

Jachen Denoth

Institut für Biomechanik, D-MAVT, ETH Hönggerberg, Zürich

Theoretische Betrachtungen zur maximalen Leistung im Ausdauersport bei einem durch die maximale Sauerstoffaufnahme begrenzten Energieverbrauch

Zusammenfassung

In Ausdauersportarten, wie Laufen und Radfahren, spielen die zwei Variablen maximale Sauerstoffaufnahme und Bewegungsablauf eine entscheidende Rolle bezüglich Sieg oder Niederlage. Diese Abhandlung hat zum Ziel, dieser Frage theoretisch nachzugehen und mögliche Zusammenhänge aufzuzeigen.

Ausgangspunkt der Abhandlung sind die zwei Konzepte von Hill und Margaria. Hills muskelmekanische Beschreibung verbindet die mechanische Leistung eines Muskels und die dazu notwendige Energiezufuhr pro Zeiteinheit mit dem Bewegungsablauf, welcher mit der Verkürzungsgeschwindigkeit des Muskels gekoppelt ist. Margarias Konzept zeigt auf, welche Prozesse die Energiebereitstellung bestimmen. Im Ausdauerbereich ist die maximale Sauerstoffaufnahme die wichtigste Variable.

Aus der Verknüpfung der beiden Konzepte kann der Einfluss der maximalen Sauerstoffaufnahme auf die Leistung und den Bewegungsablauf bestimmt werden. Das theoretische Resultat lautet: Ist die maximale Sauerstoffaufnahme die limitierende Grösse, so kann der Muskel, ohne Laktat zu produzieren, die grösste Leistung abgeben, falls er im aeroben Bereich voll aktiviert ist und der Bewegungsablauf die Verkürzungsgeschwindigkeit so weit reduziert, dass die aerobe Energiebilanz stimmt.

Dieses theoretische Resultat – falls experimentell bestätigt – würde auch die Wahl einer tieferen Trittfrequenz am Berg im Vergleich zur Ebene durch Profi-Radrennfahrer erklären, was statistisch nachgewiesen wurde. Bei aufgerichtetem Oberkörper am Berg kann eine grössere aerobe Muskelmasse eingesetzt werden als bei tiefer Oberkörperhaltung in der Ebene. Um von der grösseren Muskelmasse am Berg profitieren zu können, muss die Trittfrequenz, die die Verkürzungsgeschwindigkeit bestimmt, so weit reduziert werden, bis die aerobe Energiebilanz stimmt.

Schweizerische Zeitschrift für «Sportmedizin und Sporttraumatologie» 56 (2), 77–81, 2008

Einleitung

Grosse sportliche Leistungen lösen immer wieder Bewunderung und Faszination aus. Seien es die Präzision und Schnelligkeit einer Bewegung beim Tischtennis, die aerodynamischen Fähigkeiten beim Skispringen oder die Leistungsfähigkeit und der Wille beim Radrennfahren. Grosse sportliche Leistungen verlangen nach noch Grösserem. Um grosse sportliche Leistungen noch zu übertreffen, werden unter anderem die Bewegungsabläufe der besten Konkurrenten und deren Materialwahl analysiert und kopiert, da angenommen wird, dass die sportliche Leistung und der dazugehörige Bewegungsablauf eng miteinander verknüpft sind. Die Frage nach der maximal möglichen Leistung bringt daher meistens den Bewe-

Abstract

In endurance activities, like running and cycling, maximum oxygen uptake and optimal movement are two relevant variables with respect to performance. The aim of this essay is to analyze possible relations of these two variables on a theoretical basis.

The origin of this essay is the concepts of Hill and Margaria. Hill's description of mechanical aspects of muscle combines mechanical power and heat production per time with the limb movement, which is coupled with the shortening velocity of the muscle. Margaria's concept describes the processes of energy sources in muscular exercises. Maximum oxygen uptake is the important variable to characterize endurance performance.

Combining these two concepts, a relation between maximum oxygen uptake and characteristics of movement can be deduced. The result can be stated as follows: If maximum oxygen uptake is the limiting factor, then the muscle produces maximum power without accumulating lactate, provided the aerobic part of the muscle is maximally activated and the shortening velocity is reduced to balance the aerobic energy.

With this theoretical result in mind, the reason why world-class cyclists in general choose a lower cadence during hill climbing compared to level ground is transparent. During hill climbing, a more upright position of the upper body is possible, more muscle power is involved compared to level ground cycling. To profit more in endurance activities, the cadence which controls the shortening velocity has to be lowered to balance energy.

gungsablauf ins Gespräch. Dieser Gedanke ist grundsätzlich nicht falsch. Der Bewegungsablauf ist durch die zeitliche Änderung der Gelenkwinkel, also ihrer Geschwindigkeiten, charakterisiert. Diese Winkelgeschwindigkeiten bestimmen die Verkürzungsgeschwindigkeit der entsprechenden Streck- und Beuge-Muskulatur und damit einen wesentlichen Parameter zur Charakterisierung der mechanischen Leistung der Muskulatur.

Die mechanische Leistung einzelner Muskeln bzw. Muskelgruppen ist über die Hill'sche Kraft-Geschwindigkeits-Relation – bekannt seit 1938 – gegeben (Hill, 1938; Hill, 1970). Die (stationäre) Leistung ist maximal, falls die Verkürzungsgeschwindigkeit einen bestimmten, optimalen Wert annimmt. Hill hat in den oben zitierten Arbeiten auch Gleichungen angegeben, welche die Wärme-

produktionsrate der Muskeln beschreiben. Die Addition von Wärmeproduktionsrate und Leistung ergibt die Energieverbrauchsrate. Über diese Hill'schen Gleichungen ist damit die notwendige Energiezufuhr bzw. Energiebereitstellung pro Zeiteinheit gegeben, welche die mechanische Leistung erst ermöglicht. Die Hill'schen Gleichungen wurden in den vergangenen Jahrzehnten in vielen Experimenten bestätigt, sodass Hills Konzept als «wahr» angenommen werden kann. Das Hillsche Konzept bildet das erste Standbein für die vorliegende Abhandlung.

Zum Thema Energiebereitstellung hat Rodolfo Margaria (Margaria, 1976) seine Arbeiten und diejenigen seiner Mitarbeiter und weiterer Wissenschaftler in einem Buch unter dem Titel «Biomechanics and Energetics of Muscular Exercise» 1976 veröffentlicht. Darin wird die Energiebereitstellung als einfaches «chemisch-physiologisches» Konzept theoretisch hergeleitet und anhand vieler Experimente aufgezeigt. Für die Energiebereitstellung, die Synthese von ADP zu ATP, stehen mehrere chemische Prozesse zur Verfügung. Im Ausdauerbereich vereinfacht sich der Ausdruck für die Energiebereitstellung zu zwei wesentlichen Grössen, welche den Energiefluss beschreiben: Sauerstoffverbrauch und Laktatproduktion pro Zeiteinheit. Margarias Konzept hat sich ebenfalls bewährt und bildet das zweite Standbein dieser kurzen Abhandlung.

Um die Bewegung im Ausdauerbereich, wie beispielsweise im Laufen oder Radfahren, zu beurteilen, wird oft der Wirkungsgrad herangezogen. Jedoch ist der Sportler primär nicht an einem hohen Wirkungsgrad, sondern an einer möglichst schnellen Zeit interessiert. Folglich sollte eine Bewegung, welche mit einer grossen Leistung verknüpft ist, nicht anhand des Wirkungsgrades beurteilt werden. Vielmehr ist die grösstmögliche Leistung bei maximaler Sauerstoffaufnahme gesucht.

Das Ziel dieser Abhandlung ist es, auf der Grundlage der zwei etablierten Konzepte – demjenigen von Hill, welches den Energieverbrauch pro Zeiteinheit mit dem Bewegungsablauf und der Leistung verknüpft, und demjenigen von Margaria, welches die Energiebereitstellung beschreibt – die Leistung und das zugehörige Bewegungsmuster zu untersuchen; und zwar bei Aktivitäten mit einem Energieverbrauch an der aeroben Grenze.

Hills Konzept: Eine kurze Zusammenfassung

W.O. Fenn und A.V. Hill haben in der Zeit von etwa 1910 bis 1950 fundamentale Versuche durchgeführt, um die mechanischen und thermodynamischen Eigenschaften der Skelettmuskulatur phänomenologisch zu beschreiben (Hill, 1970). Die typischen Versuche beinhalteten das Messen der Verkürzungsgeschwindigkeit bei vorgegebener Last und das Messen der Wärmeproduktion durch Aktivieren des Muskels bei isometrischen und isotonischen Bedingungen. Hill erkannte, dass die Verkürzungsgeschwindigkeit bei gegebener Last konstant ist und mit zunehmender Last abnimmt bis zur isometrischen Kraft, bei der keine Verkürzung mehr stattfindet. Die Wärmeproduktionsrate entspricht – bei isometrischer Bedingung – von der Menge her etwa der Hälfte der maximalen Leistung und nimmt mit zunehmender Verkürzungsgeschwindigkeit weiter zu.

Das einfachste mechanische Abbild einer Muskelfaser besteht aus einem regelbaren kontraktilem Element und zwei passiven, elastischen Elementen, eines in Serie und eines parallel geschaltet zum kontraktilem Element. Das kontraktile Element ist der eigentliche Kraftgenerator. Die zwei charakteristischen Grundbeziehungen (ohne die Längenabhängigkeit zu berücksichtigen) sind:

- die Relation zwischen erzeugter Kraft und dazugehöriger Geschwindigkeit (genauer: Verkürzungsgeschwindigkeit) des kontraktilem Elementes,
- die Relation zwischen abgegebener Wärme pro Zeiteinheit und dazugehöriger Geschwindigkeit des kontraktilem Elementes.

Die Kraft-Geschwindigkeits-Relation einer vollständig aktivierten Faser beschreibt Hill durch folgende Formel (siehe auch Abb. 1, linkes Bild):

$$P(v) = P_0 - (P_0 + a) \frac{v}{v + b} \quad (1.1)$$

mit $P(v)$ = Kraft bei der Geschwindigkeit v , P_0 = isometrische Maximalkraft, a und b = Parameter, die den Motor Muskelfaser charakterisieren.

Die obige Kraft-Geschwindigkeits-Relation wurde später sowohl von A.V. Hill selber als auch von anderen Autoren an einzelnen isolierten, intakten wie gehäuteten Fasern überprüft. Das Ergebnis all dieser Versuche zeigte, dass die Hillsche Kraft-Geschwindigkeits-Relation eine gute empirische Formel ist, welche die Mechanik der Muskulatur gut charakterisiert.

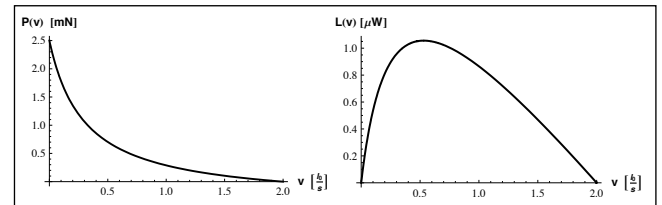


Abbildung 1: Die Kraft-Geschwindigkeits- (= $P(v)$, linkes Bild) und die Leistung-Geschwindigkeits-Relation (= $L(v)$, rechtes Bild) einer maximal aktivierten Typ-I-Faser. Die Grösse der Faser beträgt: Querschnitt $A_0 = 0.01 \text{ cm} \times 0.01 \text{ cm}$, Länge $l_0 = 3 \text{ mm}$. Bemerkung: Die maximale Leistung wird bei einem Viertel der maximalen Verkürzungsgeschwindigkeit, der optimalen Geschwindigkeit, erreicht.

Aus dieser fundamentalen Charakteristik, der Hill'schen Kraft-Geschwindigkeits-Relation, kann die mechanische Leistung (Abb. 1, rechtes Bild) direkt bestimmt werden. Sie ist gegeben durch das Produkt:

$$L(v) = P(v)v \quad (1.2)$$

Die Leistung-Geschwindigkeits-Relation einer Muskelfaser hat grosse Ähnlichkeiten mit derjenigen eines technischen Motors: Die Relation ist gekennzeichnet durch ein Maximum bei der optimalen Verkürzungsgeschwindigkeit v_{opt} , welche durch folgende Formel mit den charakteristischen Parametern P_0 , a und b verknüpft ist:

$$v_{opt} = b \left(\sqrt{\frac{P_0}{a} + 1} - 1 \right) \quad (1.3)$$

Die maximale Leistung einer aktivierten Faser errechnet sich zu:

$$L_{max} = ab \left(\sqrt{\frac{P_0}{a} + 1} - 1 \right)^2 \quad (1.4)$$

Aus den Wärmemessungen hat Hill eine erste und später dank genaueren Apparaturen eine korrigierte zweite Formel für die Wärmeproduktionsrate in Abhängigkeit der Verkürzung angegeben. Das Besondere an diesen Formeln ist, dass sie wiederum durch die charakteristischen Parameter P_0 , a und b definiert sind. Diese zweite Formel für die Wärmeproduktionsrate einer vollständig aktivierten Faser lautet (durch den Autor etwas modifiziert, siehe Abb. 2, linkes Bild, gestrichelte Linie):

$$\dot{Q} = \frac{a}{2} \left(1 + \frac{P(v)}{P_0} \right) (b + v) \quad (1.5)$$

Die Summe aus Leistung und Wärmeproduktionsrate beschreibt den Energieverbrauch $\dot{E}(v)$ pro Zeiteinheit in Abhängigkeit der Verkürzungsgeschwindigkeit (siehe Abb. 2, linkes Bild, dicke Linie):

$$\dot{E}(v) = L(v) + \dot{Q}(v) \quad (1.6)$$

Mit diesen Formeln für die Leistung und die Wärmeproduktionsrate einer vollständig aktivierten Faser ist auch der Wirkungsgrad $\eta(v)$ gegeben (Abb. 2, rechtes Bild):

$$\eta(v) = \frac{L(v)}{L(v) + \dot{Q}(v)} \quad (1.7)$$

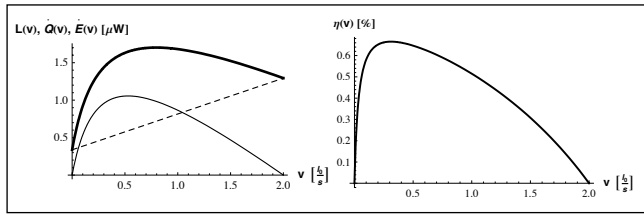


Abbildung 2: Bild links: Die Leistung-Geschwindigkeits- ($= L(v)$, dünne gestrichelte Linie), die Wärmeproduktionsrate-Geschwindigkeits- ($= \dot{Q}(v)$, dünne gestrichelte Linie) und die Energieverbrauchsrate-Geschwindigkeits-Relation ($= \dot{E}(v)$, dicke Linie) einer maximal aktivierten Typ-I-Faser. Bild rechts: Der Wirkungsgrad als Funktion der Verkürzungsgeschwindigkeit. Dimension der Faser siehe Abbildung 1. Hinweis: Die effizienteste Geschwindigkeit (maximaler Wirkungsgrad) ist kleiner als die optimale Verkürzungsgeschwindigkeit.

Der Wirkungsgrad ist am grössten bei der effizientesten Verkürzungsgeschwindigkeit v_{eff} , welche kleiner ist als die optimale, die die maximale Leistung ermöglicht ($v_{eff} < v_{opt}$), das heisst mit

$$\eta_{max} = \eta(v_{eff}) \quad (1.8)$$

Die experimentellen Resultate und die daraus abgeleiteten Relationen von Hill sind streng genommen nur für eine Muskelfaser gültig. Ein ganzer Muskel ist aus verschiedenen Fasertypen zusammengesetzt und über motorische Einheiten gesteuert. Eine Faser durchzieht (in der Regel) immer den ganzen Muskel. Die Kraft einer motorischen Einheit ist durch die Summe der am Motoneuron innervierten Fasern gegeben, da diese parallel wirken. Damit ist die Muskelkraft die Summe der Kräfte der einzelnen aktiven motorischen Einheiten. Um diese Summe der Kräfte zu bilden, muss die Variable Aktivität definiert und eingeführt werden.

Neurologisch gesehen werden die motorischen Einheiten nach dem *size-principle* aktiviert, das heisst, zuerst werden die kleinen, dann die grösseren motorischen Einheiten angesprochen. Eine über die Zeit konstante Aktivierung führt bei isometrischen Bedingungen zu einer konstanten Kraft P_{iso} , welche erlaubt, den Aktivitätszustand $Z(t)$ mit der Eigenschaft: $P_{iso} = ZP_0$ zu definieren. Das heisst, Z soll von null bis eins reichen; $Z = 1$ entspricht der maximalen Aktivität. Der Aktivitätszustand Z bestimmt (über die Kraft-Geschwindigkeits-Relation) die Leistung-Geschwindigkeits- und die Wärmeproduktionsrate. Diese zwei Relationen sind für einen reinen Typ-I-Muskel in Abbildung 3, linkes Bild dargestellt. Aus diesen zwei Beziehungen lassen sich auch die Energieverbrauchsrate (Abb. 3, rechtes Bild) und der Wirkungsgrad in Abhängigkeit der Verkürzungsgeschwindigkeit ableiten.

Die analytischen Ausdrücke der Kraft und der Wärmeproduktionsrate für reine Muskelfaser-Typen (im konzentrischen Bereich, ohne eine Kraft-Länge-Abhängigkeit zu berücksichtigen), die die Abhängigkeit vom Aktivitätszustand beschreiben, lauten:

$$\begin{aligned} P(Z, v) &= ZP(v) = Z \left(P_0 - (P_0 + a) \frac{v}{v+b} \right) \\ \dot{Q}(Z, v) &= Z\dot{Q}(v) = Z \frac{a}{2} \left(1 + \frac{P(v)}{P_0} \right) (b+v) \end{aligned} \quad (1.9)$$

Diese Ausdrücke sind das Resultat der Parallelschaltung aller Fasern. Die allgemeine Formel der Muskelkraft, die den Aktivitätszustand mitberücksichtigt, nimmt unter Berücksichtigung der Arbeiten von Phillips und Petrofsky (Petrofsky and Phillips, 1981), folgende Form an:

$$P(Z, v) = P_0(Z) - (P_0(Z) + a(Z)) \frac{v}{v+b(Z)} \quad (1.10)$$

Im Folgenden werden der Einfachheit halber nur reine Muskeltypen betrachtet, weil die Resultate durch einfache analytische Ausdrücke beschrieben werden können.

Aus der Leistung-Geschwindigkeits-Relation (Abb. 3) kann die maximale Leistung bestimmt bzw. abgelesen werden. Sie nimmt das Maximum bei der optimalen Verkürzungsgeschwindigkeit an.

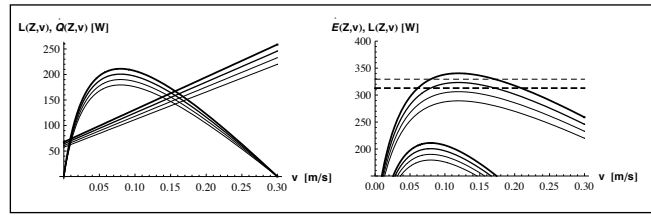


Abbildung 3: Bild links: Leistung-Geschwindigkeits- ($= L(Z, v)$) und Wärmeproduktionsrate-Geschwindigkeits-Relation ($= \dot{Q}(Z, v)$) für einen reinen Typ-I-Muskel bei vier Aktivitätszuständen $Z=1, Z=0.95, Z=0.9$ und $Z=0.85$. Der Aktivitätszustand $Z=1$ ist durch eine dicke Linie gekennzeichnet, die dünnste Linie beschreibt den Zustand $Z=0.85$. Bild rechts: Energieverbrauchsrate-Geschwindigkeits- ($= \dot{E}(Z, v)$) und zum Vergleich wieder die Leistung-Geschwindigkeits-Relation ($= L(Z, v)$) bei vier Aktivitätszuständen. Die dünn gestrichelte horizontale Linie beschreibt die notwendige Energieverbrauchsrate, um die maximale Leistung erzeugen zu können. Die dicke gestrichelte Linie beschreibt eine (maximale) Sauerstoffaufnahme pro Zeiteinheit, die um 5% tiefer liegt.

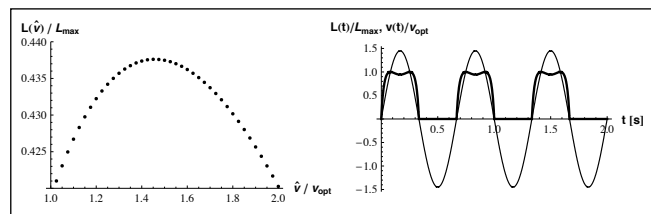


Abbildung 4: Bild links: Beispiel einer zeitabhängigen Verkürzungsgeschwindigkeit ($= v(t)$, dünne Linie) in Einheiten der optimalen Verkürzungsgeschwindigkeit (v_{opt}). Die dicke Linie beschreibt die dazugehörige Leistung im Verhältnis zur maximalen Leistung L_{max} . Dargestellt sind drei Zyklen. Hinweis: Für Verkürzungsgeschwindigkeiten $v(t)$, die grösser sind als die optimale Geschwindigkeit v_{opt} , ist die Leistung kleiner als die maximale Leistung. Dies erklärt die Einbuchtung in der Leistungskurve. Bild rechts: Die Leistung in Abhängigkeit der Amplitude der sinusförmigen Zeitabhängigkeit der Verkürzungsgeschwindigkeit. Die maximale Leistung wird bei einer Amplitude von ca. 1.45 v_{opt} erreicht. Sie beträgt etwa knapp 44% der maximal möglichen Leistung.

Diese optimale Verkürzungsgeschwindigkeit ist ein fester Wert, ist nicht von der Zeit abhängig und beschreibt daher einen gleichbleibenden, das heisst einen stationären Zustand. Bei zyklischen Bewegungen ist die Verkürzungsgeschwindigkeit zeitabhängig (Abb. 4, linkes Bild).

Wird beispielsweise diese Zeitabhängigkeit durch eine Sinuskurve approximiert, das heisst die momentane Verkürzungsgeschwindigkeit durch die Formel $v(t) = \hat{v} \sin(\omega t)$ beschrieben, so kann die mittlere maximale Leistung rechnerisch ermittelt werden. Bei sprunghaftem Einschalten der Aktivität während der konzentrischen sowie sprunghaftem Ausschalten während der exzentrischen Phase beträgt die maximale mittlere Leistung etwa 44% der maximalen stationären Leistung. Dabei beträgt die optimale Amplitude \hat{v}_{opt} etwa das 1.45-fache der optimalen Verkürzungsgeschwindigkeit (Abb. 4, rechtes Bild). Die Reduktion der Leistung auf 44% scheint im ersten Moment sehr gross. Bei einer zyklischen Bewegung ist aber der antreibende Muskel (Agonist oder Antagonist) während 50% eines Zyklus aktiviert, was eine Reduktion der mittleren Leistung um 50% mit sich bringt (Abb. 4, linkes Bild). Die weitere Reduktion auf 44% hat damit zu tun, dass die momentane Leistung zu jedem Zeitpunkt variiert, im Durchschnitt ist sie natürlich kleiner als die maximale Leistung.

Der Übergang von einer stationären zu einer zeitabhängigen Beschreibung des Geschwindigkeitsverlaufes hat keinen wesentlichen Einfluss auf das Verhältnis effiziente zu optimale Geschwindigkeit (hier nicht gezeigt). Dies bedeutet, dass das stationäre Bild genügt, um prinzipiell den Einfluss des Bewegungsablaufes auf die Leistung zu verstehen.

**Das Margaria'sche Konzept:
Eine kurze Zusammenfassung**

R. Margaria ist bereits in den 60er-Jahren der Frage nachgegangen, wie die Energiebereitstellung generell beschrieben werden kann. Nach einer Reihe von umfangreichen Experimenten mit grundlegenden Fragestellungen fasste er die Ergebnisse wie folgt zusammen (Margaria, 1976):

«The chemical and energy transformations that take place in muscle were still rather obscure only a few years ago, but now appear sufficiently clear to provide evidence, at least in a general way, of the means by which men and animals can perform mechanical work. With this knowledge it is possible to rationalize exercise in order to obtain greater mechanical power and the maximum amount of work in a given time, or a higher efficiency with great energy saving ...»

Er kam dabei zum Schluss, dass, wenn man die kurzzeitigen Effekte weglässt, die Energiebereitstellung bzw. der Energiefluss (\dot{E}) sehr einfach beschrieben werden kann, nämlich durch die folgende Formel:

$$\dot{E} = c_1 \dot{V}O_2 + c_2 \dot{c}_{Laktat}$$

mit: $\dot{V}O_2$ = Sauerstoffverbrauch pro Zeiteinheit, \dot{c}_{Laktat} = Änderung der Laktatkonzentration pro Zeiteinheit, c_1 und c_2 = die dazugehörigen Energieäquivalente.

Sehr wichtig ist in diesem Zusammenhang die Erkenntnis von Margaria, dass das maximale Sauerstoffaufnahmevermögen ($\dot{V}O_2^{max}$) nicht durch die Aufnahme des Sauerstoffs durch die Muskulatur selber beschränkt ist, sondern durch das System zum Transport des Sauerstoffs zur Muskulatur. Margaria kommentiert seine Experimente, bei denen die Versuchspersonen mit Luft oder reinem Sauerstoff energetisch versorgt wurden, wie folgt:

«This seems to indicate that the limit to maximal oxygen consumption is set by the amount of oxygen that can reach the muscles and not by factors intrinsic in the muscles».

Dass die Muskulatur eine grössere aerobe Leistung abgeben könnte, falls mehr Sauerstoff die Muskulatur erreichen würde, wurde in verschiedenen Publikationen bestätigt (Bassett and Howley, 2000) und wird in der heutigen Zeit – vor allem im Bereich Radsport – durch die Einnahme von Blut-Doping (EPO) immer wieder verdeutlicht.

Die maximale Sauerstoffaufnahme ist daher im Ausdauerbereich eine wichtige Variable. Für das Laufen hat Margaria (1976) eine einfache Gleichung hergeleitet, die den Zusammenhang zwischen dem maximalen Sauerstoffverbrauch pro Zeiteinheit und der Laufgeschwindigkeit – im aeroben Bereich – aufzeigt. Dieser Ausdruck lautet:

$$\Delta d / \Delta t \approx 5 (\dot{V}O_2^{max} - 6) \tag{1.11}$$

mit: Δd = zurückgelegter Weg, Δt = Zeitabschnitt, $\dot{V}O_2^{max}$ = max. Sauerstoffaufnahme, 6 = «Ruhe»-Sauerstoffverbrauchsrate (= Sauerstoffverbrauchsrate durch alle Systeme, welche nicht direkt mit dem Prozess Laufen verknüpft sind). Das Konzept von Margaria wurde danach in vielen Publikationen verwendet, um beispielsweise die Leistung über verschiedene Distanzen beim Laufen, beim Schwimmen und Radfahren zu beschreiben (Capelli, Sclana et al., 1998; Di Prampero, 1999; Di Prampero, 1999; Di Prampero, 2007).

In Margarias Konzept erscheinen die Variablen, welche die Energiebereitstellung beschreiben, explizit in den Formeln. Jedoch bleibt der Bewegungsablauf, auch als Laufstil oder Lauftechnik bezeichnet, in diesem Konzept unberücksichtigt. Der Bewegungsablauf ist direkt mit Dehnungen und Verkürzungen der aktivierten Muskulatur verknüpft und erscheint daher explizit in Hills Konzept.

Im Radfahren ist der Bewegungsablauf der unteren Extremitäten durch die Pedale und den Sattel eingeschränkt und daher einfacher zu beschreiben als derjenige im Laufen. Auch die sportliche Leistung des Radfahrers ist einfacher und enger mit einer mechanischen Leistung verbunden, als dies beim Läufer der Fall ist. Daher wird das Verknüpfen der zwei Konzepte am Beispiel des Radfahrens aufgezeigt.

Verknüpfung der Konzepte von Hill und Margaria

Die Kombination der zwei Konzepte erlaubt es, die notwendige Energierate $\dot{E}(Z,v)$ nach Hill mit der Energiebereitstellung $c_1 \dot{V}O_2 + c_2 \dot{c}_{Laktat}$ nach Margaria zu verknüpfen. Diese Verknüpfung führt zu folgender allgemeiner Beziehung für ein System von n Muskeln:

$$\sum_{i=1}^n \dot{E}_i(Z_i, v_i) = \dot{E}_{Zufuhr} = c_1 \dot{V}O_2 + c_2 \dot{c}_{Laktat} \leq c_1 \dot{V}O_2^{max} + c_2 \dot{c}_{Laktat} \tag{1.12}$$

In diesem Abschnitt wird der Einfachheit halber nur ein *Ein-Muskel-System* betrachtet, das aerob mit Energie versorgt wird. Diese Einschränkung scheint relativ stark zu sein, ist es aber nicht. Das Wesentliche aus der Verknüpfung der beiden Konzepte kann einfacher dargestellt werden. Im Weiteren wird angenommen, dass bei maximaler Leistung die aerobe Energiebereitstellung nicht ausreicht (siehe *Abb. 3*, rechtes Bild). Unter dieser Bedingung ist ein Bewegungsablauf gesucht, das heisst eine Verkürzungsgeschwindigkeit v und eine dazugehörige Aktivität, welche eine maximale Leistung zulässt unter der Bedingung, dass der Energiebedarf durch die maximale aerobe Energiezufuhr gedeckt ist, das heisst:

$$\dot{E}(Z,v) = \dot{E}_{Zufuhr} = c_1 \dot{V}O_2 \leq c_1 \dot{V}O_2^{max} \tag{1.13}$$

Ist der Muskel ein reiner Typ I, so kann die Aktivität als Multiplikator herausgezogen werden, das heisst, Formel 1.13 kann umgeformt werden zu:

$$\dot{E}(Z,v) = Z E(v) = \dot{E}_{Zufuhr} = c_1 \dot{V}O_2 \leq c_1 \dot{V}O_2^{max} \tag{1.14}$$

Damit erhält man eine einfache Beziehung zwischen der Aktivität Z in Abhängigkeit von der Verkürzungsgeschwindigkeit v :

$$Z(v) = \frac{\dot{E}_{Zufuhr}}{E(v)} \leq \frac{c_1 \dot{V}O_2^{max}}{E(v)} \tag{1.15}$$

Dieser Aktivitätszustand $Z(v)$ «garantiert», dass der notwendige Energiebedarf pro Zeiteinheit nie grösser ist als die maximale Sauerstoffaufnahme, das heisst, der Muskel arbeitet immer im aeroben Bereich.

Die dazugehörige Leistung $L(Z(v),v)$ errechnet sich zu:

$$L(Z(v),v) = Z(v)L(v) = \frac{c_1 \dot{V}O_2^{max}}{E(v)} L(v) = \eta(v) c_1 \dot{V}O_2^{max} \tag{1.16}$$

und ist durch das Produkt aus Wirkungsgrad und maximaler Sauerstoffaufnahme gegeben. Diese Leistung ist noch von der Geschwindigkeit v abhängig, da der Wirkungsgrad geschwindigkeitsabhängig ist.

Der Wirkungsgrad $\eta(v)$ ist im Bereich zwischen der effizientesten Verkürzungsgeschwindigkeit v_{eff} (\rightarrow maximaler Wirkungsgrad) und der optimalen Geschwindigkeit v_{opt} (\rightarrow maximale Leistung) eine monoton abfallende Funktion (siehe *Abb. 2*, rechtes Bild). Dies bedeutet, für diesen Bereich, dass die maximale Leistung bei einer möglichst kleinen Verkürzungsgeschwindigkeit erreicht wird. Das Maximum befindet sich bei derjenigen Geschwindigkeit,

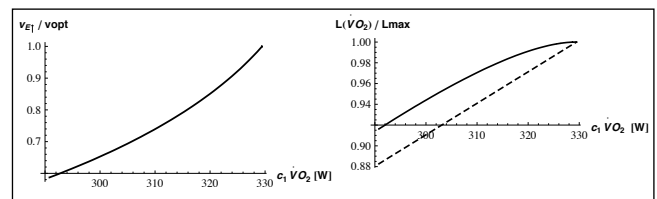


Abbildung 5: Bild links: Die kritische Verkürzungsgeschwindigkeit (v_{EI}), welche die aerobe Energiebilanz sichert in Abhängigkeit der zur Verfügung stehenden Sauerstoffaufnahme ($c_1 \dot{V}O_2$). Rechtes Bild: Die maximal mögliche Leistung in Abhängigkeit der Sauerstoffaufnahme (ausgezogene Linie). Leistung bei Aufrechterhaltung der optimalen Verkürzungsgeschwindigkeit und Reduzierung der Aktivität zur Herstellung der aeroben Energiebilanz (gestrichelte Linie). Anmerkung: Durch Reduzierung der Verkürzungsgeschwindigkeit anstelle der Aktivität kann der Muskel eine um etwa 3.5% grössere Leistung abgeben, ohne Laktat zu produzieren.

bei der der Energieverbrauch pro Zeiteinheit bei maximaler Aktivität gerade der maximalen Sauerstoffaufnahme entspricht. Dieser Geschwindigkeitswert (siehe *Abb. 5*, linkes Bild), bezeichnet mit dem Symbol v_{E1} , ist durch folgende Gleichung bestimmt:

$$\dot{E}(v_{E1}) = c_1 \dot{V}O_2^{\max} \Rightarrow v_{E1} = \dot{E}^{-1}(c_1 \dot{V}O_2^{\max}) \quad (1.17)$$

Die dazugehörige (maximale) Leistung errechnet sich zu:

$$L_{\max} = L(v_{E1}) = \eta(v_{E1}) c_1 \dot{V}O_2^{\max} \quad (1.18)$$

und ist in *Abbildung 5*, rechtes Bild, dargestellt. In dieser Abbildung ist auch die Leistung dargestellt (gestrichelte Linie), welche durch Beibehaltung der Verkürzungsgeschwindigkeit, aber Reduzierung der Aktivität möglich ist. Diese ist um etwa 3% kleiner! Mit anderen Worten: Ist die maximale Sauerstoffaufnahme die limitierende Grösse, so kann der Muskel, ohne Laktat zu produzieren, die grösste Leistung abgeben, falls er voll aktiviert ist und die Verkürzungsgeschwindigkeit so weit reduziert wird, dass die aerobe Energiebilanz stimmt. Diese Aussage gilt für Energieverbrauchsdaten zwischen $\dot{E}(v_{eff})$ und $\dot{E}(v_{opt})$.

Diese Lösung, maximale aerobe Aktivität und Reduktion der Trittfrequenz, die eine maximal mögliche Leistung garantiert, führt zu einer negativen Abhängigkeit zwischen der maximalen Sauerstoffaufnahme (bei einem gegebenen Muskelsystem) und dem Wirkungsgrad: Je tiefer die maximale Sauerstoffaufnahme, desto grösser der Wirkungsgrad, aber nicht die Leistung. Eine solche inverse Relation haben Lucia et al. (Lucia, Hoyos et al., 2002) experimentell aufgezeigt.

Folgerungen

In dieser Abhandlung wurde vorausgesetzt, dass die auf aerober Basis zu verrichtende Leistung durch die maximale Sauerstoffaufnahme begrenzt ist. Ist dies nicht der Fall, so wird die maximale Leistung an der optimalen Verkürzungsgeschwindigkeit erreicht.

Ist aber, wie viele experimentelle Studien zeigen, die maximale Sauerstoffaufnahme limitierend, so zeigt diese Abhandlung, dass die maximale Leistung dann erreicht wird, wenn (1) der aerobe Anteil des Muskels maximal aktiviert wird und (2) der Bewegungsablauf so ausgeführt wird, dass die Verkürzungsgeschwindigkeit so weit reduziert ist, dass die aerobe Energiebilanz stimmt. Diese Leistung ist natürlich kleiner als die maximale Leistung ohne Begrenzung durch die Sauerstoffaufnahme. Interessant bei dieser theoretischen Lösung ist, dass der aerobe Anteil des Muskels (hier als Typ I bezeichnet) maximal aktiviert sein muss. Diese Lösung bringt eine grössere Leistung, als die Verkürzungsgeschwindigkeit hoch zu halten und die Aktivierung herunterzusetzen. Beim Radfahren bedeutet dies, dass es unter einer Limitierung der aeroben

Leistung durch die Sauerstoffaufnahme sinnvoller ist, eine tiefere Trittfrequenz zu wählen, anstatt möglichst schnell zu treten.

Das theoretische Resultat wird (in unserem Labor) in nächster Zukunft grundsätzlich überprüft, obwohl es Hinweise gibt, die aufzeigen, dass Spitzensportler sich so verhalten (Lucia, Hoyos et al., 2002). Je nach Anteil der aeroben Muskelmasse, die eingesetzt werden kann im Verhältnis zur maximalen Sauerstoffaufnahme, muss die Verkürzungsgeschwindigkeit mehr oder weniger reduziert werden, damit die Leistung möglichst gross bleibt. Diese Erkenntnis gilt allgemein, nicht nur für das Radfahren.

Korrespondenzadresse:

Jachen Denoth, Institut für Biomechanik, ETH Zürich, HCI 357.1, CH-8093 Zürich, E-Mail: jdenoth@ethz.ch

Literaturverzeichnis

- Bassett D.R., Howley E.T. (2000): Limiting factors for maximum oxygen uptake and determinants of endurance performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 32(1): 70–84.
- Capelli C., Schembri F. et al. (1998): Energetics of best performances in track cycling. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 30(4): 614–624.
- Di Prampero P.E. (1999): A brief comment on the factors limiting maximal oxygen consumption in humans. *European Journal of Applied Physiology* 80: 516–517.
- Di Prampero P.E. (1999): The concept of critical velocity: a brief analysis. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology* 80(2): 162–164.
- Di Prampero P.E. (2007): The critical velocity in swimming. *European Journal of Applied Physiology*, published online 28. Sept. 2007.
- Harnish C., King D. et al. (2007): Effect of cycling position on oxygen uptake and preferred cadence in trained cyclists during hill climbing at various power outputs. *Eur. J. Appl. Physiol.* 99(4): 387–391.
- Hill A.V. (1938): The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Proc. R. Soc. B.* 126(843): 136–195.
- Hill A.V. (1970): *First and Last Experiments in Muscle Mechanics*. Cambridge, University Press.
- Lucia A., Hoyos J. et al. (2002): Inverse relationship between $\dot{V}O_2^{\max}$ and economy/efficiency in world-class cyclists. *Med. Sci. Sports Exerc.* 34(12): 2079–2084.
- Margaria R. (1976): *Biomechanics and Energetics of Muscular Exercise*. Oxford, Clarendon Press.
- Petrofsky J.S., Phillips C.A. (1981): The influence of temperature, initial length and electrical activity on the force-velocity relationship of the medial gastrocnemius muscle of the cat. *Journal of Biomechanics* 14(5): 297–306.