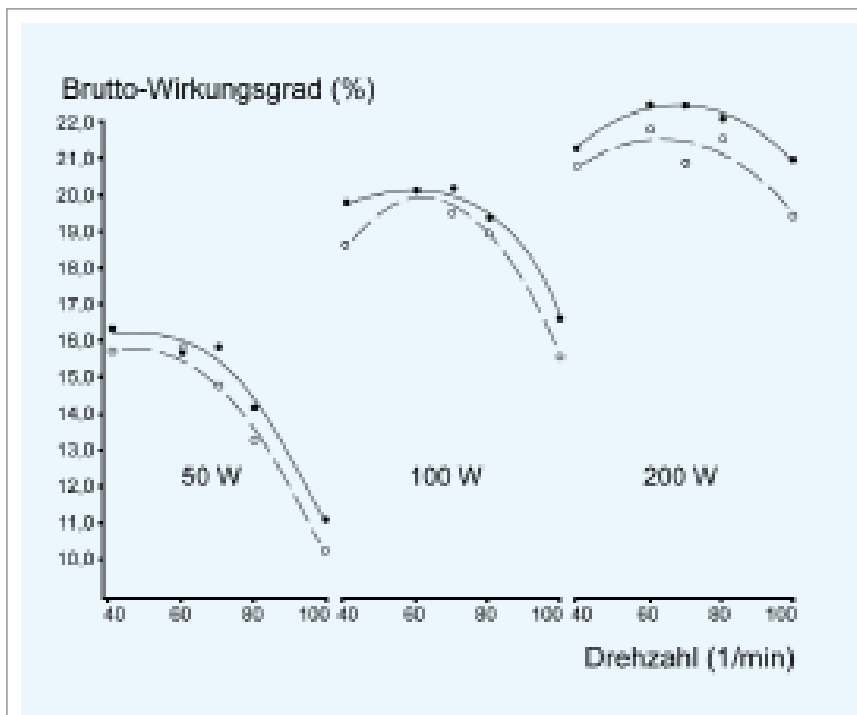


Abbildung 3

Bruttowirkungsgrad auf dem Fahrradergometer in Abhängigkeit von der Drehzahl und vom Trainingszustand (Kreise: untrainierte Männer, Punkte: Radsportler). Aus (25) mit Genehmigung.

beitragen (53). Für 1mmol/l Anstieg des Blutlaktats setzt man daher ca. 3ml O₂ je kg Körpermasse und das kalorische Äquivalent für Kohlenhydrate an.

Wirkungsgrad während Arbeit beim Menschen – Anwendung

Fahrradergometrie – Ausdauerbelastung

In Abbildungen 3 und 4 sind Messungen bei Untrainierten und Radsportlern während submaximaler Belastung dargestellt (25). Der Bruttowirkungsgrad nimmt mit der Leistung zu, weil der prozentuale Anteil des Ruhestoffwechsels sinkt. Dies wurde auch von anderen Untersuchern gefunden (z. B. (36, 111)). Trotz dieses Nachteils wird er häufig verwendet. Der Nettowirkungsgrad ist dagegen weniger leistungsabhängig. Beide Wirkungsgradformen ändern sich jedoch mit der Tretfrequenz mit Höchstwerten von 22 bzw. 26% bei etwa 60-70/min; ähnliches wurde auch bei Frauen gemessen (11). Ein Grund ist, dass das Wirkungsgradoptimum bei mittleren Bewegungsgeschwindigkeiten liegt (z. B. (64, 72)). Ein weiterer Grund ist, dass bei hohen Frequenzen der Energiebedarf für das Leertreten (Bewegen der Beine ohne Bremskraft) ansteigt. Bei niedrigen Frequenzen werden wegen relativ hoher Kräfte zusätzliche Muskelfasern, die ebenfalls zum Leerbewegungsaufwand beitragen, rekrutiert. Die Abweichungen bei Nichtberücksichtigung von konstanter Drehzahl und Leistung betragen bis zu 12% bei η_{brutto} und η_{netto} . Da der relative Anteil der Leerbewegung mit zunehmender Leistung sinkt, verringert sich der Frequenzeinfluss bei 200W.

Bei den Untrainierten gibt es eine Tendenz zur Abnahme von η_{netto} ab 200W; dies ist auf zunehmende Acidose mit Hyperventilation und Aktivierung von Hilfsmuskulatur zurückzuführen. Bei Berücksichtigung des anaeroben Stoffwechsels (Zunahme der Blutlaktatkonzentration um 4-6mmol/l in dieser Untersuchung) wird der Unterschied deutlich.

η_{delta} und η_{Arbeit} verändern sich stark mit der Leistung und teilweise auch der Tretfrequenz (25, 63) und sind daher für die Praxis nicht zu empfehlen. Beim sogenannten muskulären

Wirkungsgrad wird auch die innere Arbeit einschließlich der Leerbewegung eingerechnet; er ist ähnlich hoch wie η_{netto} , zeigt aber keine Frequenzabhängigkeit (60). Die Reproduzierbarkeit von Wirkungsgradmessungen an verschiedenen Tagen ist unter standardisierten Bedingungen sehr gut; es lassen sich bereits Änderungen von 0,6% für η_{netto} sichern (94).

Fahrradergometrie – Kurzbelastung

Bei einem 30s dauernden Maximaltest (Wingate-Test) ergab die Berechnung einen Nettowirkungsgrad von 16% bei etwa 700W Leistung (16, 77). Die niedrigen Werte hängen vermutlich mit sehr hohen Tretfrequenzen (bis zu 170/min), bei denen auch η für schnelle Muskelfasern deutlich abnimmt (z. B. (72)) und den durch Maximalbelastung und Erschöpfung nicht optimal koordinierten Bewegungen zusammen.

Laufbandergometrie

Die Arbeit gegen die Schwerkraft auf einem Laufband (85, 89) ist ohne Steigung definitionsgemäß 0, somit auch η (Abb. 5). Mit positiver Steigung erreicht η_{netto} maximal

etwa 25%, dem entspricht auch der Wert beim Treppensteigen. Hierbei sind die Werte ähnlich wie beim Fahrradergometer, weil nur noch positive Arbeit geleistet wird. Bei Abwärtsbewegung sinkt der Energieverbrauch bis unter den bei Gehen bzw. Laufen in der Ebene; das Minimum liegt bei etwa 5-10% Gefälle (Abb. 6); η erreicht -120%. Offensichtlich kostet das aktive Abbremsen trotz Bildung von Actin-Myosinbrücken kaum Energie.

Die Arbeit zur Überwindung von Luft- und Bodenreibung (sog. äußere Arbeit) bei 0% Steigung besteht aus Hebung des Schwerpunktes (Kraft x Weg) und Beschleunigung des Körpers ($1/2$ Masse x Geschwindigkeit²). Sie kann aus einer Bewegungsanalyse mit Hilfe von Lichtmarken und der Bodenreaktionskraft berechnet werden. Dazu kommt ein kleinerer Betrag an innerer Arbeit (Bewegungen von Gliedmaßen gegen den Körperschwerpunkt). Bei den "natürlichen" Bewegungsformen kommt es bei jedem Schritt zu Energiespeicherung; beim Gehen fungieren die Gliedmaßen als Pendel, die vor allem bei ihrer Eigenfrequenz verlustarm schwingen, beim Laufen wird vor allem beim Landen nach der Flugphase Energie elastisch in Muskeln, Sehnen, Bändern sowie Knochen gespeichert (32). Der Nettowirkungsgrad beim Gehen steigt maximal auf etwa 40%, beim Laufen sogar auf über 50% (32, 116).

Bei simuliertem Skilanglauf mit Skiröllern auf dem Laufband erhält man 15-20% für den Bruttowirkungsgrad (20, 103).

Ruderergometrie

Der Nettowirkungsgrad liegt mit 19% etwas niedriger als bei der Fahrradergometrie (113). Typisch für diese zyklische Bewegung ist aber, dass nur beim Ruderschlag Energie abgegeben wird. Die Vorlaufphase steuert keine oder negative Arbeit bei; in den Umkehrbewegungen wird kinetische Energie elastisch gespeichert.

Schwimmergometrie

Im Gegensatz zu Wassertieren kann der Mensch die Muskelarbeit nur zu einem niedrigen Prozentsatz für den Vortrieb nutzen (unangepasste Körperform und -oberfläche, teilweise nicht zielgerichtete Gliedmaßenbewegungen). Zudem kompensiert der Auftrieb die Schwerkraft weitgehend, was die Speicherung potentieller Energie wie beim Laufen verhindert.

Deshalb liegt der Bruttowirkungsgrad (bezogen auf die Vortriebsarbeit) bei 3 bis maximal 10% (43, 98, 99, 122). Flossen verbessern ihn auf 15% (43). Wegen des hohen und zunehmenden Wasserwiderstandes nimmt der Energiebedarf stärker als an Land nicht-linear mit Geschwindigkeit zu (43). Er hängt zudem ab von der Reibung (Eigenschaften und Fläche von Haut und Badekleidung), dem Oberflächenwiderstand (Größe und Gestalt des Körpers) und der Wellenbildung.

Bei Frauen ist die Vortriebsarbeit um 30%/m² Körperoberfläche geringer: sie liegen flacher im Wasser wegen mehr Fettgewebe in der unteren Körperhälfte sowie kürzerer und weniger muskulöser Beine im Vergleich zu Männern. Eine Zunahme der Beinmuskulatur kann nachteilig sein. Schwarzafrikaner sind selten erfolgreich, weil sie wegen hohen Knochengewichts der Beine besonders schräg im Wasser liegen (43).

Wirkungsgrad in der Sportpraxis

Allgemeines

Nach Sih u. Stuhmiller (112) scheint ein allgemeines Gesetz zu bestehen, dass der Energieaufwand für eine Einheit aufgebrachtener Kraft je Anwendung (metabolic cost per unit external force per application) z. B. Energiekosten für einen Schritt, relativ konstant ist. Jedoch ist in der ausgewerteten Literatur häufig nur die $\dot{V}O_2$ zugrunde gelegt, die bei submaximalen Leistungen annähernd linear mit der Geschwindigkeit zunimmt. Der exakt berechnete Energieaufwand nimmt aber mit der Leistung unter Berücksichtigung des RQ stärker zu als die $\dot{V}O_2$, da bei kurzdauernden Tests die Kohlenhydrat-Verwertung leistungsabhängig wächst (108). Zusätzlich steigt der anaerobe Stoffwechsel an (14).

Da die Leistung in der Praxis oft nur schwierig gemessen werden kann (abgesehen z. B. vom Radfahren mittels Kraftaufnehmern und Drehzahlmessern (119)), ist der Energieumsatz in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit ein brauchbarer Indikator für den Wirkungsgrad (Abb. 7) und erlaubt auch Vergleiche zwischen den Sportarten. Bei hohen Geschwindigkeiten spielt der Luftwiderstand eine zunehmende Rolle.

Gehen und Laufen, Eislaufen

Bei geringer Geschwindigkeit ist Gehen ökonomischer als Laufen. Die Kosten für die Beinbewegungen erreichen beim Gehen ein Minimum, wenn die Schrittdauer gleich der halben Eigenschwingungsdauer der Beine ist. Diese ist wiederum proportional zur Länge. In Messungen von Cavagna et al. (33) an Männern lag das Minimum bei etwa 4km/h. Ab etwa 8 km/h beginnt man unwillkürlich zu laufen, da beim Landen am Ende der Flugphase die durch Dehnung von Muskeln und Bändern aufgenommene elastische Energie den Absprung erleichtert und η im Vergleich zum Gehen erhöht.

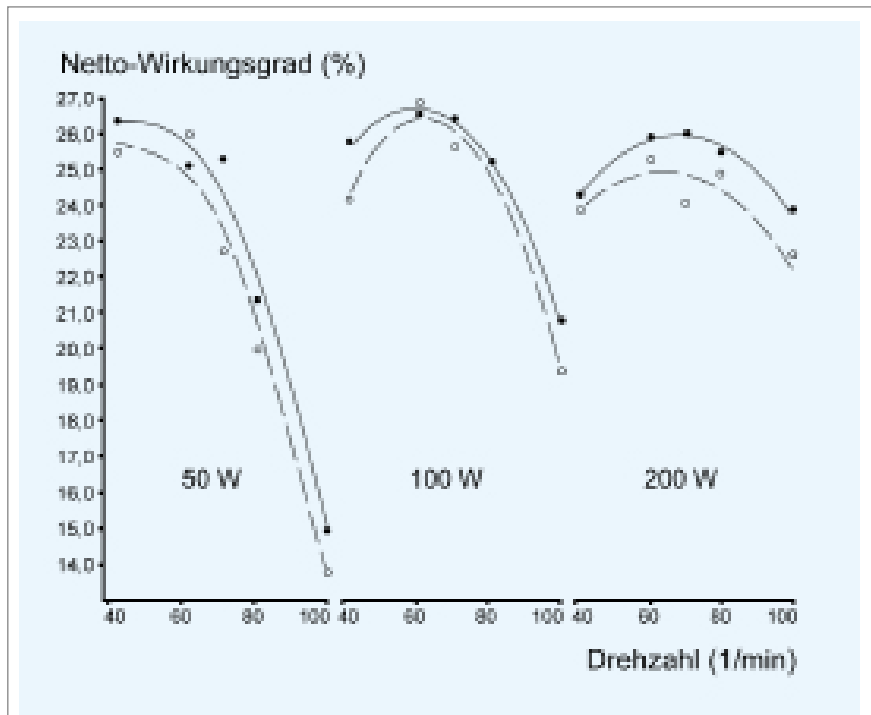


Abbildung 4

Nettowirkungsgrad auf dem Fahrradergometer in Abhängigkeit von der Drehzahl und vom Trainingszustand (Kreise: untrainierte Männer, Punkte: Radsportler). Aus (25) mit Genehmigung.

Die energetischen Kosten werden durch biomechanische Größen (u. a. Eigenfrequenz, Beingewicht, Hebellängen, elastische Eigenschaften, Schuhwerk), die Qualität der Koordination und die Bodeneigenschaften beeinflusst (105). Die Erfolge afrikanischer Läufer sollen u. a. auf biomechanischen Vorteilen beruhen (68). Angeblich bessere Wirkungsgrade von Langstreckenläufern im Vergleich mit Sprintern (115) lassen sich vermutlich als Artefakt erklären, da nur bei 60 Pedalumdrehungen/min auf dem Fahrradergometer gemessen wurde. Diese Frequenz liegt nahe beim Optimum langsamer Fasern, die bei Ausdauersportlern relativ vermehrt sind. Für 100m-Läufer haben Beneke u. Taylor (17) den Einfluss der Kontraktionsgeschwindigkeit auf η analysiert und berechnet, dass für die Überlegenheit von Usain Bolt beim 100m-Lauf seine langsamere Schrittfrequenz im Vergleich mit Konkurrenten eine Rolle spielt. Die Kontraktionsfrequenz liegt damit näher am Optimum sowohl von η wie auch der Leistung. Vielleicht ist aber bei 10s Laufzeit noch entscheidender die höhere Kraft bei niedrigen Frequenzen, die längere Schritte ermöglicht. Das könnte die Diskrepanz zu Radsportlern (s. unten) erklären. Bei Beinamputierten mit Prothesen ist der Energiebedarf beim Laufen erhöht (87).

Radfahren

Beim Radfahren ist der Energieaufwand in der Ebene auf glatter Fläche trotz schlechteren Wirkungsgrades bei gleicher Geschwindigkeit viel niedriger als beim Laufen, da der Rollwiderstand klein ist und im Wesentlichen nur die Luftreibung überwunden werden muss (42). Diese nimmt erst bei hohen Geschwindigkeiten deutlich zu. Der energetische Vorteil gegenüber dem Laufen verschwindet bei 13-16% Steigung (3). Eislaufen ist etwas aufwendiger als Radfahren (Abb. 7).

Bei hohen Leistungen spielt die Tretfrequenz für η keine bedeutende Rolle mehr. Radsportler bevorzugen daher häufig ohne Nachteil hohe Frequenzen, die weniger Muskelkraft benötigen und damit die Durchblutung weniger behindern, ➤

Wirkungsgrad (%)

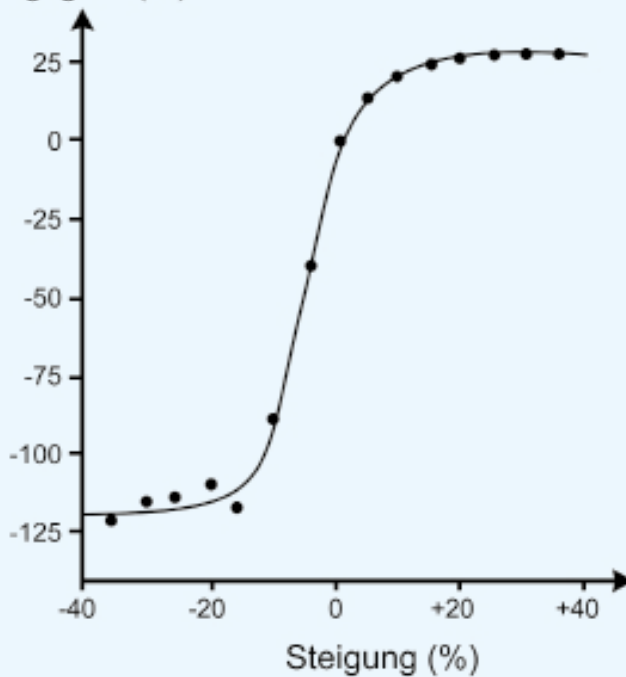


Abbildung 5

Nettowirkungsgrad beim Gehen in Abhängigkeit von der Steigung. Die Werte sind aus den Daten der Abb. 6 berechnet. Aus (85) mit Genehmigung.

z. B. 90/min bei langen Strecken (82). Bei kurzdauernden Intensivbelastungen ist schnelles Treten ebenfalls vorteilhaft, da das Leistungsmaximum von Muskelfasern bei höheren Frequenzen als das Wirkungsgradmaximum liegt (61, 72).

Im Vergleich mit Ergometertests sind mechanische Faktoren wie die Rennradkonstruktion, Zugkräfte an der Pedale und Gewichtsverlagerungen nicht von großer Bedeutung für den Wirkungsgrad (31).

Skilanglauf

In Abbildung 7 ist die die Kurve für Skilanglauf nicht enthalten; sie läge zwischen Laufen und Eislaufen (43). Bei Skilangläufern in ebenem Gelände berechneten Niinimaa et al. (92) einen Nettowirkungsgrad von 21%, allerdings wurde trotz einer hohen Leistung ($85\% \dot{V}O_{2max}$) der anaerobe Stoffwechsel nicht einbezogen. Der Energieaufwand sinkt in der Reihenfolge diagonalen Stockeinsatz–doppelter Stockeinsatz–Skatingtechnik (Persönliche Mitteilung di Prampero 2016).

Rudern

Beim Rudern ist die Motorik komplex, da ein Großteil der Muskulatur in verschiedener Weise eingesetzt wird und der Mensch sich im Boot mit variablen Geschwindigkeiten vor- und rückwärts bewegt. Auf Ruderergometern ist die Situation vereinfacht, es kommt nur zur elastischen Energiespeicherung an den Umkehrpunkten der Ruderbewegung, während das fahrende Boot ein fahrendes System mit dem Massenschwerpunkt Ruderer darstellt und im System Bewegungsenergie speichert, die durch den Wasserwiderstand vernichtet wird (113). Auf dem Wasser ist für den Vortrieb entscheidend η_{drag} , das Verhältnis zwischen Vortriebsenergie und Energieaufwand; der Wert beträgt im Ruderboot 19, im Kajak 17% (98). Da die Luftreibung nicht eingerechnet ist, liegt der wahre Wert höher (ausführliche Analyse bei (43)). Die genutzte Energie nimmt mit der

Geschwindigkeit zu (geringere Geschwindigkeitsschwankungen und höherer Anteil der Vortriebsphasen im Vergleich mit den Vorlaufphasen).

Schwimmen

Der Energieverbrauch hängt vom Schwimmstil ab: Kraul<Rücken<Brust<Delphin. Unabhängig vom Schwimmstil und Trainingszustand ist die anaerobe Energielieferung bis zu 400m bedeutend (122).

Einen großen Einfluss hat die Schwimmtechnik: Eliteschwimmer brauchen 40% weniger Energie als Collegeschwimmer (η_{brutto} 4-6%), diese etwa 30% weniger als Nichtsportler. Auffällig ist u. a. eine flachere Wasserlage bei Hochleistungssportlern. Eine ausführliche Übersicht über den Wirkungsgrad bei den verschiedenen Wassersportarten findet sich bei Pendergast et al. (99).

Sonstige Sportarten

Bei rhythmischen Bewegungen mit schnellem Wechsel zwischen Verkürzung und Dehnung (Hüpfen, vermutlich auch Tanzen) steigt der Wirkungsgrad durch die Nutzung negativer Arbeit erheblich (34, 104). Auch bei Sprüngen, Würfen u. ä. dürfte dies eine Rolle spielen. Ohne diese Effekte kann der Wirkungsgrad auf sehr

niedrige Werte sinken (z. B. 1-2% für die Spannarbeit beim Bogenschießen (21)).

Trainierbarkeit und Ermüdung

Wesentliche Verbesserungen sind durch Verbesserung der Koordination (Übung) möglich. Optimierung der Bewegungen senkt den Energiebedarf auch durch Verminderung unnötiger Mitbewegungen.

Je komplexer die Bewegung, desto stärker ist der Übungseffekt (Beispiel Schwimmen). Für Läufer ist zusätzliches plyometrisches Training nützlich, wohl weil dabei die elastische Energieverwertung besonders verbessert wird (86). Der Anteil passiver Gewebe (Fett, Knochenmasse) besonders an den bewegten Gliedmaßen erhöht den Energiebedarf, die häufige Gewichtsabnahme bei Langlauftraining senkt ihn.

Bei Ermüdung verschlechtert sich die Koordination (58); dazu gibt es auch Störungen der intramuskulären Homöostase/metabolischen Stabilität sichtbar am Anstieg des O_2 -Verbrauchs und der Laktatkonzentration bei konstanter Leistung. Da schnelle Fasern zuerst ermüden, verschiebt sich das Wirkungsgradoptimum zu niedrigeren Bewegungsfrequenzen (1).

Bei einfachen gut gekonnten Bewegungen (Gehen, Laufen, Radfahren) hängt der Trainingseinfluss von der Intensität ab. Das \max_{Lass} wird bei Untrainierten früher als bei Trainierten überschritten, dadurch nimmt der Einsatz schneller Muskelfasern und damit der anaerobe Stoffwechsel kontinuierlich zu. Die hierfür nötige Mehratmung sowie der Einsatz von Hilfsmuskulatur und der Temperaturanstieg erhöhen den Energiebedarf bei Untrainierten schon bei niedrigeren Leistungen als bei Trainierten. Nach 4 Wochen Training wurde bei vorher sportlich inaktiven Läufern eine leichte Abnahme der Blutlaktatkonzentration und des Energieumsatzes ($J/(kg \cdot m)$) beobachtet, der dann konstant blieb (12).

Unterhalb des maxLass findet man keinen Trainingseffekt auf auf η_{brutto} und η_{netto} (Abb. 3 und 4). Dies wurde auch in größeren Untersuchungen (69 Männer) festgestellt (91). Ob der Wirkungsgrad des Stoffwechsels trainierbar ist, wird trotzdem immer wieder diskutiert. Dazu müsste für eine bereits gut gekonnte Bewegungsform der Energieverbrauch abnehmen. Am besten eignet sich für Vergleiche das Fahrradergometer, da hier kaum koordinative Verbesserungen beobachtet werden. Allerdings müssen die Vergleiche standardisiert bei gleicher Leistung und gleicher Tretfrequenz vorgenommen werden. In älteren Untersuchungen (Übersicht bei (25)) sind keine oder nur kleine Unterschiede gefunden worden, so lange die anaerobe Energielieferung mit Laktatbildung und Ansäuerung keine zunehmende Rolle spielt. In neueren Untersuchungen mit gegenteiligem Ergebnis wurde die Drehzahlabhängigkeit nicht berücksichtigt (z. B. (26, 67)) oder es wurde nur die $\dot{V}O_2$ gemessen. Als Ursache für hypothetische Verbesserungen des Stoffwechsels werden eine bessere ATP-Ausbeute in den Mitochondrien oder ein geringerer ATP-Verbrauch durch die Actin-Myosin-ATPase diskutiert (Übersicht z. B. (6)). Während für letzteres eine längere Dauer der Actin-Myosinbrücken vermutet wird,

wäre für ersteres eine verbesserte Mitochondrienfunktion (z. B. verringerte Leckage von H^+ durch die Matrixmembran) denkbar. Diese Hypothese fußt auf in vitro Messungen. Nach Divakaruni u. Brand (44) sind in vivo solche Lecks im intakten Muskel wahrscheinlich unbedeutend. Auch nach Mogensen et al. (90), Brooks (27) und Layec et al. (74) gibt es keine Belege für Trainingsverbesserungen der Mitochondrienfunktion. Allerdings findet sich die kleine Wirkungsgradverschlechterung durch Fetternährung, die bei Untrainierten beobachtet wurde, nicht bei Ausdauertrainierten, möglicherweise wegen geringerer Entkopplungsproteinkonzentration (45). Dies ist von Bedeutung für Radsportler, die auf Langstrecken bevorzugt Fett verstoffwechseln (81).

Alter und Geschlecht

Während der Kindheit (43) und in hohem Alter (88) sowie bei Krankheiten mit eingeschränkter körperlicher Aktivität (15) ist die Veränderung der Koordination ein wichtiger und beeinflussbarer Faktor; hierbei wirkt Krafttraining oft unterstützend. Beim Laufen erreichen Jungen erst mit 15-16 Jahren die niedrigen Energieumsätze von Erwachsenen; dagegen ist bei koordinativ einfachen sehr schnellen Pedalbewegungen (Wingate-Test) der Wirkungsgrad bei Kindern über 10 Jahre mindestens so hoch wie bei Erwachsenen (13). Im Gegensatz zur üblichen Altersverschlechterung (96) bleibt der Energiebedarf für das Laufen bei regelmäßig trainierenden Sportlern fast unverändert (10). Kürzlich wurde die These kontrovers diskutiert, dass der Wirkungsgrad im Alter steigt, weil der Anteil langsamer Muskelfasern mit angeblich besserem η zunimmt (95, 118). Möglicherweise liegen dieser Deutung methodische Fehler zugrunde (schnell ansteigende Belastung statt ausreichend lang dauernder Stufen). Nach Layec et al. (75) nimmt η im Alter ab wegen massiv gesteigerter Ionenpumpenaktivität.

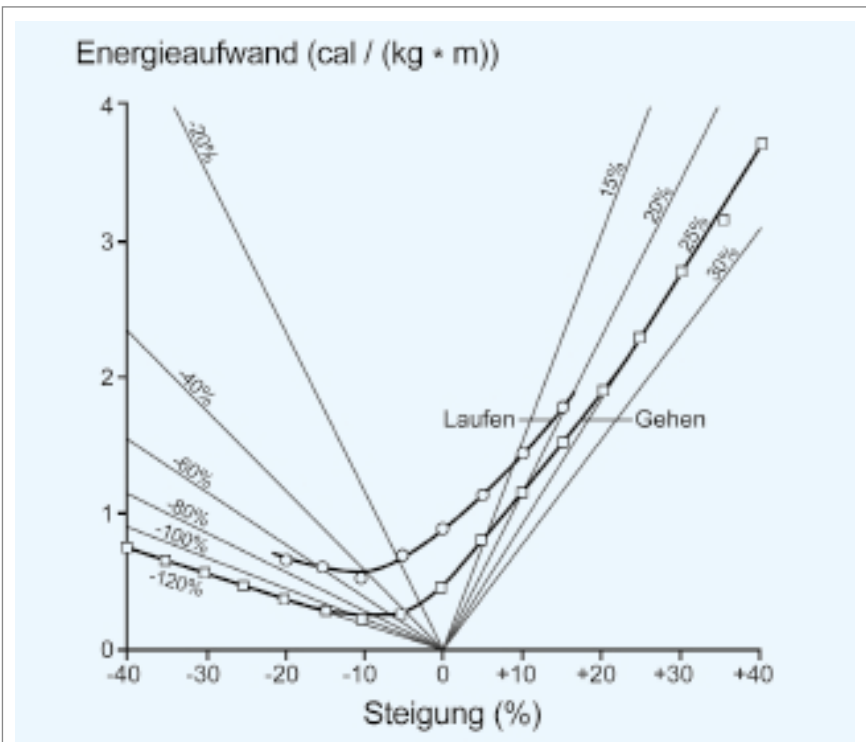


Abbildung 6

Energieaufwand beim Gehen und Laufen in Abhängigkeit von der Steigung. Bei der Abwärtsbewegung ist der gemessene Energieumsatz meist niedriger als ohne Steigung und erreicht ein Minimum bei -10%. Gerade Linien η_{netto} . Aus (85) mit Genehmigung.

Ein eindeutiger Geschlechtsunterschied für η scheint nicht zu bestehen (9, 52, 121). Laut Aura u. Komi (5) ist η für positive Arbeit bei Männern etwas besser, bei Frauen dagegen für negative Arbeit, sodass sich die Werte beim Dehnungs-Verkürzungszyklus annähern (38,1 und 35,5%).

Umwelt

Die Temperatur hat einen Einfluss, weil die Energie zum Kühlen oder Aufheizen beträchtlich sein kann. Bei starker Kälte kommt es zu einer Wirkungsgradabnahme durch Dehydrierung der Muskeln (110). Entkopplungsproteine in den muskulären Mitochondrien haben keinen Einfluss auf den Gesamtkörperenergieumsatz (47). Nach He et al. (61) steigt der Wirkungsgrad mit der Temperatur (12-20°) in isolierten Muskelfasern des Menschen, weil die mechanische Leistung mehr zunimmt als der ATP-Verbrauch. Bell u. Ferguson (11) fanden einen leichten Anstieg von η_{netto} auch in vivo bei jungen, aber nicht bei alten Frauen, wenn die Muskeltemperatur um 3° erhöht wurde. Die Tretfrequenz mit dem höchsten Wirkungsgrad (etwa 60-70/min in Abbildung 4) nimmt bei Aufheizung des Muskels zu (49).

In Höhe nimmt die Leistungsfähigkeit für viele Sportarten ab. Nur wenn der verminderte Luftwiderstand eine erhebliche Rolle spielt (Würfe, Sprünge, kurze Laufstrecken, aber auch Raddistanzen zwischen 1000 m und 50 km), können Rekorde aufgestellt werden (42, 69). In akuter Hypoxie (Unterdruckkammer) nimmt η_{netto} bei Fahrradergometrie ab 3000 m simulierter Höhe signifikant ab (56). Nach Akklimatisierung wurde aber verschiedentlich ein verbesserter Wirkungsgrad bei Ergometrie behauptet, weil die $\dot{V}O_2$ im Vergleich zum Tiefland vermindert war (z. B. (57)). Dagegen fanden andere (78, 83) keine Änderung der $\dot{V}O_2$. Die Ursache für die Diskrepanzen ist vermutlich eine sauerstoffsparende Abnahme der Fettoxidation zu Gunsten von Kohlenhydraten durch verminderte

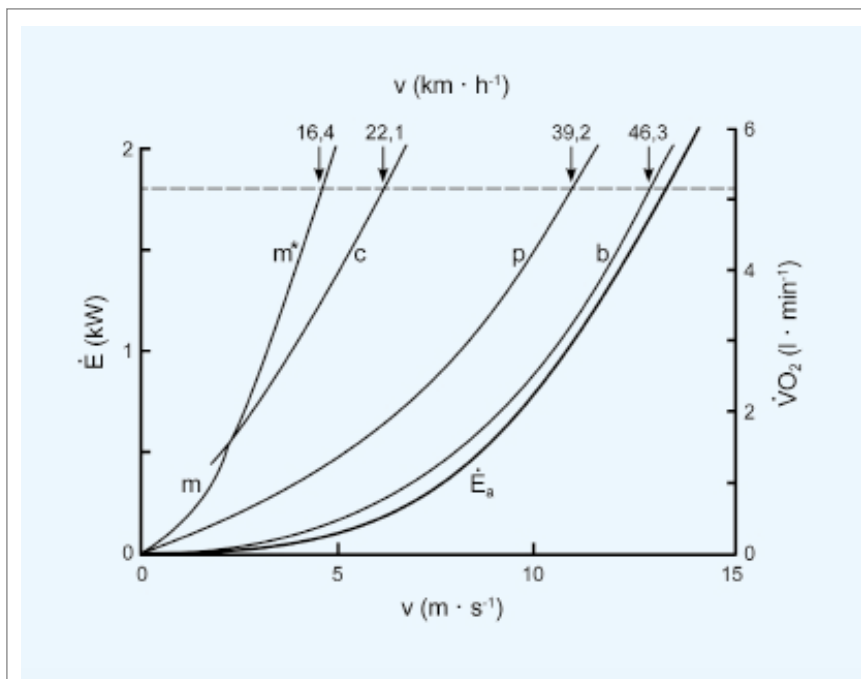


Abbildung 7

Netto-Energieverbrauch beim Gehen (m), Sportgehen (m^*), Laufen (c), Eislaufen (p) und Radfahren (b) eines hypothetischen Sportlers (70kg, 175cm) in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit v . E_3 Energieverbrauch gegen den Luftwiderstand, --- $\dot{V}O_{2,max}$. Aus (43) mit Genehmigung.

β -Rezeptoren-Aktivierung nach einigen Wochen in der Höhe, die den Sauerstoffbedarf für die ATP-Bildung verringert (101). Dem scheint zu widersprechen, dass Erythropoetin (Epo) den Fettstoffwechsel steigern kann (2, 30); dies wurde aber nur in Normoxie untersucht und wird vermutlich in Höhe durch die Änderungen der vegetativen Innervation übertroffen. Green et al. (59) berechneten eine Zunahme des Wirkungsgrades nach der Rückkehr aus 6194 m Höhe. Aber ihre Versuchspersonen hyperventilierten zumindest in einem Teil der Belastungstests, so dass der erhöhte RQ kein korrektes Maß für das kalorische Äquivalent war; auch über die Tretfrequenz wird nichts ausgesagt.

Auch der angebliche bessere Wirkungsgrad bei Höhenbewohnern ist nicht gesichert (Übersicht bei (22, 29, 35)). Niedrigere $\dot{V}O_2$ bei Tibetern könnten abgesehen vom Fettstoffwechsel zusätzlich mit geringerer Atemarbeit durch vermehrte NO-Bildung (48) und dem Körperbau zusammenhängen. Berechnet man aus Daten von Ge et al. (55) η_{netto} bei Tibetern auf 4700m Höhe (20-27%), ist der Wert zwar besser als bei akklimatisierten Chinesen, aber fast gleich wie bei Messungen im Flachland. Hochachka et al. (66) beschrieben eine Wirkungsgradverbesserung (Fahrradergometer) bei Hochlandindios, die sie auf Meereshöhe mit Tieflandbewohnern verglichen und spekulierten über eine Harmonisierung des Stoffwechsels („Fine tuning of ATP production“).

Eine Übersicht über teils positive, teils negative Proteinänderungen in Hypoxie findet man bei Flueck (50). Die Wirkungsgradmessungen von Hochachka et al. (66) sind aber wahrscheinlich fehlerhaft (24, 29). Der Nettowirkungsgrad bei ihren Flachlandbewohnern erreicht teilweise nur 10%. Bei Kenianern ist die $\dot{V}O_2$ beim Laufen sowohl in der Höhe wie im Tiefland relativ niedrig, was mit Besonderheiten des Körperbaus (niedriger Body Mass Index, lange dünne Beine, gute elastische Energiespeicherung) erklärt wird (73, 104)). Brutsaert et al. (29) kommen nach umfangreichen eigenen Untersuchungen bei Andenbewohnern und einer Durchsicht

der Literatur über Himalayabewohner zu dem Schluss, dass es keine Wirkungsgradverbesserungen bei diesen Gruppen gibt. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass weder akute noch chronische Hypoxie einen positiven Effekt auf η haben dürfte.

Wirkungsgrad und Stickstoffmonoxid

Die Aufnahme von Nitraten, z. B. aus Rote-Beete-Saft, verringert häufig, aber nicht unter allen Bedingungen, die $\dot{V}O_2$ für submaximale Leistungen um bis zu 5% (Zusammenstellung bei (6, 37, 100)). Nitrate sind eine Quelle für Stickstoffmonoxid, das u. a. die Gefäße erweitert. Der Effekt auf die $\dot{V}O_2$ wird als Verbesserung des Wirkungsgrads gedeutet. Gleiche Mechanismen wie beim Training werden diskutiert: Verringerter ATP-Verbrauch durch Verlängerung des Elementarzyklus der Kontraktion und geringere Verluste bei der ATP-Bildung im Mitochondrium. Denkbar ist auch eine Abnahme von Herz- und Atemarbeit durch die NO-bedingte Querschnittszunahme von Gefäßen und Bronchien oder eine Senkung der Körpertemperatur durch vermehrte Hautdurchblutung.

Leider wurde häufig der RQ nicht angegeben oder die veröffentlichten Werte sind nicht korrekt. In den Untersuchungen mit RQ-Messung lässt sich schätzungsweise ein Drittel des Effekts einer vermehrten Kohlenhydratverwertung zuzuschreiben (23). Eine Steigerung von η_{netto} läge danach nur bei etwa 1% absolut. Der Effekt scheint am stärksten bei Typ II-Fasern und in Hypoxie zu sein, bei Trainierten lässt er sich nur selten nachweisen (4, 70). Insgesamt bleibt die Wirkung umstritten (18, 19). Einige Autoren (z. B. (100)) weisen auch auf das kanzerogene Risiko übermäßiger Nitratzufuhr hin.

Wirkungsgrad und Doping

Hierzu scheint es keine systematischen Untersuchungen zu geben. In einer Studie zur Epo-Wirkung bei Freizeitsportlern tendierte der Energieumsatz bei 100W nach 13 Wochen Epo-Gabe nach oben (84). Im Gegensatz dazu berichtete Coyle (39) über eine kleine Verbesserung von η_{brutto} (21,2 auf 23,1%; $\dot{V}O_{2,max}$ konstant) bei einem überragenden Radsportler während 8 Jahren. Inzwischen ist bekannt, dass er mit Cortison, Androstenon und Epo gedopt hatte. Die Ergebnisse wurden allerdings angezweifelt (107).

Schlussfolgerungen

Der intramuskuläre Nettowirkungsgrad liegt bei etwa 30%. Bei Ganzkörperbetrachtung ist er für einfache Drehbewegungen frequenzabhängig und erreicht maximal etwa 26%. Vorübergehende Speicherung potenzieller, kinetischer und elastischer Energie spielt oft eine große Rolle, beim Laufen sind fast doppelt so hohe Werte möglich. Außerdem kann der Wirkungsgrad für komplexere Bewegungen durch Übung erheblich verbessert werden, weil wegen Koordinationsoptimierung Energie gespart wird. Dagegen scheint die mitochondriale Energielieferung nicht trainierbar zu sein.

Eine Verbesserung des Wirkungsgrades durch Höheraufenthalt ist nicht bewiesen, offensichtlich verringert ein relative Zunahme des Kohlenhydratumsatzes den Sauerstoffverbrauch. Eine Verbesserung des Wirkungsgrades durch Nitratgabe ist ebenfalls nicht eindeutig bewiesen.

Eine praktische Bedeutung haben Wirkungsgradbestimmungen, wenn der Energieaufwand für Bewegungen bei Muskelarbeit und im Sport überprüft und eventuell verringert werden soll. Viele Aussagen zum Wirkungsgrad sind aber nicht so genau wie möglich oder sogar zweifelhaft, weil nicht der Energieumsatz, sondern nur die $\dot{V}O_2$ bestimmt oder Vergleiche bei verschiedenen Bewegungsfrequenzen gemacht wurden. Es ist erstaunlich, dass $\dot{V}CO_2$ nicht regelmäßig berücksichtigt wird, obwohl praktisch alle Spirometrieeräte die Messung vornehmen. ■

Angaben zu finanziellen Interessen und Beziehungen, wie Patente, Honorare oder Unterstützung durch Firmen:
Keine

Literatur

- (1) ANNAHEIM S, BOUTELLIER U, KOHLER G. The energetically optimal cadence decreases after prolonged cycling exercise. *Eur J Appl Physiol.* 2010; 109: 1103-1110. doi:10.1007/s00421-010-1431-9
- (2) ANNAHEIM S, JACOB M, KRAFFT A, BREYMANN C, REHM M, BOUTELLIER U. RhEPO improves time to exhaustion by non-hematopoietic factors in humans. *Eur J Appl Physiol.* 2016; 116: 623-633. doi:10.1007/s00421-015-3322-6
- (3) ARDIGO LP, SAIBENE F, MINETTI AE. The optimal locomotion on gradients: walking, running or cycling? *Eur J Appl Physiol.* 2003; 90: 365-371. doi:10.1007/s00421-003-0882-7
- (4) ARNOLD JT, OLIVER SJ, LEWIS-JONES TM, WYLIE LJ, MACDONALD JH. Beetroot juice does not enhance altitude running performance in well-trained athletes. *Appl Physiol Nutr Metab.* 2015; 40: 590-595. doi:10.1139/apnm-2014-0470
- (5) AURA O, KOMI PV. The mechanical efficiency of locomotion in men and women with special emphasis on stretch-shortening cycle exercises. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 1986; 55: 37-43. doi:10.1007/BF00422890
- (6) BAILEY SJ, VANHATALO A, WINYARD PG, JONES AM. The nitrate-nitrite-nitric oxide pathway: Its role in human exercise physiology. *Eur J Sport Sci.* 2012; 12: 309-320. doi:10.1080/17461391.2011.635705
- (7) BARCLAY CJ. Energetics of contraction. *Compr Physiol.* 2015; 5: 961-995. doi:10.1002/cphy.c140038
- (8) BARCLAY CJ, WEBER CL. Slow skeletal muscles of the mouse have greater initial efficiency than fast muscles but the same net efficiency. *J Physiol.* 2004; 559: 519-533. doi:10.1113/jphysiol.2004.069096
- (9) BEAVEN CM, WILLIS SJ, COOK CJ, HOLMBERG HC. Physiological comparison of concentric and eccentric arm cycling in males and females. *PLoS ONE.* 2014; 9: e112079. doi:10.1371/journal.pone.0112079
- (10) BECK ON, KIPP S, ROBY JM, GRABOWSKI AM, KRAM R, ORTEGA JD. Older runners retain youthful running economy despite biomechanical differences. *Med Sci Sports Exerc.* 2016; 48: 697-704. doi:10.1249/MSS.0000000000000820
- (11) BELL MP, FERGUSON RA. Interaction between muscle temperature and contraction velocity affects mechanical efficiency during moderate-intensity cycling exercise in young and older women. *J Appl Physiol* (1985) 107: 763-769, 2009.
- (12) BENEKE R, HÜTLER M. The effect of training on running economy and performance in recreational athletes. *Med Sci Sports Exerc.* 2005; 37: 1794-1799. doi:10.1249/01.mss.0000176399.67121.02
- (13) BENEKE R, HÜTLER M, LEITHÄUSER RM. Anaerobic performance and metabolism in boys and male adolescents. *Eur J Appl Physiol.* 2007; 101: 671-677. doi:10.1007/s00421-007-0546-0
- (14) BENEKE R, LEITHÄUSER RM. Energy cost of running related to running intensity and peak oxygen uptake. *Dtsch Z Sportmed.* 2017; 68: 196-202. doi:10.5960/dzsm.2017.296
- (15) BENEKE R, MEYER K. Walking performance and economy in chronic heart failure patients pre and post exercise training. *Eur J Appl Physiol.* 1997; 75: 246-251. doi:10.1007/s004210050155
- (16) BENEKE R, POLLMANN C, BLEIF I, LEITHÄUSER RM, HÜTLER M. How anaerobic is the Wingate Anaerobic Test for humans? *Eur J Appl Physiol.* 2002; 87: 388-392. doi:10.1007/s00421-002-0622-4
- (17) BENEKE R, TAYLOR MJ. What gives Bolt the edge-A.V. Hill knew it already! *J Biomech.* 2010; 43: 2241-2243. doi:10.1016/j.jbiomech.2010.04.011
- (18) BESCÓS R, SUREDA A, TUR JA, PONS A. The effect of nitric-oxide-related supplements on human performance. *Sports Med.* 2012; 42: 99-117. doi:10.2165/11596860-000000000-00000
- (19) BETTERIDGE S, BESCOS R, MARTORELL M, PONS A, GARNHAM AP, STATHIS CC, AND MCCONNELL GK. No effect of acute beetroot juice ingestion on oxygen consumption, glucose kinetics, or skeletal muscle metabolism during submaximal exercise in males. *J Appl Physiol.* 2016; 120: 391-398. doi:10.1152/jappphysiol.00658.2015
- (20) BOLGER CM, SANDBAKK O, ETTEMA G, FEDEROLF P. How hinge positioning in cross-country ski bindings affect exercise efficiency, cycle characteristics and muscle coordination during submaximal roller skiing. *PLoS ONE.* 2016; 11: e0153078. doi:10.1371/journal.pone.0153078

- (21) **BÖNEKER C, MAASSEN N, BÖNING D.** Energieumsatz und Wirkungsgrad beim Bogenschiessen (Energy turnover and efficiency of archers). *Dtsch Z Sportmed.* 1983; 2: 44-48.
- (22) **BÖNING D.** Altitude and hypoxia training - effects on performance capacity and physiological functions at sea level. *Med Sport.* 2002; 6: E7-E17.
- (23) **BÖNING D.** „Biodoping“ mit Roter Beete? Spekulationen über einen besseren Wirkungsgrad des Muskelstoffwechsels (Biodoping with beetroot? Speculations about improved efficiency). *Dtsch Z Sportmed.* 2012; 63: 337-339. doi:10.5960/dzsm.2012.048
- (24) **BÖNING D.** Efficiency after altitude acclimatization. *J Appl Physiol.* 2001; 91: 1014-1015.
- (25) **BÖNING D, GÖNEN Y, MAASSEN N.** Relationship between work load, pedal frequency, and physical fitness. *Int J Sports Med.* 1984; 05: 92-97. doi:10.1055/s-2008-1025887
- (26) **BÖNING D, PRIES AR.** Pitfalls of efficiency determination in cycling ergometry. *J Appl Physiol.* 2013; 115: 1862. doi:10.1152/jappphysiol.01021.2013
- (27) **BROOKS GA.** Bioenergetics of exercising humans. *Compr Physiol.* 2012; 2: 537-562. doi:10.1002/cphy.c110007
- (28) **BRUNELLO E, RECONDITI M, ELANGOVAN R, LINARI M, SUN YB, NARAYANAN T, PANINE P, PIAZZESI G, IRVING M, LOMBARDI V.** Skeletal muscle resists stretch by rapid binding of the second motor domain of myosin to actin. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2007; 104: 20114-20119. doi:10.1073/pnas.0707626104
- (29) **BRUTSAERT TD, HAAS JD, SPIELVOGEL H.** Absence of work efficiency differences during cycle ergometry exercise in Bolivian Aymara. *High Alt Med Biol.* 2004; 5: 41-59. doi:10.1089/152702904322963681
- (30) **CAILLAUD C, CONNES P, BEN SAAD H, MERCIER J.** Erythropoietin enhances whole body lipid oxidation during prolonged exercise in humans. *J Physiol Biochem.* 2015; 71: 9-16. doi:10.1007/s13105-014-0374-8
- (31) **CASTRONOVO AM, CONFORTO S, SCHMID M, BIBBO D, D'ALESSIO T.** How to assess performance in cycling: the multivariate nature of influencing factors and related indicators. *Front Physiol* 4 Art. 116: 1-10, 2013.
- (32) **CAVAGNA GA, KANEKO M.** Mechanical work and efficiency in level walking and running. *J Physiol.* 1977; 268: 467-481. doi:10.1113/jphysiol.1977.sp011866
- (33) **CAVAGNA GA, THYS H, ZAMBONI A.** The sources of external work in level walking and running. *J Physiol.* 1976; 262: 639-657. doi:10.1113/jphysiol.1976.sp011613
- (34) **CAVANAGH PR, KRAM R.** Mechanical and muscular factors affecting the efficiency of human movement. *Med Sci Sports Exerc.* 1985; 17: 326-331. doi:10.1249/00005768-198506000-00005
- (35) **CERRETELLI P, GELFI C.** Energy metabolism in hypoxia: reinterpreting some features of muscle physiology on molecular grounds. *Eur J Appl Physiol.* 2011; 111: 421-432. doi:10.1007/s00421-010-1399-5
- (36) **CHAVARREN J, CALBET JAL.** Cycling efficiency and pedalling frequency in road cyclists. *Eur J Appl Physiol.* 1999; 80: 555-563. doi:10.1007/s004210050634
- (37) **CLEMENTS WT, LEE SR, BLOOMER RJ.** Nitrate ingestion: a review of the health and physical performance effects. *Nutrients.* 2014; 6: 5224-5264. doi:10.3390/nu6115224
- (38) **COX PJ, KIRK T, ASHMORE T, WILLERTON K, EVANS R, SMITH A, MURRAY AJ, STUBBS B, WEST J, MCLURE SW, KING MT, DODD MS, HOLLOWAY C, NEUBAUER S, DRAWER S, VEECH RL, GRIFFIN JL, AND CLARKE K.** Nutritional ketosis alters fuel preference and thereby endurance performance in athletes. *Cell Metab.* 2016; 24: 256-268. doi:10.1016/j.cmet.2016.07.010
- (39) **COYLE EF.** Improved muscular efficiency displayed as Tour de France champion matures. *J Appl Physiol.* 2005; 98: 2191-2196. doi:10.1152/jappphysiol.00216.2005
- (40) **COYLE EF, SIDOSSIS LS, HOROWITZ JF, BELTZ JD.** Cycling efficiency is related to the percentage of type I muscle fibers. *Med Sci Sports Exerc.* 1992; 24: 782-788. doi:10.1249/00005768-199207000-00008
- (41) **DE MARÉES H.** Sportphysiologie. Hellenthal: Sportverlag Strauss, 2003, p. 800.
- (42) **DI PRAMPERO PE.** Cycling on Earth, in space, on the Moon. *Eur J Appl Physiol.* 2000; 82: 345-360. doi:10.1007/s004210000220
- (43) **DI PRAMPERO PE.** The energy cost of human locomotion on land and in water. *Int J Sports Med.* 1986; 07: 55-72. doi:10.1055/s-2008-1025736
- (44) **DIVAKARUNI AS, BRAND MD.** The regulation and physiology of mitochondrial proton leak. *Physiology (Bethesda).* 2011; 26: 192-205. doi:10.1152/physiol.00046.2010
- (45) **EDWARDS LM, HOLLOWAY CJ, MURRAY AJ, KNIGHT NS, CARTER EE, KEMP GJ, THOMPSON CH, TYLER DJ, NEUBAUER S, ROBBINS PA, CLARKE K.** Endurance exercise training blunts the deleterious effect of high-fat feeding on whole body efficiency. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol.* 2011; 301: R320-R326. doi:10.1152/ajpregu.00850.2010
- (46) **EDWARDS LM, MURRAY AJ, HOLLOWAY CJ, CARTER EE, KEMP GJ, GODREANU I, BROOKER H, TYLER DJ, ROBBINS PA, AND CLARKE K.** Short-term consumption of a high-fat diet impairs whole-body efficiency and cognitive function in sedentary men. *FASEB J.* 2011; 25: 1088-1096. doi:10.1096/fj.10-171983
- (47) **ERLANSON-ALBERTSSON C.** The role of uncoupling proteins in the regulation of metabolism. *Acta Physiol Scand.* 2003; 178: 405-412. doi:10.1046/j.1365-201X.2003.01159.x
- (48) **ERZURUM SC, GHOSH S, JANOCHA AJ, XU W, BAUER S, BRYAN NS, TEJERO J, HEMANN C, HILLE R, STUEHR DJ, FEELISCH M, AND BEALL C.** Higher blood flow and circulating NO products offset high-altitude hypoxia among Tibetans. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2007; 104: 17593-17598. doi:10.1073/pnas.0707462104
- (49) **FERGUSON RA, BALL D, SARGEANT AJ.** Effect of muscle temperature on rate of oxygen uptake during exercise in humans at different contraction frequencies. *J Exp Biol.* 2002; 205: 981-987.
- (50) **FLUECK M.** Plasticity of the muscle proteome to exercise at altitude. *High Alt Med Biol.* 2009; 10: 183-193. doi:10.1089/ham.2008.1104
- (51) **FRAYN KN.** Calculation of substrate oxidation rates in vivo from gaseous exchange. *J Appl Physiol.* 1983; 55: 628-634.
- (52) **FREYSCHUSS U.** Comparison between arm and leg exercise in women and men. *Scand J Clin Lab Invest.* 1975; 35: 795-800. doi:10.1080/00365517509095812
- (53) **GAESSER GA, BROOKS GA.** Metabolic bases of excess post-exercise oxygen consumption: a review. *Med Sci Sports Exerc.* 1984; 16: 29-43. doi:10.1249/00005768-198401000-00008
- (54) **GAESSER GA, BROOKS GA.** Muscular efficiency during steady-rate exercise: effects of speed and work rate. *J Appl Physiol.* 1975; 38: 1132-1139.
- (55) **GE RL, CHEN QH, WANG LH, GEN D, YANG P, KUBO K, FUJIMOTO K, MATSUZAWA Y, YOSHIMURA K, TAKEOKA M, AND TOBAYASHI T.** Higher exercise performance and lower $\dot{V}O_{2max}$ in Tibetan than Han residents at 4,700 m altitude. *J Appl Physiol.* 1994; 77: 684-691.
- (56) **GOLEC L, DEBINSKI W.** Work efficiency and the coefficient of recovery effectiveness in hypoxia. *Biol Sport.* 1993; 10: 115-118.
- (57) **GORE CJ, CLARK SA, SAUNDERS PU.** Nonhematological mechanisms of improved sea-level performance after hypoxic exposure. *Med Sci Sports Exerc.* 2007; 39: 1600-1609. doi:10.1249/mss.0b013e3180de49d3
- (58) **GRASSI B, ROSSITER HB, ZOLADZ JA.** Skeletal muscle fatigue and decreased efficiency: two sides of the same coin? *Exerc Sport Sci Rev.* 2015; 43: 75-83. doi:10.1249/JES.0000000000000043
- (59) **GREEN HJ, ROY B, GRANT S, HUGHSON R, BURNETT M, OTTO C, PIPE A, MCKENZIE D, AND JOHNSON M.** Increases in submaximal cycling efficiency mediated by altitude acclimatization. *J Appl Physiol.* 2000; 89: 1189-1197.
- (60) **HANSEN EA, SJOGAARD G.** Relationship between efficiency and pedal rate in cycling: significance of internal power and muscle fiber type composition. *Scand J Med Sci Sports.* 2007; 17: 408-414.
- (61) **HE ZH, BOTTINELLI R, PELLEGRINO MA, FERENCZI MA, REGGIANI C.** ATP consumption and efficiency of human single muscle fibers with different myosin isoform composition. *Biophys J.* 2000; 79: 945-961. doi:10.1016/S0006-3495(00)76349-1
- (62) **HERZOG W, POWERS K, JOHNSTON K, DUVALL M.** A new paradigm for muscle contraction. *Front Phys.* 2015; 6: 174. doi:10.3389/fphys.2015.00174

- (63) **HESSER CM, LINNARSSON D, BJURSTEDT H.** Cardiorespiratory and metabolic responses to positive, negative and minimum-load dynamic leg exercise. *Respir Physiol.* 1977; 30: 51-67. doi:10.1016/0034-5687(77)90021-4
- (64) **HILL AV.** The efficiency of mechanical power development during muscular shortening and its relation to load. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 1964; 159: 319-324. doi:10.1098/rspb.1964.0005
- (65) **HILL AV.** Production and absorption of work by muscle. *Science.* 1960; 131: 897-903. doi:10.1126/science.131.3404.897
- (66) **HOCHACHKA PW, STANLEY C, MATHESON GO, MCKENZIE DC, ALLEN PS, PARKHOUSE WS.** Metabolic and work efficiencies during exercise in Andean natives. *J Appl Physiol.* 1991; 70: 1720-1730.
- (67) **HOPKER JG, COLEMAN DA, GREGSON HC, JOBSON SA, VON DER HT, WILES J, PASSFIELD L.** The influence of training status, age, and muscle fibre type on cycling efficiency and endurance performance. *J Appl Physiol.* 2013; 115: 723-729. doi:10.1152/jappphysiol.00361.2013
- (68) **HUNTER GR, MCCARTHY JP, BAMMAN MM, LARSON-MEYER DE, FISHER G, NEWCOMER BR.** Exercise economy in African American and European American women. *Eur J Appl Physiol.* 2011; 111: 1863-1869. doi:10.1007/s00421-010-1816-9
- (69) **JOKL E, JOKL P, SEATON DC.** Effect of altitude upon 1968 Olympic Games running performance. *Int J Biometr.* 1969; 13: 309-311. doi:10.1007/BF01553038
- (70) **JONES AM, FERGUSON SK, BAILEY SJ, VANHATALO A, POOLE DC.** Fiber type-specific effects of dietary nitrate. *Exerc Sport Sci Rev.* 2016; 44: 53-60. doi:10.1249/JES.00000000000000074
- (71) **KEHLER AL, HAJKOVA E, HOLMBERG HC, KRAM R.** Forces and mechanical energy fluctuations during diagonal stride roller skiing; running on wheels? *J Exp Biol.* 2014; 217: 3779-3785. doi:10.1242/jeb.107714
- (72) **KOHLER G, BOUTELLIER U.** The generalized force-velocity relationship explains why the preferred pedaling rate of cyclists exceeds the most efficient one. *Eur J Appl Physiol.* 2005; 94: 188-195. doi:10.1007/s00421-004-1283-2
- (73) **LARSEN HB, SHEEL AW.** The Kenyan runners. *Scand J Med Sci Sports.* 2015; 25: 110-118. doi:10.1111/sms.12573
- (74) **LAYEC G, BRINGARD A, LE FUR Y, MICALLEF JP, VILMEN C, PERREY S, COZZONE PJ, AND BENDAHA D.** Mitochondrial coupling and contractile efficiency in humans with high and low $\dot{V}O_2$ peaks. *Med Sci Sports Exerc.* 2016; 48: 811-821. doi:10.1249/MSS.0000000000000858
- (75) **LAYEC G, HART CR, TRINITY JD, LE FUR Y, JEONG EK, RICHARDSON RS.** Skeletal muscle work efficiency with age: the role of non-contractile processes. *Clin Sci (Lond).* 2015; 128: 213-223. doi:10.1042/CS20140274
- (76) **LEIRDAL S, ETTEMA G.** The relationship between cadence, pedalling technique and gross efficiency in cycling. *Eur J Appl Physiol.* 2011; 111: 2885-2893. doi:10.1007/s00421-011-1914-3
- (77) **LEITHÄUSER RM, BÖNING D, HÜTLER M, BENEKE R.** Enhancement on Wingate anaerobic test performance with hyperventilation. *Int J Sports Physiol Perform.* 2016; 11: 627-634. doi:10.1123/ijspp.2015-0001
- (78) **LEVETT DZ, FERNANDEZ BO, RILEY HL, MARTIN DS, MITCHELL K, LECKSTROM CA, INCE C, WHIPP BJ, MYTHEN MG, MONTGOMERY HE, GROCCOTT MP, FEELISCH M; CAUDWELL EXTREME EVEREST RESEARCH GROUP.** The role of nitrogen oxides in human adaptation to hypoxia. *Sci Rep.* 2011; 1: 109. doi:10.1038/srep00109
- (79) **LICHTWARK GA, BARCLAY CJ.** A compliant tendon increases fatigue resistance and net efficiency during fatiguing cyclic contractions of mouse soleus muscle. *Acta Physiol (Oxf).* 2012; 204: 533-543. doi:10.1111/j.1748-1716.2011.02361.x
- (80) **LOISELLE DS, TRAN K, CRAMPIN EJ, CURTIN NA.** Why has reversal of the actin-myosin cross-bridge cycle not been observed experimentally? *J Appl Physiol.* 2010; 108: 1465-1471. doi:10.1152/jappphysiol.01198.2009
- (81) **LUCIA A, HOYOS J, CHICHARRO JL.** Physiology of professional road cycling. *Sports Med.* 2001; 31: 325-337. doi:10.2165/00007256-200131050-00004
- (82) **LUCIA A, HOYOS J, CHICHARRO JL.** Preferred pedalling cadence in professional cycling. *Med Sci Sports Exerc.* 2001; 33: 1361-1366. doi:10.1097/00005768-200108000-00018
- (83) **LUNDBY C, CALBET JA, SANDER M, VAN HG, MAZZEO RS, STRAY-GUNDERSEN J, STAGER JM, CHAPMAN RF, SALTIN B, LEVINE BD.** Exercise economy does not change after acclimatization to moderate to very high altitude. *Scand J Med Sci Sports.* 2007; 17: 281-291.
- (84) **LUNDBY C, ROBACH P, BOUSHEL R, THOMSEN JJ, RASMUSSEN P, KOSKOLOU M, AND CALBET JA.** Does recombinant human Epo increase exercise capacity by means other than augmenting oxygen transport? *J Appl Physiol.* 2008; 105: 581-587. doi:10.1152/jappphysiol.90484.2008
- (85) **MARGARIA R.** Biomechanics and energetics of muscular exercise. Oxford: Clarendon Press, 1976.
- (86) **MCBRIDE JM, SNYDER JG.** Mechanical efficiency and force-time curve variation during repetitive jumping in trained and untrained jumpers. *Eur J Appl Physiol.* 2012; 112: 3469-3477. doi:10.1007/s00421-012-2327-7
- (87) **MENDELKOPF LJ, KAHLE JT, HIGHSMITH MJ.** Energy costs and performance of transtibial amputees and non-amputees during walking and running. *Int J Sports Med.* 2014; 35: 1223-1228. doi:10.1055/s-0034-1382056
- (88) **MIAN OS, THOM JM, ARDIGO LP, NARICI MV, MINETTI AE.** Metabolic cost, mechanical work, and efficiency during walking in young and older men. *Acta Physiol (Oxf).* 2006; 186: 127-139. doi:10.1111/j.1748-1716.2006.01522.x
- (89) **MINETTI AE, MOIA C, ROI GS, SUSTA D, FERRETTI G.** Energy cost of walking and running at extreme uphill and downhill slopes. *J Appl Physiol.* 2002; 93: 1039-1046. doi:10.1152/jappphysiol.01177.2001
- (90) **MOGENSEN M, BAGGER M, PEDERSEN PK, FERNSTROM M, SAHLIN K.** Cycling efficiency in humans is related to low UCP3 content and to type I fibres but not to mitochondrial efficiency. *J Physiol.* 2006; 571: 669-681. doi:10.1113/jphysiol.2005.101691
- (91) **MOSELEY L, ACHTEN J, MARTIN JC, JEUKENDRUP AE.** No differences in cycling efficiency between world-class and recreational cyclists. *Int J Sports Med.* 2004; 25: 374-379. doi:10.1055/s-2004-815848
- (92) **NIINIMAA V, SHEPHARD RJ, DYON M.** Determinations of performance and mechanical efficiency in nordic skiing. *Br J Sports Med.* 1979; 13: 62-65. doi:10.1136/bjism.13.2.62
- (93) **NISHIKAWA K.** Eccentric contraction: unraveling mechanisms of force enhancement and energy conservation. *J Exp Biol.* 2016; 219: 189-196. doi:10.1242/jeb.124057
- (94) **NOORDHOF DA, DE KONING JJ, VAN ERP T, VAN KEIMPEMA B, DE RIDDER D, OTTER R, AND FOSTER C.** The between and within day variation in gross efficiency. *Eur J Appl Physiol.* 2010; 109: 1209-1218. doi:10.1007/s00421-010-1497-4
- (95) **ORTEGA JD.** Counterpoint: skeletal muscle mechanical efficiency does not increase with age. *J Appl Physiol.* 2013; 114: 1109-1111. doi:10.1152/jappphysiol.01438.2012a
- (96) **ORTEGA JD, FARLEY CT.** Effects of aging on mechanical efficiency and muscle activation during level and uphill walking. *J Electromyogr Kinesiol.* 2015; 25: 193-198. doi:10.1016/j.jelekin.2014.09.003
- (97) **PENAILILLO L, BLAZEVIČ AJ, NOSAKA K.** Factors contributing to lower metabolic demand of eccentric than concentric cycling. *J Appl Physiol (1985)* jap 00536 02016, 2017.
- (98) **PENDERGAST D, ZAMPARO P, DI PRAMPERO PE, CAPELLI C, CERRETELLI P, TERMIN A, CRAIG A, JR, BUSHNELL D, PASCHKE D, AND MOLLENDORF J.** Energy balance of human locomotion in water. *Eur J Appl Physiol.* 2003; 90: 377-386. doi:10.1007/s00421-003-0919-y
- (99) **PENDERGAST DR, MOON RE, KRASNEY JJ, HELD HE, ZAMPARO P.** Human Physiology in an Aquatic Environment. *Compr Physiol.* 2015; 5: 1705-1750. doi:10.1002/cphy.c140018
- (100) **POORTMANS JR, GUALANO B, CARPENTIER A.** Nitrate supplementation and human exercise performance: too much of a good thing? *Curr Opin Clin Nutr Metab Care.* 2015; 18: 599-604.
- (101) **ROBERTS AC, REEVES JT, BUTTERFIELD GE, MAZZEO RS, SUTTON JR, WOLFEL EE, AND BROOKS GA.** Altitude and beta-blockade augment glucose utilization during submaximal exercise. *J Appl Physiol.* 1996; 80: 605-615.
- (102) **ROBERTS TJ.** Contribution of elastic tissues to the mechanics and energetics of muscle function during movement. *J Exp Biol.* 2016; 219: 266-275. doi:10.1242/jeb.124446

- (103) **SANDBAKK O, ETTEMA G, LEIRDAL S, JAKOBSEN V, HOLMBERG HC.** Analysis of a sprint ski race and associated laboratory determinants of world-class performance. *Eur J Appl Physiol.* 2011; 111: 947-957. doi:10.1007/s00421-010-1719-9
- (104) **SANO K, ISHIKAWA M, NOBUE A, DANNO Y, AKIYAMA M, ODA T, ITO A, HOFFREN M, NICOL C, LOCATELLI E, AND KOMI PV.** Muscle-tendon interaction and EMG profiles of world class endurance runners during hopping. *Eur J Appl Physiol.* 2013; 113: 1395-1403. doi:10.1007/s00421-012-2559-6
- (105) **SAUNDERS PU, PYNE DB, TELFORD RD, HAWLEY JA.** Factors affecting running economy in trained distance runners. *Sports Med.* 20014; 34: 465-485.
- (106) **SCHARHAG-ROSENBERGER F, SCHOMMER K.** Die Spiroergometrie in der Sportmedizin. *Dtsch Z Sportmed.* 2013; 64: 362-366. doi:10.5960/dzsm.2013.105
- (107) **SCHUMACHER YO, VOGT S, ROECKER K, SCHMID A, COYLE EF.** Scientific considerations for physiological evaluations of elite athletes. *J Appl Physiol* (1985) 99: 1630-1631; author reply 1631-1632, 2005.
- (108) **SCHUTZ Y.** On problems of calculating energy expenditure and substrate utilization from respiratory exchange data. *Z Ernährungswiss.* 1997; 36: 255-262. doi:10.1007/BF01617794
- (109) **SHAW AJ, INGHAM SA, FOLLAND JP.** The valid measurement of running economy in runners. *Med Sci Sports Exerc.* 2014; 46: 1968-1973. doi:10.1249/MSS.0000000000000311
- (110) **SHEPHARD RJ.** Metabolic adaptations to exercise in the cold. An update. *Sports Med.* 1993; 16: 266-289. doi:10.2165/00007256-199316040-00005
- (111) **SIDOSSIS LS, HOROWITZ JF, COYLE EF.** Load and velocity of contraction influence gross and delta mechanical efficiency. *Int J Sports Med.* 1992; 13: 407-411. doi:10.1055/s-2007-1021289
- (112) **SIH BL, STUHMLER JH.** The metabolic cost of force generation. *Med Sci Sports Exerc.* 2003; 35: 623-629. doi:10.1249/01.MSS.0000058435.67376.49
- (113) **STEINACKER JM.** Performance physiology, performance analysis, training management. In: *Manual for Rowing Technique - Technique, Performance and Planning*, edited by Altenburg D, Mattes K, Steinacker JM. Wiebelsheim: Limpert; 2012: 21-52.
- (114) **STEINACKER JM, MARX TR, MARX U, LORMES W.** Oxygen consumption and metabolic strain in rowing ergometer exercise. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* 1986; 55: 240-247. doi:10.1007/BF02343794
- (115) **STUART MK, HOWLEY ET, GLADDEN LB, COX RH.** Efficiency of trained subjects differing in maximal oxygen uptake and type of training. *J Appl Physiol.* 1981; 50: 444-449.
- (116) **TABOGA P, LAZZER S, FESSEHATSION R, AGOSTI F, SARTORIO A, DI PRAMPERO PE.** Energetics and mechanics of running men: the influence of body mass. *Eur J Appl Physiol.* 2012; 112: 4027-4033. doi:10.1007/s00421-012-2389-6
- (117) **ULBRICH M, RUEGG JC.** Is the chemomechanical energy transformation reversible? *Pflugers Arch.* 1976; 363: 219-222. doi:10.1007/BF00594604
- (118) **VENTURELLI M, RICHARDSON RS.** Point: skeletal muscle mechanical efficiency does increase with age. *J Appl Physiol.* 2013; 114: 1108-1109. doi:10.1152/jappphysiol.01438.2012
- (119) **VOGT S, SCHUMACHER YO, ROECKER K, DICKHUTH HH, SCHOBERER U, SCHMID A, AND HEINRICH L.** Power Output during the Tour de France. *Int J Sports Med.* 2007; 28: 756-761. doi:10.1055/s-2007-964982
- (120) **WHIPP BJ, WASSERMAN K.** Efficiency of muscular work. *J Appl Physiol.* 1969; 26: 644-648.
- (121) **YASUDA N, GASKILL SE, RUBY BC.** No gender-specific differences in mechanical efficiency during arm or leg exercise relative to ventilatory threshold. *Scand J Med Sci Sports.* 2008; 18: 205-212. doi:10.1111/j.1600-0838.2007.00637.x
- (122) **ZAMPARO P, CAPELLI C, PENDERGAST D.** Energetics of swimming: a historical perspective. *Eur J Appl Physiol.* 2011; 111: 367-378. doi:10.1007/s00421-010-1433-7