1 Einleitung und Problemstellung

Die vorliegende Forschungsarbeit soll relevante Erkenntnisse zum Energiestoffwechsel der menschlichen Skelettmuskulatur bei intermittierenden und hochintensiv-anaeroben Belastungen liefern.

Der Energiestoffwechsel der menschlichen Skelettmuskulatur ist ein gut untersuchter Forschungsbereich, weshalb zu den theoretischen Grundlagen der Funktionsweise der Energiebereitstellungswege und deren Interaktion fundierte Erkenntnisse vorliegen (Baker, McCormick, & Robergs, 2010; Brooks, 2018; Di Prampero, 1981; Di Prampero & Margaria, 1968; Ferretti, 2015; Gaitanos, Williams, Boobis, & Brooks, 1993; Gastin, 2001). Daher gibt es für viele Sportarten mit kontinuierlicher Belastung (bspw. 1500m Lauf, 200m Kayak, usw.) genaue Angaben zu den aeroben und anaeroben Anteilen an der Energiebereitstellung für diese Leistungen (Di Prampero, Atchou, Brückner, & Moia, 1986; Gastin, 2001; Li, Niessen, Chen, & Hartmann, 2017). Unter den quasi steady-state Bedingungen kontinuierlicher Belastungen kann auf Grundlage der Sauerstoffaufnahme die benötigte aerobe Energiemenge leicht berechnet werden (Di Prampero et al., 1986; Maud & Foster, 2006). Der anaerobe Anteil kann aus der Extrapolation dieser Werte (Medbø, 1996; Noordhof, De Koning, & Foster, 2010), oder unter Vernachlässigung des anaerob-alaktaziden Anteils aus den Blutlaktatwerten berechnet werden (Di Prampero et al., 1986). Allerdings haben viele Sportarten, vor allem aber Teamsportarten, ein intermittierendes Anforderungsprofil (Abdelkrim, Castagna, Jabri, Battikh, El Fazaa, & El Ati, 2010; Bangsbo, Nørregaard, & Thorsoe, 1991; Gray & Jenkins, 2010; Krustrup & Mohr, 2015; Póvoas, Seabra, Ascensão, Magalhães, Soares, & Rebelo, 2012). Das heißt, die Aktivitäten sind immer wieder von kurzen Pausen unterbrochen. Außerdem kann die Intensität der einzelnen Aktivitäten stark schwanken (Krustrup & Mohr, 2015; Scanlan, Dascombe, & Reaburn, 2011). Aufgrund der damit verbundenen Be- und Entschleunigungen

kommt es folglich auch zu einem fluktuierenden Energiebedarf (Zamparo, Bolomini, Nardello, & Beato, 2015). Dieser Energiebedarf ist momentan nicht direkt messbar, weshalb für verschiedene intermittierende Belastungen aktuell keine konkreten Aussagen bezüglich der exakten Beteiligung der Energiebereitstellungswege möglich ist. Das liegt erstens an den komplexen Interaktionen der Energiesysteme untereinander bei intermittierenden und hochintensiv-anaeroben Belastungen und zweitens an den technischen Schwierigkeiten bezüglich der Erhebung und Auswertung geeigneter Biomarker. Während der Beitrag des aeroben Systems über Sauerstoffwerte vergleichsweise unkompliziert gemessen und berechnet werden kann (Maud & Foster, 2006; Steinacker, 2015), ist dies für das anaerob-alaktazide PCr-System und das anaerob-laktazide System nicht der Fall. So können Phosphate im Skelettmuskel, die für das PCr-System relevant sind, nur vergleichsweise aufwändig im Magnetresonanzverfahren dargestellt und gemessen werden, wodurch Feldtests ausgeschlossen sind (Naimon, Walczyk, Babb, Khegai, Che, Alon, Regatte, Brown, & Parasoglou, 2017). Blutlaktatwerte können schnell und einfach von geschultem Personal erhoben und ausgewertet werden und geben Auskunft über die Beteiligung des anaerob-laktaziden Systems. Jedoch ist das Blutlaktat nur ein indirekter Parameter, da die eigentliche Laktatproduktion im Zytosol stattfindet. Folglich kann der Blutlaktatwert auch von anderen Faktoren als nur der Belastungsintensität beeinflusst werden (Wahl, Bloch, & Mester, 2009).

Der defizitäre Wissensstand zur Energetik intermittierender und hochintensiv-anaerober Belastungen ist aus trainingswissenschaftlicher Sicht problematisch. Um Athleten möglichst effektiv trainieren zu können sollte bekannt sein wie stark die einzelnen physiologischen Systeme bei einer Belastung beansprucht werden (Hottenrott, Hoos, Stoll, & Blazek, 2013). Folglich ergeben sich auch Probleme in der Leistungsdiagnostik. Diese hat im Sport hat die Aufgabe Athleten sportartspezifisch zu testen, um aus den Ergebnissen Trainingsempfehlungen abzuleiten (Hottenrott et al., 2013; Maud & Foster, 2006). Um diese Aufgabe zu erfüllen müssen die Sportler möglichst

spezifisch getestet werden und die Leistungstests müssen die verschiedenen Testgütekriterien wie bspw. Validität und Reliabilität bestmöglich erfüllen. Zwar sind die energetischen Anforderungen intermittierender und hochintensiv-anaerober Belastungen in der Regel unklar, jedoch gibt es basierend auf den Bewegungsprofilen gut standardisierte und erforschte Leistungstests zur Diagnostik der intermittierenden Ausdauer und der anaeroben Leistungsfähigkeit (Bangsbo, Iaia, & Krustrup, 2008; Buchheit, 2010; Inbar, Bar-Or, & Skinner, 1996; Sands, McNeal, Ochi, Urbanek, Jemni, & Stone, 2004). Die am besten evaluierten und am häufigsten angewendeten Tests sind dabei im intermittierenden Bereich der 30-15 Intermittent Fitness Test (30-15$_{IFT}$) (Buchheit, 2005), die Yo-Yo Intermittent Recovery Tests 1 und 2 (YYIR1, YYIR2) (Krustrup, Mohr, Amstrup, Rysgaard, Johansen, Steensberg, Pedersen, & Bangsbo, 2003; Krustrup, Mohr, Nybo, Jensen, Nielsen, & Bangsbo, 2006) und im anaeroben Bereich der Wingate Anaerobic Test (WAnT) (Bar-Or, Dotan, & Inbar, 1977) und der 30s Continuous-Jumping Test (CJ30) (Bosco, Luhtanen, & Komi, 1983). Während der YYIR1 ursprünglich für den Einsatz im Fußball und der 30-15$_{IFT}$ für den Einsatz im Handball gedacht waren, werden beide Tests ebenso wie der YYIR2 mittlerweile scheinbar beliebig austauschbar in diversen Sportarten eingesetzt, ohne dass abschließend geklärt ist, welcher Test für welche Sportart am besten geeignet ist (Buchheit & Rabbani, 2014; Schmitz, Pfeifer, Kreitz, Borowski, Faldum, & Brand, 2018). Bei den anaeroben Tests ist der WAnT zwar sehr gut erforscht, allerdings ist der Test, der auf einem Radergometer stattfindet, aus motorischer Sicht nur für wenige Sportarten geeignet. Der als Alternative entwickelte Sprungtest CJ30 wird zwar häufig verwendet, wurde aber von Dal Pupo, Gheller, Dias, Rodacki, Moro, und Santos (2014) als unzureichend untersucht bezeichnet. Unter anderem ist bisher unklar wie stark anaerob der Test ist, da die absoluten Blutlaktatwerte (BLC) deutlich niedriger als beim WAnT sind (Sands et al., 2004). Um diese Wissenskluft zu verkleinern und theoretisch fundierte Entscheidungen für Diagnostik und Training zu treffen wäre es äußerst hilfreich, die energetischen

Anforderungen intermittierender und hochintensiver Belastungen sowie der entsprechenden Testverfahren zu kennen. Dafür müssten sogenannte energetische Anforderungsprofile dieser Belastungen erstellt und analysiert werden. Diese können mit der Dreikomponentenmethode (PCr-LA-O_2) berechnet werden. Dabei wird die aerobe Energie über das O_2 Äquivalent berechnet, die anaerob-alaktazide Energie über den schnellen Anteil der VO_2 nach der Belastung und die anaerob-laktazide wird über das ΔLaktat berechnet (Beneke & Meyer, 1997; Beneke, Pollmann, Bleif, Leithauser, & Hutler, 2002). Die theoretischen Grundlagen für die PCr-LA-O_2 stammen aus den 60er,70er und 80er Jahren (Di Prampero et al., 1986; Di Prampero, Cerretelli, & Piiper, 1970; Di Prampero & Margaria, 1968, 1969; Hultman, Bergström, & Anderson, 1967; Knuttgen, 1970; Roberts & Morton, 1978). Angewendet wurde die Methode zunächst vereinfacht (Zweikomponentenmethode) von Di Prampero et al. (1986) und in ihrer aktuellen Form als Dreikomponentenmethode von Beneke und Meyer (1997) und Beneke et al. (2002). Unter der Leitung von Prof. Dr. Beneke wurde die Methode weiter entwickelt und ermöglicht nun auch die Berechnung der Energieanteile bei intermittierenden Belastungen (Davis, Leithäuser, & Beneke, 2014; Latzel, Hoos, Stier, Kaufmann, Fresz, Reim, & Beneke, 2018). Daher könnte mit dieser Methode theoretisch auch die Energetik in verschiedenen Spielsituationen bestimmt werden, was aber in der Praxis auf Grund der einzusetzenden Messtechnik vor allem in Teamsportarten mit Körperkontakt zwischen den Spielern nicht möglich ist (Latzel et al., 2018).

Konsequenterweise wäre es sinnvoll zumindest wesentliche Einflussfaktoren auf die energetischen Anforderungen intermittierender und hochintensiv-anaerober Belastungen zu kennen. Dadurch könnten bessere Rückschlüsse auf die Beanspruchung der Energiesysteme bei diesen Belastungen gezogen werden. Die Untersuchung möglicher Einflussfaktoren ist mit Hilfe der standardisierten Testprotokolle der bereits genannten intermittierenden und anaeroben Tests gut möglich, da die einzelnen Protokolle jeweils durch ver-

schiedene Belastungsnormative wie bspw. Belastungsdauer, Belastungsdichte, Pausendauer, Ausführung oder Intensitätsverlauf ihre speziellen Anforderungen erhalten. Des Weiteren kann die PCr-LA-O_2 Methode bei diesen Tests in einer echten Anwendungssituation und gleichzeitig unter laborähnlichen Bedingungen eingesetzt werden. Zusätzlich besteht so die Möglichkeit die energetischen Anforderungsprofile für die jeweiligen Tests zu erstellen. Diese Ergebnisse würden zu einem besseren Verständnis der energetischen Anforderungen von intermittierenden und hochintensiv-anaeroben Belastungen in diversen Sportarten führen sowie einer besseren theoretischen Grundlage für die Auswahl intermittierender und hochintensiv-anaerober Testverfahren.

Aufgrund der Tastsache, dass die PCr-LA-O_2 Methode bisher noch nicht hinsichtlich ihrer Reliabilität untersucht worden ist, soll in diesem Forschungsprojekt zunächst die Reliabilität der PCr-LA-O_2 und ihrer Variante für intermittierende Belastungen (PCr-LA-O_{2int}) bestimmt werden. Anschließend sollen in vier weiteren Teilstudien mit Hilfe der standardisierten Testprotokolle des 30-15_{IFT}, seiner kontinuierlichen Version, des YYIR1 und 2 sowie des WAnT und CJ30 gezielt mögliche einzelne Einflussfaktoren auf die energetischen Anforderungen untersucht werden. Aus diesen Teilstudien ergibt sich auch das energetische Profil des jeweiligen Tests. Aus den Analysen dieser Profile sollen abschließend, übergeordnet die wesentlichen Einflüsse auf energetische Anforderungen intermittierender und hochintensiv-anaerober Belastungen abgeleitet werden.

2 Theoretischer Bezugsrahmen

2.1 Energiebereitstellungswege und Interaktionen bei Belastung

Muskelkontraktionen als Grundlage der menschlichen Bewegung benötigen Energie. Diese entsteht immer durch die Abspaltung eines Phosphats (Pi) von dem Nukleotid Adenosintriphosphat (ATP) und wird durch das von Kalziumionen aktivierte Enzym ATPase katalysiert (Baker et al., 2010; Barclay, 2017). Die dadurch freiwerdende Energie ermöglicht den Kippmechanismus der Myosinköpfe (Abb. 1).

$$\mathrm{ATP} \xrightarrow{\mathrm{ATPase}} \mathrm{ADP} + \mathrm{Pi} + \mathrm{energy} \longrightarrow \mathrm{muscle\ contraction.}$$

Abbildung 1 Spaltung von ATP (Baker et al., 2010, S. 1)

Die ATP-Speicher der Muskulatur sind relativ klein (8mmol·kg wmm^{-1}) und reichen nur für wenige Kontraktionen aus (ca. 20s bei moderater Kniestreckung)(Barclay, 2017). Dennoch sinkt der ATP-Wert selbst bei extremer Beanspruchung nie unter 5mmol·kg wmm^{-1} (Baker et al., 2010). Um die ATP-Versorgung dem Bedarf anzupassen verfügt der Körper über folgende, drei Systeme zur ATP-Resynthese: (1) ATP-PCr-System, (2) anaerobe Glykolyse, (3) mitochondriale Respiration. So kann die Muskelzelle die metabolische Rate stark variieren und einen bis zu tausendfachen ATP-Bedarf decken (Baker et al., 2010; Barclay, 2017). Der ATP-Bedarf pro Zeiteinheit ist abhängig von der Intensität der Belastung. Folglich ist die Belastungsintensität der ausschlaggebende Faktor für die Art der ATP-Resynthese. Neben der Querbrückenbildung wird auch für die Natrium-Kalium Pumpe und die Kalzium Pumpe im sarkoplasmatischen Retikulum ATP benötigt. Die Interaktionen zwischen den drei Stoffwechselsystemen (aerob, anaerob-alaktazid, anaerob-laktazid) sind jedoch komplex. Während die beiden anaeroben Systeme hohe Energieflussraten liefern, zeichnet sich das aerobe

System vor allem durch seine Kapazität aus. Diese wiederum ist absolut betrachtet bei den anaeroben Systemen relativ gering. Allerdings spielen bei den Interaktionen nicht nur ATP-Umsatzrate und Kapazität eine Rolle, sondern auch die Akkumulation von Stoffwechselzwischenprodukten (Wasserstoffionen (H^+), Pyruvat ($C_3H_4O_3$), usw.), die Verfügbarkeit von Sauerstoff und Kalzium in der Muskulatur oder die Muskelfaserzusammensetzung (Baker et al., 2010; Barclay, 2017; Gastin, 2001).

2.1.1 ATP-PCr-System

Die anaerob-alaktazide Energiebereitstellung ist der schnellste Weg der ATP-Resynthese (Abb. 2) und der mit der höchsten ATP-Umsatzrate (>2mmol·kg·s^{-1}). Das sogenannte ATP-Buffering durch Kreatinphosphat (PCr) erfolgt durch die Bildung von ATP (Abb. 2) aus Adenosinphosphat (ADP) und PCr, katalysiert durch das Enzym Kreatinkinase (CK). Die ATP-Resynthese durch Phosphat wird vor allem zu Beginn von Aktivitäten beansprucht (Abb. 3).

$$PCr + ADP + \beta H^+ \xrightarrow{CK} ATP + Cr$$

Abbildung 2 Kreatinkinase-Reaktion (Barclay et al., 2017 S. 147)

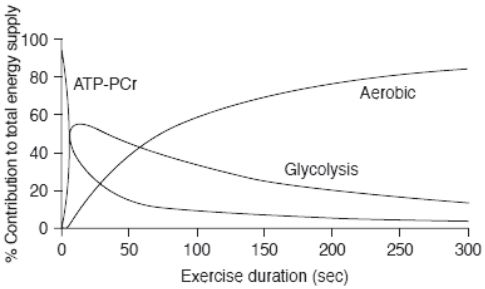

Abbildung 3 Anteil der Stoffwechselsystem an der Gesamtenergiebreitstellung bei kontinuierlicher Belastung (Gastin 2001, S. 737)

Aufgrund der schnellen Verfügbarkeit von PCr - ~ 26 mmol·kg wmm^{-1} PCr sind in der Muskulatur vorhanden - kann durch die Kreatinkinase Reaktion der ATP-Bedarf direkt gedeckt werden. Bei maximaler Intensität sind die PCr-Speicher jedoch innerhalb der ersten 10s bereits zu ca. 80% verbraucht, ehe nach 20s nahezu keine ATP-Resynthese durch PCr mehr erfolgt (Gastin, 2001). Bei kontinuierlichen Belastungen arbeitet das ATP-PCr-System, nach einer Anpassungszeit von 1-2min bei niedriger Umsatzrate weiter. Die Resynthese

von PCr entspricht dann sogar dem Verbrauch (Barclay, 2017; Paul, 1983). Die Anpassungszeit hängt möglicherweise mit der Sauerstoffverfügbarkeit zusammen, die für die PCr-Resynthese ausschlaggebend ist (Haseler, Hogan, & Richardson, 1999). Wenn die PCr-Speicher relativ ausgeschöpft sind, beträgt die Halbwertszeit ($T_{1/2}$) der PCr-Resynthese nach moderater Belastung 1,2min und nach intensiver Belastung etwa 2,1min (Arnold, Matthews, & Radda, 1984). Die PCr-Resynthese kann zwischen Individuen variieren, was unter anderem an der Muskelfaserzusammensetzung liegt. Außerdem wird sie von der prozentualen Ausschöpfung der Speicher, sowie dem pH-Wert beeinflusst. Dabei verlangsamt die Azidose die PCr-Resynthese, da die oxidative Kapazität gehemmt wird (Baker et al., 2010; Forbes, Paganini, Slade, Towse, & Meyer, 2009; Hultman et al., 1967). Die Dynamik der PCr-Resynthese wird je nach Belastungsintensität, Ausschöpfung der Speicher sowie beteiligter Muskelfasern am besten durch mono-, bi- oder multi-exponentiale Funktionen beschrieben (Forbes et al., 2009). Besonders bedeutend für die Sportpraxis sind also die hohe ATP-Umsatzrate, der schnelle Anteil der PCr-Resynthese sowie die Abhängigkeit der Resynthese von der oxidativen Kapazität. Vor allem in Spielsportarten und Rückschlagsportarten ist die Fähigkeit wiederholt hochintensive Bewegungen wie Sprints, Sprünge und schnelle Richtungswechsel auszuführen von großer Bedeutung (Bangsbo et al., 1991; Fernandez-Fernandez, Sanz-Rivas, & Mendez-Villanueva, 2009; Scanlan et al., 2011; Varley, Gabbett, & Aughey, 2014). Der kurzfristig hohe Energiebedarf ausgelöst durch kurze Antritte oder Sprints kann zum Großteil nur durch das PCr-System gedeckt werden. Dies liegt sowohl am verzögerten

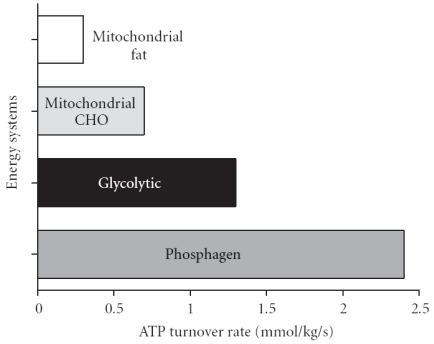

Abbildung 4 Energieumsatzrate der verschiedenen Stoffwechselsysteme (Baker et al., 2010, S. 4)

Einsetzten der anderen Stoffwechselwege (Abb. 3), als auch an der ATP-Umsatzrate des PCr-Systems (Abb. 4). Die Fähigkeit PCr zu nutzen und zu resynthetisieren ist deshalb sowohl für einzelne als auch wiederholte Sprints von Bedeutung (Bishop, Lawrence, & Spencer, 2003). Dabei ist zu beachten, dass nicht immer die Endgeschwindigkeit über die Intensität der Bewegung und damit den Stoffwechselweg, entscheidet. Auch bei langsameren Geschwindigkeiten können auf Grund der Beschleunigungs- oder Abstoppbewegungen hohe energetische Anforderungen entstehen (Osgnach, Poser, Bernardini, Rinaldo, & Di Prampero, 2010; Zamparo et al., 2015; Zamparo, Zadro, Lazzer, Beato, & Sepulcri, 2014). Diese Erkenntnisse werden auch durch die Ergebnisse von Latzel et al. (2018) gestützt, die zeigen konnten, dass in einem Basketballsimulationstest 29,1% der Gesamtenergie aus dem PCr-System stammt, obwohl der intermittierende Test eine Dauer von 10min hat. Es kann also davon ausgegangen werden, dass in typischen Spielsportsituationen, ständig kleinere Mengen PCr verbraucht und wieder resynthetisiert werden. Aufgrund der Abhängigkeit der Resynthese von O_2 (Arnold et al., 1984; Barclay, 2017) kommt es dadurch auch zu einer gesteigerten Bedeutung der aeroben Leistungsfähigkeit. Diese enge Verknüpfung der Energiesysteme untereinander zeigt sich auch an den beiden weiteren Reaktionen des PCr-Systems (Abb. 5) und deren Bedeutung für weitere Abläufe. Zwar sind diese Reaktionen aus Sicht der Energieproduktion eher wenig bedeutend, haben aber relevante Auswirkungen auf die Glykogenolyse und Glykolyse. Nachdem es durch die CK-Reaktion zu einer leichten Alkalisierung kommt, wird durch die später einsetzende Azidose das Enzym AMP-Deaminase aktiviert und es kommt durch die Reaktion in Abb. 4 zum H^+-Verbrauch. Dieser kann die vorherrschende Azidose jedoch nicht wesentlich beeinflussen. Wichtiger ist die AMP-Produktion durch die Adenalytkinase-Reaktion, da

$$\mathrm{ADP} + \mathrm{ADP} \xrightarrow{\text{adenylate kinase}} \mathrm{ATP} + \mathrm{AMP},$$

$$\mathrm{AMP} + \mathrm{H}^+ \xrightarrow{\text{AMP deaminase}} \mathrm{IMP} + \mathrm{NH_4}^+.$$

Abbildung 5 Adenylatkinase- und AMP-Deaminase Reaktion des PCr-Systems (Baker et al., 2010, S. 2)