

M. Vogt¹, A. Puntschart¹, H. Howald¹, B. Mueller³, Ch. Mannhart², L. Gfeller-Tuescher¹, P. Mullis³, H. Hoppeler¹

¹ Anatomisches Institut, Universität Bern

² Sportwissenschaftliches Institut, BASPO, Magglingen

³ Inselspital, Bern

Wissenschaftlicher Preis SGSM 2003

Für seine Arbeit «Effekte der Fettzufuhr auf den Muskelstoffwechsel und die Leistungsfähigkeit bei Ausdauerathleten» erhielt Dr. Michael Vogt, Anatomisches Institut Universität Bern, den alle 2 Jahre verliehenen und mit CHF 10 000.– dotierten wissenschaftlichen Preis der SGSM 2003.

Erstpubliziert wurde die Arbeit im «Medicine and Science in Sports + Exercise», Vol. 35, Nr. 6, S. 992–960, 2003

Effekte der Fettzufuhr auf den Muskelstoffwechsel und die Leistungsfähigkeit bei Ausdauerathleten

Zusammenfassung

Einleitung: Mit der vorliegenden Studie wurden Unterschiede in der Muskelstruktur, der Substratselektion und der Leistungsfähigkeit bei gut trainierten Ausdauerathleten nach Hoch- bzw. Niedrigfettdiäten untersucht.

Methoden: 11 Duathleten nahmen nach dem «Crossover-Prinzip» während je fünf Wochen eine Hochfettdiät (HF: 53% Fettenergieanteil) und eine Niedrigfettdiät (LF: 17% Fettenergieanteil) zu sich.

Resultate: Im Oberschenkelmuskel *m. vastus lateralis* wurde die oxidative Kapazität über die morphometrische Analyse der Mitochondrien Volumendichte abgeschätzt (HF: 9.86 ± 0.36 vs. LF: $9.79 \pm 0.52\%$, Mittelwert \pm SE), wobei zwischen den Diätperioden kein Unterschied gefunden wurde. Die Volumendichte der intramyozellulären Lipide (IMCL) war nach der HF im Vergleich zur LF signifikant erhöht (1.54 ± 0.27 vs. $0.69 \pm 0.09\%$, $p < 0.01$). Beim Muskelglykogengehalt fand sich zwischen der HF und der LF kein statistisch signifikanter Unterschied (487.8 ± 38.2 vs. 534.4 ± 32.6 mmol/kg d.w., $p = 0.25$). Die maximale Leistung und die $VO_2\max$ (63.6 ± 0.9 vs. 63.9 ± 1.2 ml O_2 /min \cdot kg nach HF bzw. LF) beim Fahrradergometer-Stufentest waren nach beiden Diätperioden gleich. Ein hochintensiver 20-Minuten-Zeitfahrtest auf dem Fahrrad (HF: 298 ± 6 Watt, LF: 297 ± 7 Watt) und auch ein Halbmarathon-Lauf (HF: 80 Min. 12 Sek. \pm 86 Sek., LF: 80 Min. 24 Sek. \pm 82 Sek.) zeigten sich keine Leistungsunterschiede. Der Respiratorische Quotient (RQ) und die Blutlaktatkonzentrationen waren nach der HF auf allen submaximalen Belastungsstufen tiefer als nach der LF.

Schlussfolgerungen: Eine fünfwöchige Hochfettdiät führte in der Skelettmuskulatur zu einer Verdoppelung des IMCL-Gehalts, aber zu keiner Veränderung der Glykogenspeicher. Die HF bewirkte im Vergleich zur LF keine Einbusse der sub- und maximalen Leistungsfähigkeit. Hingegen war die Substratselektion in Richtung höherer Fettoxidation verschoben.

Abstract

Introduction: The purpose of the present investigation was to identify differences in muscle structural composition, substrate selection and performance capacity in highly trained endurance athletes as a consequence of consuming either a high-fat or a low-fat diet.

Methods: Eleven endurance trained duathletes ingested high-fat (53% of energy intake from fat; HF) or high-carbohydrate diets (17% fat energy; LF) for 5 weeks in a randomized crossover design.

Results: In *M. vastus lateralis* oxidative capacity estimated morphometrically as volume of mitochondria per volume of muscle fiber (volume density; HF: 9.86 ± 0.36 vs. LF: $9.79 \pm 0.52\%$, mean \pm SE) was not different after the two diet periods. The volume density of intramyocellular lipid (IMCL) was significantly increased after the HF period compared to the LF period ($1.54 \pm 0.27\%$ vs. $0.69 \pm 0.09\%$, $p = 0.0076$). Glycogen content was lower after HF than after LF, but this difference did not reach the level of statistical significance (487.8 ± 38.2 vs. 534.4 ± 32.6 mmol/kg d.w., $p = 0.2454$). Maximal power and $VO_2\max$ (63.6 ± 0.9 vs. 63.9 ± 1.2 ml O_2 /min \cdot kg on HF and LF, respectively) during an incremental exercise test to exhaustion were not different between the two diet periods. Similarly, total work output during a 20 min all-out time trial (298 ± 6 vs. 297 ± 7 watts) on a bicycle ergometer as well as half-marathon running time (80 min 12 sec \pm 86 sec vs. 80 min 24 sec \pm 82 sec) were not different between HF and LF, respectively. Blood lactate concentrations and respiratory exchange ratios (RER) were significantly lower after HF than after LF at rest and during all submaximal exercise loads.

Conclusions: Muscle glycogen stores were maintained after a 5 week high-fat diet period while IMCL content of muscle fibers was more than doubled. Endurance performance capacity was found to be maintained at moderate to high exercise intensities with a significantly larger contribution of lipids to total energy turnover.

Key words:

Exercise, high-fat diet, mitochondria, intercellular lipid, respiratory exchange ratio, human.

Einleitung

Der Effekt von Kohlenhydraten auf die muskuläre Leistungsfähigkeit ist gut untersucht. Klassische Studien haben gezeigt, dass kohlenhydratreiche Diäten zu einer Vergrößerung der Glykogenspeicher im Muskel führen, was eine Verbesserung der Ausdauerleistungsfähigkeit bewirken kann [1]. Eine alternative Strategie zur Verbesserung der Ausdauerleistungsfähigkeit liegt in der Reduktion des Glykogenverbrauchs [13]. Die Selektion der Substrate, Glykogen und Fett, wird primär durch die Belastungsintensität und den Trainingsstatus beeinflusst [3, 31]. Mit einer Hochfett-diät ist es im Prinzip ebenfalls möglich, die Substratelektion zu beeinflussen, indem dadurch der muskuläre Fettstoffwechsel stärker aktiviert wird. Verschiedene Studien zeigten nach Erhöhung des Fettanteils in der Diät eine Reduktion des Respiratorischen Quotienten (RQ), wodurch eine Zunahme der Fettoxidation angezeigt wird [1, 6, 23, 24, 26]. Die Bedeutung von Hochfett-diäten auf die Ausdauerleistung wird aber kontrovers diskutiert [19, 30]. Kurzzeitige Fettdiäten (bis 5 Tage) zeigen im Allgemeinen einen negativen Effekt auf die Ausdauerleistung [1, 9, 25]. Nach länger andauernden Diätintervention (7 bis 49 Tage) fand man schlechtere [11, 28], unveränderte [4, 5, 6, 10, 12, 26, 27] oder verbesserte [16, 23, 24] Leistungswerte. Differenzen im Diätprotokoll sowie unterschiedliche Trainings- und Testprozedere haben womöglich zu diesen uneinheitlichen Resultaten geführt. Mit der vorliegenden Arbeit untersuchten wir deshalb den Effekt einer Hochfett-diät im Vergleich zu einer Niedrigfett-diät auf die muskulären Substratspeicher, die Substratelektion und die Leistungsfähigkeit bei gut trainierten Ausdauerathleten.

Material und Methoden

Versuchspersonen

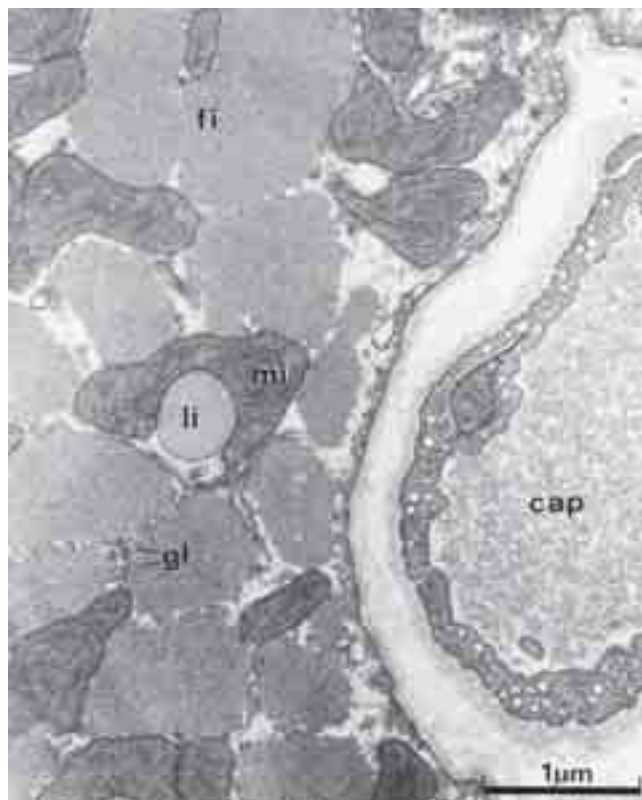
11 gesunde, männliche und trainierte Duathleten beteiligten sich nach schriftlicher Einwilligung an der Studie, welche von der Ethischen Kommission des Kantons Bern genehmigt wurde. Das durchschnittliche Alter betrug 31.6 ± 2.0 Jahre und die Körpergröße 176.9 ± 1.8 cm. Die Versuchspersonen nahmen regelmässig an nationalen Wettkämpfen teil. Sie waren während der Zeit der Studie aufgefordert, ihre Trainingsbelastung konstant zu halten und ein Trainingstagebuch zu führen.

Diäten

Die Versuchspersonen wurden entsprechend ihrer $VO_2\max$ gepaart und zufällig auf die Hochfett-diät (HF: 50–55% Fettenergieanteil) oder die Niedrigfett-diät (LF: 15–20% Fettenergieanteil) eingeteilt. Die erste Diätperiode dauerte 5 Wochen, danach wurden die Diäten gewechselt («Crossover»-Prinzip). Leistungstests, Muskelbiopsien sowie anthropometrische Messungen wurden vor und jeweils während der letzten Diätwoche durchgeführt. In den zwei Wochen vor der ersten Diätperiode wurden die Versuchspersonen mit der Diätprotokollierung und der Verwendung einer Diät-analysesoftware (EBIS 2.0, Germany) vertraut gemacht und die gewohnte Diät protokolliert (PRE). Basierend auf dem Körpergewicht und der Trainingsbelastung wurde der individuelle Energiebedarf berechnet. Die Versuchspersonen wurden so instruiert, dass sie ihre Diätvorgaben selber einhalten konnten. Dazu dienten auch spezifische Lebensmittellisten und Mustermenüs. Die Versuchspersonen standen in regelmässigem Kontakt mit der Studienleitung und übermittelten wöchentlich die Diätprotokolle. Im Rahmen der vorgegebenen Makronährstoffzusammensetzung konnten die Versuchspersonen ihre Diät weitgehend frei zusammenstellen.

Leistungstests

Die Versuchspersonen absolvierten drei identische Testwochen, die erste unmittelbar vor der ersten Diätperiode (PRE), die zweite und die dritte jeweils in der letzten Woche jeder Diätperiode. In



Figur 1: EM-Bild Skelettmuskel quer; li: IMCL; fi: Myofibrillen; mi: Mitochondria; gl: Glykogen.; cap: Kapillare; Vergrößerung: x 28 500.

allen Testwochen kam der gleiche Zeitplan zur Anwendung. Die Versuchspersonen waren aufgefordert, in den letzten 48 Stunden vor den Tests keine intensiven bzw. langen Trainingseinheiten durchzuführen. Die letzte Mahlzeit (400–500 kcal) wurde spätestens zwei Stunden vor einem Leistungstest eingenommen. Diese Mahlzeit entsprach bezüglich Makronährstoffe dem jeweils in der Diätperiode vorgegebenen Fettanteil. Die $VO_2\max$ (Oxycon Alpha, Jäger GmbH, Würzburg, Germany) und die maximale Leistungsfähigkeit wurden mittels einem Stufentestprotokoll auf dem Fahrradergometer ermittelt. Zwei Tage später erfolgte auf dem Fahrradergometer ein Submaximaltest mit anschliessendem 20-Minuten-Zeitfahrttest: nach einer zehnmütigen Ruhemessung (sitzend auf Ergometer) wurden die Versuchspersonen jeweils 10 Minuten bei 20%, 40%, 60% and 75% der maximalen Leistung belastet. Im Zeitfahrttest musste innerhalb von 20 Minuten eine möglichst hohe mittlere Leistung erbracht werden. Auf allen Belastungsstufen und während des Zeitfahrttests wurden die Respirationsparameter, die Herzfrequenz und die Blutlaktatkonzentration gemessen. Zum Abschluss der Testwoche fand im Felde ein 21-km-Halbmarathon statt, bei welchem die Laufzeit und die Herzfrequenz gemessen wurden.

Analyse der Muskelstruktur

Muskelbiopsien aus dem *m. vastus lateralis* wurden nach der Bergstroem-Technik [1] für jeden Athleten am Anfang jeder Testwoche jeweils 48 Std. nach der letzten Trainingseinheit und unmittelbar vor dem ersten Leistungstest entnommen. Mit dem so gewonnenen Muskelmaterial wurden die Fasertypisierung, die Muskelglykogenkonzentration, die Mitochondriendichte und der myozelluläre Lipidgehalt (IMCL) analysiert. Für detaillierte Angaben zu den verwendeten Analysetechniken wird auf die Originalarbeit verwiesen [33].

Statistik

Alle Daten werden als Mittelwerte \pm Standardfehler (SE) angegeben. Die statistische Analyse erfolgte mittels Statistica 5.1

(Statsoft Inc., Germany). Unterschiede zwischen der HF und der LF wurden mittels gepaartem «Student's t-test» untersucht, wobei ein $p < 0.05$ als signifikant angesehen wurde.

Resultate

Anthropometrie, Training und Diäten

Das Körpergewicht, der Gesamtkörperfettgehalt und der wöchentliche Trainingsumfang veränderten sich nicht (Tabelle 1). Der Fettenergieanteil betrug während der HF $52.9 \pm 0.7\%$ und $16.5 \pm 0.6\%$ während der LF (Tabelle 2). Während der HF war die Energiezufuhr signifikant um 12% höher als während der LF.

Muskelstruktur und Glykogengehalt

Im Mittel war die Fasertypenverteilung in *m. vastus lateralis* $73.5 \pm 3.6\%$ Typ I und $26.5 \pm 3.6\%$ Typ II Fasern. Die mittlere Mitochondriendichte lag nahe bei 10% und blieb während beiden Diätperioden unverändert. Während sich aufgrund der unterschiedlichen Diätinterventionen der muskuläre Glykogengehalt nicht veränderte, finden wir nach der HF im Vergleich zur LF einen signifikanten, 2.3-fach höheren Gehalt an intramyozellulärem Lipid (IMCL, Tabelle 3).

Bezüglich der Diät induzierten Anpassungen zeigten sowohl das IMCL als auch der Glykogengehalt eine grosse interindividuelle Variabilität (Figur 2). Die zwei Substrate reagierten aber auf unterschiedliche Weise. Während unter der Hochfett-diät der IMCL-

Mittelwerte ± SE	PRE	HF	LF
Körpergewicht (kg)	69.1 ± 5.1	69.1 ± 5.5	68.9 ± 5.1
Körperfettgehalt (%)	7.7 ± 0.7	7.2 ± 1.6	7.0 ± 1.7
Fettmasse (kg)	5.3 ± 0.4	5.0 ± 0.7	4.8 ± 1.0
Body Mass Index (kg/m ²)	22.1 ± 1.1	22.1 ± 0.9	22.0 ± 1.0
Trainingvolumen (Min/Woche)	401 ± 35	371 ± 35	409 ± 44

PRE: Werte der Normaldiät. HF: Werte nach Hochfett-diät; LF: Werte nach Niedrigfett-diät

Tabelle 1: Anthropometrische Daten und Trainingsvolumen.

Mittelwerte ± SE	PRE	HF	LF
Energiezufuhr (kcal/Tag)	3014 ± 105	3269 ± 160	2905 ± 159*
Fette (%)	30.6 ± 1.2	52.9 ± 0.7	16.5 ± 0.6*
(g/Tag)	103 ± 6.8	192 ± 10.5	53 ± 3.1
Kohlenhydrate (%)	53.6 ± 1.5	31.4 ± 0.7	68.2 ± 0.9*
(g/Tag)	385 ± 15.0	246 ± 14.3	475 ± 298
Proteine (%)	14.4 ± 0.5	14.4 ± 0.4	14.3 ± 0.8
(g/Tag)	104 ± 4.8	112 ± 5.3	100 ± 8.3

PRE: Werte der Normaldiät. HF: Werte nach Hochfett-diät; LF: Werte nach Niedrigfett-diät.

* signifikanter Unterschied zwischen Hoch- und Niedrigfett-diät: $p < 0.05$.

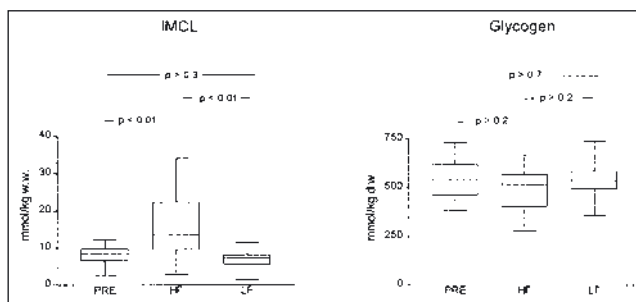
Tabelle 2: Makronährstoff Zusammensetzung.

Mittelwerte ± SE	PRE	HF	LF
Mitochondrien Volumendichte (% der gesamten Faserfläche)	9.38 ± 0.38	9.86 ± 0.36	9.79 ± 0.52
IMCL-Gehalt (% der gesamten Faserfläche)	0.79 ± 0.08	1.54 ± 0.27*	0.69 ± 0.09
(mmol/kg Nassgewicht)	8.0 ± 0.9	15.6 ± 2.8*	6.9 ± 0.9
Glykogengehalt (mmol/kg Trockengewicht)	545.8 ± 36.3	487.8 ± 38.2	534.4 ± 32.6

PRE: Werte der Normaldiät. HF: Werte nach Hochfett-diät; LF: Werte nach Niedrigfett-diät.

* signifikanter Unterschied zwischen Hoch- und Niedrigfett-diät: $p < 0.01$.

Tabelle 3: Muskelstruktur und Substrate.



Figur 2: Darstellung der IMCL- und Glykogenwerte mittels Boxplot (PRE: Werte der Normaldiät. HF: Werte nach Hochfett-diät; LF: Werte nach Niedrigfett-diät). Die Box zeigt den Bereich von der 1. bis zur 3. Quartile an, die horizontale Linie den Median und vertikalen Linien die Streubreite der Werte. w.w.: Nassgewicht, d.w.: Trockengewicht.

Gehalt in allen 11 Versuchspersonen zunahm, waren die Verläufe beim Glykogengehalt weniger einheitlich. So fanden wir individuelle Abnahmen des Glykogens sowohl unter HF als auch LF. 4 der 11 Versuchspersonen konnten den Glykogengehalt in ihrer Muskulatur während der HF sogar erhöhen.

VO₂max-Test

Weder die HF noch die LF bewirkten Veränderungen in der maximalen Leistungsfähigkeit, der VO₂max, im Maximallaktat oder in der maximalen Herzfrequenz (Tabelle 4). Während die maximalen Blutlaktatwerte nicht unterschiedlich waren, finden wir tiefere submaximale Laktatkonzentrationen nach der HF im Vergleich zur LF.

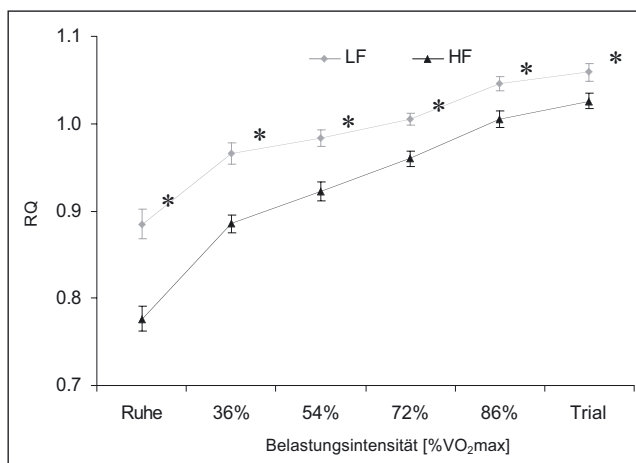
Submaximale Belastungsstufen

Wie man aus Figur 3 und Tabelle 5 sehen kann, war der RQ nach der HF im Vergleich zur LF auf allen Belastungsstufen signifikant tiefer. Die gewählten Belastungsstufen von 20, 40, 60 und 75% der

Mittelwerte ± SE	PRE	HF	LF
Leistung (Watt)	377 ± 8.3	374 ± 8.9	375 ± 7.2
VO ₂ (ml/min/kg)	65.5 ± 1.1	63.6 ± 0.9	63.9 ± 1.2
VCO ₂ (ml/min)	5355 ± 107	5262 ± 109	5411 ± 144
Blutlaktat (mmol/L)	8.4 ± 2.0	7.6 ± 1.5	8.1 ± 1.5
Herzfrequenz (Schläge/min)	186 ± 2	183 ± 3	182 ± 3

VO₂: Sauerstoffaufnahme; VCO₂: Kohlendioxidproduktion. PRE: Werte der Normaldiät. HF: Werte nach Hochfett-diät; LF: Werte nach Niedrigfett-diät.

Tabelle 4: Maximalwerte Fahrradergometer Stufentest



Figur 3: Respiratorischer Quotient (RQ) in Ruhe und bei 20%, 40%, 60%, 75% der Maximalleistung sowie während des anschliessenden Zeitfahrtests (Trial). Mittelwerte ± SE. * signifikanter Unterschied zwischen Hoch (HF)- und Niedrigfett-diät (LF): $p < 0.05$.

Maximalleistung entsprachen 36, 54, 72 und 86% der VO_2 max. Im Vergleich zur LF war nach der HF die Sauerstoffaufnahme in Ruhe signifikant um 9.2% erhöht. Dieser Unterschied fand sich nicht auf den submaximalen Belastungsstufen. Die Kohlendioxidausatemung hingegen war in Ruhe nach beiden Diäten gleich, aber auf den submaximalen Belastungsstufen höher nach der LF.

Zeitfahrttest und Halbmarathon

Für den 20-Minuten-Zeitfahrttest ergaben sich zwischen den beiden Diätinterventionen keine Unterschiede in der durchschnittlich erbrachten Leistung (Tabelle 5). Sie betrug 79% der Maximalleistung bzw. 89% VO_2 max. Die durchschnittliche Laktatkonzentration sowie das subjektive Belastungsempfinden nach Borg waren nicht unterschiedlich. Die mittlere Halbmarathon-Laufzeit war nach beiden Diätperioden gleich und betrug für die HF 80 Min. 12 Sek. \pm 86 Sek. und die LF 80 Min. 24 Sek. \pm 82 Sek.

Diskussion

Diät: Die Diätvorgaben konnten sowohl während der HF als auch der LF gut eingehalten werden (Tabelle 2). Der Proteingehalt blieb mit 14% während beiden Diätperioden konstant und auf der gleichen Höhe wie während der Normaldiät (PRE). Ein Fettanteil von 17% der Gesamtenergieaufnahme während der Niedrigfettperiode ist typisch für solche Niedrigfett- bzw. Hochkohlenhydratdiäten [12, 16, 23, 27]. Während der HF war der durchschnittliche Fettanteil 53% und damit vergleichbar mit anderen Studien [27]. Auf der anderen Seite gibt es Studien, die einen tieferen [16, 18] oder deutlich höheren [6, 10, 11, 12, 23, 24, 26, 28] Fettanteil erreichten. Da fettreiche Speisen eine höhere Energiedichte aufweisen, hatten einige Versuchspersonen Mühe, sich bezüglich Lebensmittelmenge an die HF zu adaptieren. Dies führte dazu, dass während der HF die Kalorienaufnahme um 12% höher war als während der LF. Unter Berücksichtigung der Trainingsbelastung hätte dies theoretisch zu einer Zunahme des Körpergewichts um etwa 1.4 kg während der Hochfettperiode führen müssen. Wir konnten aber trotz der bedeutenden Zunahme der Energiezufuhr keine signifikanten Unterschiede im Körpergewicht feststellen (Tabelle 1). Eine erhöhte Energiezufuhr während einer HF ohne Veränderung des Körpergewichts wurde auch in einer anderen Studie gefunden [14]. Eine Erklärung könnte eine Zunahme des Ruheenergieumsatzes sein, was durch die statistisch signifikante Zunahme des Ruhe-Sauerstoffverbrauches von 9.2% nach der Hochfettperiode angedeutet wird (Tabelle 5).

Intramyozelluläre Substratspeicher: Im vorliegenden Experiment führte die Durchführung einer mehrwöchigen HF zu mehr als

einer Verdoppelung des IMCL. Wir schliessen daraus, dass bei trainierten Ausdauerathleten der IMCL-Gehalt durch den Fettanteil in der Ernährung beeinflusst wird, was auch durch andere Studien mit anderen Untersuchungsmethoden bzw. anderen Diätinterventionen angedeutet wird. Auf den ersten Blick überrascht es allenfalls, dass sich die Kohlenhydratspeicher im Verlaufe der Hochfettperiode nicht entleerten. Denn Costill et al. [7] zeigten schon vor mehr als 20 Jahren, dass zur Auffüllung der Glykogenspeicher die Zufuhr von Kohlenhydraten etwa dreimal grösser sein muss als der Verbrauch. Die Versuchspersonen konsumierten während der Fettdiätperiode mindestens 1000 kcal (250 g) Kohlenhydrate täglich. Aus den Trainingsdaten kann errechnet werden, dass bei einer durchschnittlichen Trainingsbelastung von 60–65% der VO_2 max während einer Stunde pro Tag etwa 360 kcal (90 g) der Energie von den Kohlenhydratspeichern bereitgestellt werden muss. Daraus kann geschlossen werden, dass die Versuchspersonen während der HF nicht mehr als ein Drittel der zugeführten Kohlenhydrate zur Auffüllung der Glykogenspeicher benötigten. Im Gegensatz zur vorliegenden Arbeit konnten die Glykogenkonzentrationen in der Muskulatur nicht hoch gehalten werden, wenn Diäten mit einem Fettanteil von mehr als 60% konsumiert wurden [12, 23]. In diesen zwei Arbeiten war nach der Fettdiät auch die Leistungsfähigkeit bei mittleren und hohen Intensitäten schlechter.

Metabolismus: Die tieferen RQ- und Blutlaktatwerte während submaximalen Belastungsintensitäten zeigen, dass nach der HF die Fettoxidation unter Belastung zunahm. Dies hat eine Einsparung von wertvollem Muskelglykogen zur Folge. Obwohl die letzte Mahlzeit vor einer Trainingsbelastung die RQ-Werte beeinflussen kann [15], gehen wir unter Berücksichtigung anderer Arbeiten davon aus, dass die chronischen Diätinterventionen zu einer Verschiebung des Stoffwechsels geführt hat [5, 6].

Die Frage, inwiefern die IMCL unter Belastung als Energielieferant dienen, wird kontrovers diskutiert [34]. Studien, welche biochemische Techniken zur Analyse der IMCL verwendeten, konnten während längerer Fahrradergometer-Belastungen keine Entleerung dieser Speicher zeigen [21]. Hingegen entleerten sich die IMCL-Speicher in der Nachbelastungsphase [22]. Die Autoren dieser Studien interpretieren dieses Resultat so, dass der Stoffwechsel in der Nachbelastungsphase zuerst der Wiederauffüllung der Glykogenspeicher Priorität einräumt. Die Limitierung in der Quantifizierung von IMCL mittels biochemischer Methoden liegt in möglichen Kontaminationen durch extrazelluläre Lipide [17]. Hingegen ist durch die morphometrische Analyse eine eindeutige Identifizierung der IMCL möglich (siehe Figur 1). Mit dieser Technik wurde schon vor vielen Jahren gezeigt, dass durch einen 100-km-Lauf die IMCL und Kohlenhydratspeicher im Skelettmuskel entleert werden [20]. Auch mittels Magnetresonanztomographie und stabiler Isotopentechnik konnte gezeigt werden, dass

% W_{max}	Diät	Leistung (W)	Laktat (mM)	VO_2 (ml/min)	VCO_2 (ml/min)	HF (min)	RQ (-)
Ruhe	HF	0	0.88 \pm 0.06*	535 \pm 22*	407 \pm 17	66 \pm 2	0.78 \pm 0.01*
	LF	0	1.22 \pm 0.14	490 \pm 23	435 \pm 25	64 \pm 3	0.89 \pm 0.02
20%	HF	76 \pm 2	0.75 \pm 0.1*	1622 \pm 45	1418 \pm 35*	100 \pm 2	0.89 \pm 0.01*
	LF	76 \pm 2	1.01 \pm 0.18	1586 \pm 49	1534 \pm 55	98 \pm 2	0.97 \pm 0.01
40%	HF	151 \pm 3	0.72 \pm 0.09*	2412 \pm 57	2201 \pm 44*	125 \pm 3*	0.92 \pm 0.01*
	LF	151 \pm 3	1.07 \pm 0.17	2319 \pm 60	2281 \pm 74	120 \pm 3	0.98 \pm 0.01
60%	HF	226 \pm 5	1.45 \pm 0.19*	3190 \pm 54	3030 \pm 54*	151 \pm 2*	0.96 \pm 0.01*
	LF	226 \pm 5	1.82 \pm 0.27	3131 \pm 67	3151 \pm 79	147 \pm 3	1.01 \pm 0.01
75%	HF	283 \pm 6	3.38 \pm 0.46*	3834 \pm 66	3796 \pm 84*	169 \pm 2	1.00 \pm 0.01*
	LF	283 \pm 6	3.91 \pm 0.39	3822 \pm 76	4002 \pm 95	167 \pm 3	1.05 \pm 0.01
Trial	HF	297 \pm 7	5.22 \pm 0.61	3939 \pm 70	3985 \pm 71*	178 \pm 2*	1.03 \pm 0.01*
	LF	298 \pm 6	5.68 \pm 0.49	3938 \pm 74	4173 \pm 101	174 \pm 2	1.06 \pm 0.01

Mittelwerte \pm SE, gemessen während der letzten 2 Minuten auf jeder Belastungsstufe. Für den Zeitfahrttest (Trial) sind die Mittelwerte über 20 Minuten angegeben. PRE: Werte der Normaldiät. HF: Werte nach Hochfett-diät; LF: Werte nach Niedrigfett-diät. * signifikanter Unterschied zwischen Hoch- und Niedrigfett-diät: $p < 0.05$.

Tabelle 5: Submaximaler Belastungstest.

bei tiefen bis mittleren Intensitäten der Beitrag der IMCL an der Gesamtfettoxidation zwischen 20 und 50% beträgt [2, 8, 17, 29, 32]. Zusammengefasst kann festgehalten werden, dass die IMCL während niedrig- bis mittelintensiven Belastungen als Substrate genutzt werden. Eine Erhöhung der IMCL-Speicher, wie sie durch die HF erreicht wurde, kann deshalb bei lang andauernden Belastungsformen von Bedeutung sein.

Leistungsfähigkeit: Eine wichtige Erkenntnis dieser Studie ist, dass sowohl die VO_2max als auch die sub- und maximale Leistungsfähigkeit zwischen den beiden Diätinterventionen identisch waren. Diese Resultate sind kompatibel mit anderen Studien [6, 10, 12, 26, 27]. Auf der anderen Seite gibt es zwei Studien, welche eine Abnahme der Leistungsfähigkeit nach einer HF fanden [11, 28]. Eine davon begann mit vorher untrainierten Versuchspersonen [11], was eine Unterscheidung von Trainings- und Diätwirkungen schwierig macht. Neuere Studien untersuchten den Effekt von kurzfristigeren, fünftägigen Hochfett-diäten mit anschliessender Glykogenladephase [4, 5]. Auch bei dieser Vorgehensweise war die Leistungsfähigkeit bei hochintensiven Belastungen nicht verändert. In allen diesen Arbeiten werden wie bei der vorliegenden Studie tiefere RQ-Werte nach der HF gefunden. Dies zeigt insgesamt, dass kurz- und langfristige Diäten mit einem Fettgehalt grösser als 50% der Gesamtkalorienaufnahme zu einer Abnahme des RQ führen, aber die Leistungsfähigkeit bei mittleren und hochintensiven Belastungsintensitäten nicht negativ beeinflussen.

Schlussfolgerungen

Das wichtigste Resultat dieser Studie ist, dass bei gut trainierten Ausdauerathleten eine fünfwöchige Hochfett-diät zu einer Verdopplung der intramyozellulären Lipidspeicher führte, ohne dass dabei die Muskelglykogenspeicher negativ beeinflusst wurden. Der RQ und die Blutlaktatwerte waren nach der Hochfett-diät in Ruhe und auf allen submaximalen Belastungsstufen tiefer, was auf eine Verschiebung der Substratselektion in Richtung verstärkter Fettoxidation hindeutet. Die beobachteten Anpassungen hatten aber keine Auswirkungen auf die Leistungsfähigkeit bei mittleren und hohen Belastungsintensitäten im Bereich von 20–90 Minuten Dauer. Aus den vorliegenden Resultaten kann geschlossen werden, dass durch Hochfett-diäten der Stoffwechsel dahingehend modifiziert wird, dass sich aufgrund der Schonung der Glykogenspeicher bei langandauernden Belastungen (> 2 Std.) ein Leistungsvorteil ergeben kann. Wie andere Studien [6, 23, 28] stellten wir aber fest, dass die Anpassungen individuell stark variierten. Deshalb ist es für die Planung weiterer Studien bzw. für die Beratung von Athleten wichtig, die interindividuelle Variabilität zu beachten.

Danksagung

Die Studie wurde durch den Schweizerischen Nationalfonds (Grant 3100-42449.94, H. Hoppeler) und die eidgenössische Sportkommission finanziert. Vielen Dank an F. Graber und E. Wagner für die technische Unterstützung bei der morphometrischen Analyse der Biopsien und an das Karolinska-Institut in Stockholm (Schweden) für die Hilfe bei den Glykogenmessungen.

Korrespondenzadresse:

Dr. Michael Vogt, Universität Bern, Anatomisches Institut, Bühlerstrasse 26, 3000 Bern 9, Tel. +41 31 631 84 68, Fax +41 31 631 38 07, E-Mail: vogt@ana.unibe.ch

Literaturverzeichnis

- 1 Bergstrom J., Hermansen L., Hultman E., Saltin B. (1967): Diet muscle glycogen and physical performance. *Acta Physiol. Scand.* 71: 172–179.
- 2 Boesch C., Slotboom H., Hoppeler H., Kreis R. (1997): In vivo determination of intra-myocellular lipids in human muscle by means of localized ^1H -MR-spectroscopy. *Magn. Res. Med.* 37: 484–493.

- 3 Brooks G.A. (1997): Importance of the 'crossover' concept in exercise metabolism. *Clin. Exp. Pharmacol. Physiol.* 24: 889–895.
- 4 Burke L.M., Angus D.J., Cox G.R., Cummings N.K., Febbraio M.A., Gawthorn K., Hawley J.A., Minehan M., Martin D.T., Hargreaves M. (2000): Effect of fat adaptation and carbohydrate restoration on metabolism and performance during prolonged cycling. *J. Appl. Physiol.* 89: 2413–2421.
- 5 Burke L.M., Hawley J.A., Angus D.J., Cox G.R., Clark S.A., Cummings N.K., Desbrow B., Hargreaves M. (2002): Adaptations to short-term high-fat diet persist during exercise despite high carbohydrate availability. *Med. Sci. Sports Exerc.* 34:83–91.
- 6 Carey A.L., Staudacher H.M., Cummings N.K., Stepto N.K., Nikolopoulos V., Burke L.M., Hawley J.A. (2001): Effects of fat adaptation and carbohydrate restoration on prolonged endurance exercise. *J. Appl. Physiol.* 91:115–122.
- 7 Costill D.L., Sherman W.M., Fink W.J., Maresh C., Witten M., Miller J.M. (1981): The role of dietary carbohydrates in muscle glycogen resynthesis after strenuous running. *Am. J. Clin. Nutr.* 34: 1831–1836.
- 8 Décombaz J., Schmitt B., Ith M., Decarli B., Diem P., Kreis R., Hoppeler H., Boesch C. (2001): Postexercise fat intake repletes intramyocellular lipids but no faster in trained than in sedentary subjects. *Am. J. Physiol.* 281: R760–R769.
- 9 Galbo H., Holst J.J., Christensen N.J. (1979): The effect of different diets and of insulin on the hormonal response to prolonged exercise. *Acta Physiol. Scand.* 107: 19–32.
- 10 Goedecke J.H., Christie C., Wilson G., Dennis S.C., Noakes T.D., Hopkins W.G., Lambert E.V. (1999): Metabolic adaptations to a high-fat diet in endurance cyclists. *Metabolism* 48: 1509–1517.
- 11 Helge J.W., Richter E.A., Kiens B. (1996): Interaction of training and diet on metabolism and endurance during exercise in man. *J. Physiol. (London)* 492: 293–306.
- 12 Helge J.W., Wulff B., Kiens B. (1998): Impact of a fat-rich diet on endurance in man: role of the dietary period. *Med. Sci. Sports Exerc.* 30(3): 456–461.
- 13 Holloszy J.O., Coyle E.F. (1984): Adaptations of skeletal muscle to endurance exercise and their metabolic consequences. *J. Appl. Physiol.* 56: 831–838.
- 14 Hoppeler H., Billeter R., Horvath P.J., Leddy J.J., Pendergast D.R. (1999): Muscle structure with low- and high-fat diets in well-trained male runners. *Int. J. Sports Med.* 20: 522–526.
- 15 Horowitz J.F., Mora-Rodriguez R., Byerley L.O., Coyle E.C. (1997): Lipolytic suppression following carbohydrate ingestion limits fat oxidation during exercise. *Am. J. Physiol.* 273 (Endocrinol. Metab. 36): E768–E775.
- 16 Horvath P.J., Eagen C.K., Ryer-Calvin S.D., Pendergast D.R. (2000): The effects of varying dietary fat on the nutrient intake in male and female runners. *J. Am. Coll. Nutr.* 19: 42–51.
- 17 Howald H., Boesch C., Kreis R., Matter S., Billeter R., Essen-Gustavsson B., Hoppeler H. (2002): Content of intramyocellular lipids derived by electron microscopy, biochemical assays, and ^1H -MR spectroscopy. *J. Appl. Physiol.* 92: 2264–2272.
- 18 Jeukendrup A.E., Mensink M., Saris W.H., Wagenmakers A.J. (1997): Exogenous glucose oxidation during exercise in endurance-trained and untrained subjects. *J. Appl. Physiol.* 82: 835–840.
- 19 Jeukendrup A.E., Saris W.H., Wagenmakers A.J. (1998): Fat metabolism during exercise: a review – part III: effects of nutritional interventions. *Int. J. Sports Med.* 19: 371–379.
- 20 Kayar S.R., Hoppeler H., Howald H., Claassen H., Oberholzer F. (1986): Acute effects of endurance exercise on mitochondrial distribution and skeletal muscle morphology. *Eur. J. Appl. Physiol.* 54: 578–584.
- 21 Kiens B., Essen-Gustavsson B., Christensen N.J., Saltin B. (1993): Skeletal muscle substrate utilization during submaximal exercise in man: Effect of endurance training. *J. Physiol. (London)* 469: 459–478.
- 22 Kiens B., Roemen T.H., van der Vusse G.J. (1999): Muscular long-chain fatty acid content during graded exercise in humans. *Am. J. Physiol.* 276 (2, Pt. 1): E352–357.
- 23 Lambert E.V., Speechly D.P., Dennis S.C., Noakes T.D. (1994): Enhanced endurance in trained cyclists during moderate intensity exercise following 2 weeks adaptation of a high fat diet. *Eur. J. Appl. Physiol.* 69: 287–293.
- 24 Lambert E.V., Goedecke J.H., Zyle C., Murphy K., Hawley J.A., Dennis S.C., Noakes T.D. (2001): High-fat diet versus habitual diet prior to carbohydrate loading: effects of exercise metabolism and cycling performance. *Int. J. Sport Nutr. Exerc. Metab.* 11: 209–225.

- 25 Larson D.E., Hesslink R.L., Hrovat M.I., Fishman R.S., Systrom D.M. (1994): Dietary effects on exercising muscle metabolism and performance by P-31-MRS. *J. Appl. Physiol.* 77: 1108–1115.
- 26 Phinney S.D., Bistrian B.R., Evans W.J., Gervino E., Blackburn G.L. (1983): The human metabolic response to chronic ketosis without caloric restriction: preservation of submaximal exercise capability with reduced carbohydrate oxidation. *Metabolism* 32: 769–777.
- 27 Pogliaghi S., Veicsteinas A. (1999): Influence of low and high dietary fat on physical performance in untrained males. *Med. Sci. Sports Exerc.* 31(1): 149–155.
- 28 Pruett E.D. (1970): Glucose and insulin during prolonged work stress in men living on different. *J. Appl. Physiol.* 28(2): 199–208.
- 29 Romijn J.A., Coyle E.F., Sidossis L.S., Gastaldelli A., Horowitz J.F., Endert E., Wolfe R.R. (1993): Regulation of endogenous fat and carbohydrate metabolism in relation to exercise intensity and duration. *Am. J. Physiol.* 265: E380–E391.
- 30 Turcotte L.P., Swenberger J.R., Tucker M.Z., Yee A.J. (1999): Training-induced elevation in FABP(PM) is associated with increased palmitate use in contracting muscle. *J. Appl. Physiol.* 87: 285–293.
- 31 Van Loon L.J.C., Jeukendrup A.E., Saris W.H.M., Wagenmakers A.J.M. (1999): Effect of training status on fuel selection during submaximal exercise with glucose ingestion. *J. Appl. Physiol.* 87(4): 1413–1420.
- 32 Van Loon L.J.C., Greenhaff P.L., Constantin-Teodosiu D., Saris W.H.M., Wagenmakers A.J.M. (2001): The effects of increasing exercise intensity on muscle fuel utilisation in humans. *J. Physiol.* 536 (1): 295–304.
- 33 Vogt M., Puntschart A., Howald H., Mueller B., Mannhart C., Gfeller-Tuescher L., Mullis P., Hoppeler H. (2003): Effects of dietary fat on muscle substrates, metabolism, and performance in athletes. *Med. Sci. Sports Exerc.* 35(6): 952–60.
- 34 Watt M.J., Heigenhauser G.J.F., Spriet L.L. (2002): Intramuscular triacylglycerol utilization in human skeletal muscle during exercise: is there a controversy? *J. Appl. Physiol.* 93: 1185–1195.