

成人男女を対象とした脂肪酸化率が最大になる歩行速度の決定

佐川和則 田中ひかる 熊本和正

Determination of Maximum Fat Oxidation Rate During Walking in Middle Aged Healthy Men and Women

Kazunori Sagawa, Hikaru Tanaka and Kazumasa Kumamoto

Abstract

The aim of the present investigation was to determine a walking speed at which the fat oxidation rate was maximal. Middle-aged healthy seven volunteers (4 males and 3 females) performed an incremental walking exercise test to exhaustion on a treadmill. Substrate oxidation was determined using indirect calorimetry. Maximal fat oxidation rate was $0.32 \pm 0.03 \text{ g min}^{-1}$ ($47.2 \text{ cal min}^{-1} \text{ kg}^{-1}$) and occurred at speed of 5.5 km h^{-1} . However, the fat oxidation rate at speed from 3.5 to 4.5 km h^{-1} was not different from the maximal fat oxidation rate. Therefore, it seemed that we can choose an adequate intensity among the range of these speeds depending on each fitness level, to improve a reduced reliance on lipid oxidation. The intensity at which the maximal fat oxidation rate occurred (FATmax) was $47\% \dot{V}O_2$ peak, and this value were similar with intensity of the previous studies that using untrained healthy adults.

Key words : FATmax, walking speed, fat oxidation rate

[The Research Bulletin of Health and Sports Sciences Vol.8, 47-54, 2009]

I はじめに

内臓脂肪の過剰蓄積を誘因とする糖・脂質代謝異常は、糖尿病や心疾患に対して高い発症リスクを有する。適度な身体運動はこれらの代謝異常を改善させることが期待されている。しかしながら、耐糖能やインスリン感受性を効率的に向上させる運動の種類、強度および時間については、現在のところ一致した見解は得られていない。代謝異常の改善に寄与する運動の種類とトレーニング条件（強度、時間および頻度）の設定は、メタボリックシンドローム対象者やその予備軍にとって

重要な関心事である。

運動中に筋によってエネルギー産生のために利用される炭水化物と脂肪の酸化率は、運動強度 (Bergman and Brooks, 1999; Romijin et al., 2000; Sidossis et al., 1997)、運動時間 (Romiji et al., 1993)、運動前の摂取栄養素 (Bergman and Brooks, 1999; Coyle et al., 2001; Horowitz et al., 1997)、トレーニング状態 (Holloszy and Coyle, 1984; Stisen et al., 2006; Jeukendrup et al., 1997)、および発育段階 (Riddell et al., 2008) などによって影響を受ける。これらのなかでも運動強度は、運動中のエネルギー基質の燃焼割合を決定する最

大の要因である。脂肪の酸化率は低い運動強度から中等度の運動強度まで増大し、その後急激に低下することが、自転車駆動運動、トレッドミル運動およびトレッドミルランニングを用いた漸増負荷試験において確かめられている (Achten and Jeukendrup, 2004; Bergman et al., 1999; Knechtle et al., 2004; Romiji et al., 1993; Romiji et al., 2000; Stisen et al., 2006; Venables et al., 2005)。運動強度の増大に伴う解糖系の亢進は、直接的に脂肪酸のミトコンドリアへの輸送を抑制し、脂肪酸の酸化を低下させるからである (Coyle et al., 1997; Sidossis et al., 1997)。

最近、Venables and Jeukendrup (2008) は、脂肪の酸化率が最大になる運動強度 (FATmax) でトレーニングしたときに、肥満者の運動中の脂肪酸酸化率とインスリン感受性を向上させたが、その後±20%の運動強度では改善されなかったことを報告した。この研究は、FATmaxでの運動トレーニングが糖・脂質代謝異常の改善に有効であることを示唆するものと考えられる。しかしながら、これらの運動の介入によって糖・脂質代謝異常のコントロールを図ろうとする場合、運動中に筋によって利用されるエネルギー基質が運動のタイプによって影響を受ける (Knechtle et al., 2004) から、介入に用いる運動ごとにFATmaxを決定する必要がある。

歩行はヒトの基本的な運動であり、特別な準備もなく簡単に実施できることから、健康の維持を目的として広く親しまれている。しかしながら、そのような現状にもかかわらず、歩行運動のFATmaxを調べた研究は極端に少ない (Willis, 2005)。したがって、低速から高速までの歩行速度の範囲で、エネルギー基質の利用のされ方にかかわるデータを蓄積することは急務である。本研究は、健康な成人男女を被検者とし、歩行運動のFATmaxの決定を試みた。さらに歩行運動のFATmaxを他の運動のものと比較することにより、歩行が糖・脂質代謝異常をコントロールする運動として適切であるかを検討することを目的とした。

II 方法

1) 被検者

本研究は7名(男4名、女3名)の健康な成人を被検者とした。被検者らの身長、体重、年齢、および体脂肪率(%fat)を表に示す。体脂肪率の測定には生体電気抵抗法を用いた。被検者らは活動的な生活を送っているが、定期的な身体活動の習慣はない。各被検者は前日の夕食後は絶食とし、実験は午前8時から午前10時の間に実施した。実験に際し、女性被検者の性周期は考慮しなかった。運動中のエネルギー基質の利用割合と最大酸素摂取量および最大酸素摂取量($\dot{V}O_2\text{max}$)は、性周期によって影響されないと考えられている (Bisdee et al., 1989; Horton et al., 2002)。実験に先立ち、被検者らに対し実験の意義と測定にともなう危険性および測定中止の自由を説明し、参加の同意を得た。

2) 漸増負荷運動プロトコル

被検者らはトレッドミル歩行に慣れるため、数分間トレッドミル (AR-200、ミナト医科学社製) 上で歩行運動を行った。本研究の漸増運動負荷プロトコルは、Achten et al. (2002)、Achten and Jeukendrup (2004) および Venables et al. (2005) に基づき、疲労困憊まで導く方法を改変したものをを用いた。約15分間の休息後、それぞれ3分間の4から5ステージからなる漸増負荷運動を実施した。 3.5 km h^{-1} で2分間のウォーミングアップの後、初期速度は 3.5 km h^{-1} とし、1ステージごとに 1 km h^{-1} ずつ 6.5 km h^{-1} または 7.5 km h^{-1} まで増加した。このときのトレッドミルの傾斜は1%とした。その後は最終ステージのトレッドミル速度を維持したまま、1分ごとにトレッドミルの傾斜を2%増加し、疲労困憊まで継続した。運動終了直前の1分間の酸素摂取量を最高酸素摂取量($\dot{V}O_2 \text{ peak}$)とした。また運動終了時の心拍数を最高心拍数(HRmax)とした。実験中の室温と室内湿度は、それぞれ24-25°C、35-42%に維持した。

3) 呼気ガス変量の測定

歩行運動中、自動代謝測定装置 (AE-300S、ミ

脂肪酸化率が最大になる歩行速度の決定

ナト医科学社製)を用い、肺胞レベルの呼気ガス変量を breath-by-breath で測定した。測定した呼気ガス変量は、換気量 ($\dot{V}E$)、酸素摂取量 ($\dot{V}O_2$) および二酸化炭素排出量 ($\dot{V}CO_2$) であり、運動中連続して測定した。換気量は熱線流量計、 O_2 濃度は永久磁石のダンベル型酸素濃度計、また CO_2 濃度は赤外線吸収型二酸化炭素濃度計を用いて測定した。測定器の較正は、各被検者の測定前に実施した。熱線流量計の較正は、2L のシリンジを用い手動で行い、 O_2 濃度および CO_2 濃度の較正は、既知濃度の標準ガスによった。

4) 心拍数の測定

運動中の心拍数 (HR) は無線搬送式心拍計 (BIO-SCOPE M100、フクダ ME 工業社製) を用い、胸部双極誘導により導出した。

5) 間接熱量測定

運動中の $\dot{V}O_2$ および $\dot{V}CO_2$ は、各ステージの最後 2 分間を平均して求めた。脂肪と炭水化物の酸化率およびエネルギー消費量は、以下に示す化学量論に基づく式 (stoichiometric equations) を用い算出した (Frayn, 1983)。

$$\begin{aligned} \text{脂肪酸化率 (g min}^{-1}\text{)} \\ &= 1.67 \dot{V}O_2 - 1.67 \dot{V}CO_2 - 1.92 n \\ \text{炭水化物酸化率 (g min}^{-1}\text{)} \\ &= 4.55 \dot{V}CO_2 - 3.21 \dot{V}O_2 - 2.87 n \end{aligned}$$

ここで $\dot{V}O_2$ および $\dot{V}CO_2$ の単位は $l \text{ min}^{-1}$ 、また n は窒素排出率 ($g \text{ min}^{-1}$) である。本研究ではタンパク質の酸化量は無視できると仮定した (Carraro et al., 1990)。脂肪および炭水化物の酸化によるエネルギー消費量は、Atwater の係数を乗じて求めた。

III 結果

最大脂肪酸化率を求めるために行った漸増負荷運動において、2 名 (男女各 1 名) の被検者の最終ステージの歩行速度は 6.5 km h^{-1} であり、残りの 5 名は 7.5 km h^{-1} であった。

被検者らの $\dot{V}O_2$ peak、HRmax および運動終了時の呼吸交換比 (RER) の平均と標準偏差は、それぞれ $2361 \pm 679 \text{ ml}$ 、 $172 \pm 12.9 \text{ bpm}$ 、 1.08 ± 0.06 であった。

各歩行速度における脂肪酸化率と炭水化物酸化率を各被検者の値と平均値で示した (図 1A および図 1 B)。脂肪酸化率は 5.5 km h^{-1} の速度で 0.32 g min^{-1} の最大値を示したが、 3.5 km h^{-1} から 5.5 km h^{-1} までの速度範囲ではほぼ一定の値を示し、その後歩行速度の増大にしたがい低下した。炭水化物酸化率は歩行速度の増大とともに増加した。また各歩行速度での体重当たりの脂肪および炭水化物酸化率、総エネルギー消費量に対する脂肪および炭水化物の燃焼割合を図 2A および図 2B に示した。低速歩行では炭水化物に対し脂肪の酸化によるエネルギーが優位であったが、約 6.5 km h^{-1} を境界に炭水化物からのエネルギーが脂肪のそれを上回った。

$\dot{V}O_2$ peak に対する相対的運動強度と脂肪酸化率の関係を図 3 に示した。相対的運動強度と脂肪酸化率の関係を 2 次曲線に近似すると、脂肪酸化率は $47\% \dot{V}O_2$ peak のときに約 0.33 g min^{-1} のピーク値を示した。

表 被験者 (n=7) の身体的特徴

	Height	Weight	Age	%fat
	cm	kg	yr	%
mean	169.2	64.8	45.1	21.1
s.d.	6.0	12.5	9.0	5.1

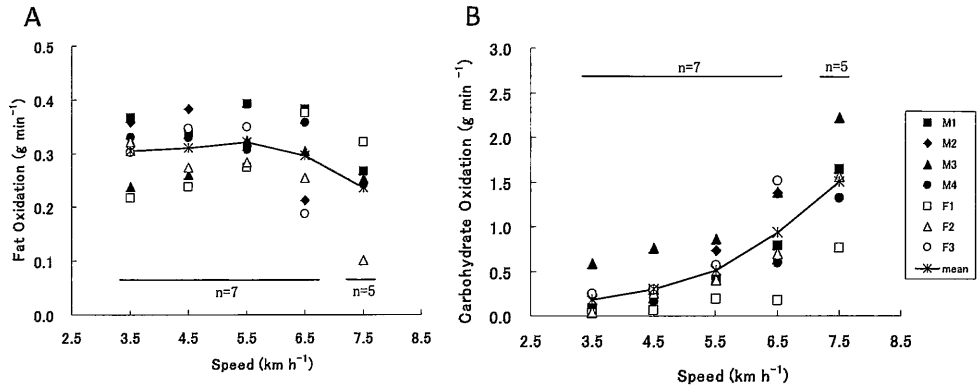


図1 歩行運動中の脂肪酸化率 (A) と炭水化物酸化率 (B)。M1 から M4 は男性被験者、F1 から F3 は女性被験者

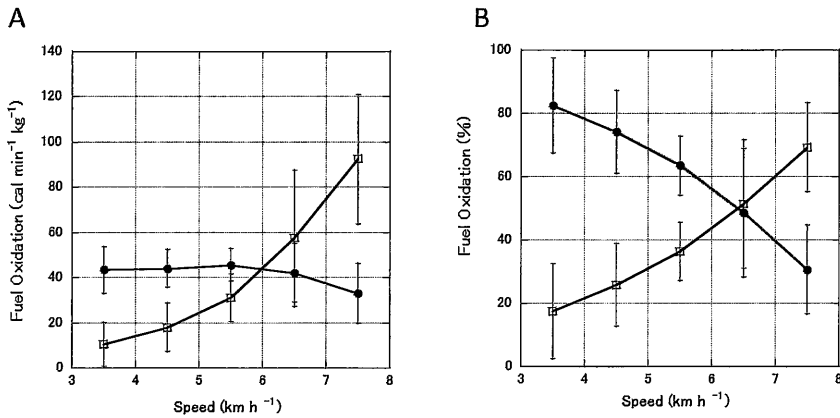


図2 種々の歩行速度における体重当たりで示した脂肪酸化率 [●] と炭水化物酸化率 [□] (A), および全エネルギー産生に対する脂肪と炭水化物酸化の割合 (B)。平均±標準偏差

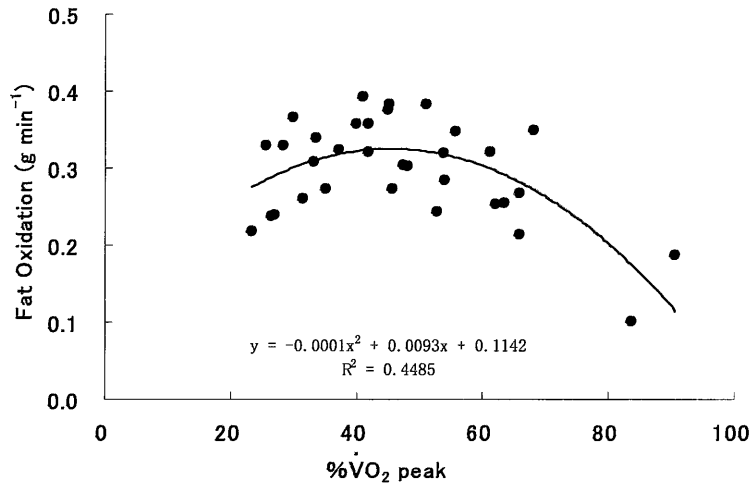


図3 歩行運動中の最高酸素摂取量 ($\dot{V}O_2$ peak) に対する脂肪酸化率。回帰曲線のピークは $47\% \dot{V}O_2$ peak で 0.33 g min^{-1} を示す

IV 考察

本研究で用いた漸増負荷運動プロトコルは1ステージが3分間からなる。そして呼気ガス変量は各ステージの最後の2分間の値を測定している。一般に中等度 (moderate) 以下の運動強度であれば、 $\dot{V}O_2$ は運動開始後2から3分目で定常状態に達する。したがって本研究で得られた $\dot{V}O_2$ は定常状態のものではなく、本来の定常状態 $\dot{V}O_2$ と比較して過小評価する可能性があるため、本考察で $\dot{V}O_2$ の絶対値を論ずることはできない。

エネルギー基質の燃焼比率がその運動強度に適応し安定するまでには最低10分間は必要とされる (Willis, 2005) が、Achten et al. (2002) は自転車駆動運動において、各ステージに要する時間を3分間としても、FATmax の決定が可能であることを示した。続いて Venables et al. (2005) および Venables and Jeukendrup (2008) は Achten et al. のプロトコルをトレッドミル運動 (おそらく歩行と走行の混合運動) に応用した。本研究はトレッドミル歩行にこのプロトコルを導入し、歩行運動における FATmax の決定を試みたものである。

本研究で得られた歩行運動における脂肪酸化率の最大値は、5.5 km h⁻¹ での $0.32 \pm 0.03 \text{ g min}^{-1}$ ($47.2 \text{ cal min}^{-1} \text{ kg}^{-1}$) である (図1 A, 図2 A)。Willis et al. (2005) は、5.6 km h⁻¹ の速度での脂肪酸化率は、 $46.6 \text{ cal min}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ と報告しており、われわれの値とほぼ一致する。しかし Willis らの報告によれば、最大脂肪酸化率 ($49.8 \text{ cal min}^{-1} \text{ kg}^{-1}$) が出現する歩行速度は 6.4 km h⁻¹ であり、本研究の値と比較して 0.9 km h⁻¹ 高い。これらの差の理由は不明であるが、平地歩行において脂肪酸化率の出現する速度は 5.5 km h⁻¹ から 6.5 km h⁻¹ の範囲にあると考えられる。この 5.5 km h⁻¹ から 6.5 km h⁻¹ の歩行速度は、速歩あるいは急歩と表現される速度であり、単位距離当たりのエネルギー消費量が最小になる経済速度 4.7 km h⁻¹ (Finley and Cody, 1970) と比較して高い。歩行における最大脂肪酸化率が出現する速度は、われわれが普段無意識に選択している自然歩行よりも

高い速度にあると考えられる。また本研究における 5.5 km h⁻¹ での心拍数は、 $100 \pm 14.5 \text{ bpm}$ ($58.6 \pm 10.4\% \text{ HRmax}$) である。本研究で対象とした被検者の年齢層の成人においては、歩行速度 5.5 km h⁻¹ および / または約 60% HRmax が最大脂肪酸化率の出現する運動強度の指標となろう。しかしながら、3.5 から 5.5 km h⁻¹ までの速度での脂肪酸化率に大きな差はなく、歩行運動を脂肪酸分解・利用能力の改善を目的として用いる場合には、実施者の体力や身体的状態に応じて自然歩行から速歩・急歩までの範囲で歩行速度を選択できる可能性がある。

上述のように歩行における最大脂肪酸化率は 47 から $50 \text{ cal min}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ 程度である。これらの値は、自転車駆動運動およびランニングのものと比較してかなり小さい。自転車駆動運動およびランニングの最大脂肪酸化率は、それぞれ 60 から $80 \text{ cal min}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ (Achten et al., 2002; Achten and Jeukendrup, 2004; Bircher et al., 2005; Knechtle et al., 2004)、77-90 $\text{cal min}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ (Astorino, 2000; Knechtle et al., 2004) である。これらの差はそれぞれの運動のエネルギー消費量の違いによるものであろう。同一の RER であっても、 $\dot{V}O_2$ が大きいほどエネルギー基質の酸化量が大きくなるからである。運動中の脂肪酸化率の大小が血中脂肪酸の利用促進にいかなる影響を及ぼすかは今後の重要な研究課題である。

本研究に参加した被検者において脂肪および炭水化物酸化率に著しい男女差は観察されなかった。これまでの脂肪酸化率に関する先行研究は、女性が男性に対して、絶対値で示される脂肪酸化率が高く、また全エネルギー産生に対する脂肪燃焼割合も女性において高いことを明らかにしている (Knechtle et al., 2004; Tarnopolsky et al., 1990; Venables et al., 2005)。これらの研究で用いた運動は、自転車駆動、トレッドミル運動およびランニングであり、歩行においても同様な性差が存在するかどうかは、さらに被検者数を増やし検討する必要がある。

相対的運動強度 ($\dot{V}O_2 \text{ peak}$) と脂肪酸化率の関係は 2 次曲線に近似すると、FATmax

は $47\% \dot{V}O_2$ peak であった。先行研究で測定された FATmax は、 $75\% \dot{V}O_2$ peak (中等度鍛錬者、女性、トレッドミルランニング: Astorino, 2000)、 $53\% \dot{V}O_{2max}$ (非鍛錬者、女性、自転車駆動運動: Stisen et al., 2006)、 $63\% \dot{V}O_{2max}$ (中等度鍛錬者、男性、自転車駆動運動: Achten and Jeukendrup, 2004)、 $56\% \dot{V}O_{2max}$ (持久競技者、女性、自転車駆動運動: Stisen et al., 2006)、 $48\% \dot{V}O_{2max}$ (非鍛錬者、男女、トレッドミル運動: Venables et al., 2005) と、中等度以上の鍛錬者では本研究で得られた値と比較して高いが、非鍛錬者では本研究の値と近似している。定期的に持続的運動を実施している群において、相対的運動強度で表わされる FATmax は非鍛錬群と比較して高いことが報告されている (Stisen et al., 2006)。われわれの研究に参加した被検者は定期的な運動習慣のない非鍛錬者である。これらのことから、本研究で得られた FATmax は非鍛錬者の示す妥当な値であると考えられる。またこれらの事実は、非鍛錬者の FATmax は、運動の種類にかかわらずおよそ $50\% \dot{V}O_{2max}$ であることを示しており、この運動強度は、非鍛錬者に対する一般的運動処方強度と一致する。

ところで歩行速度の増大に伴い、全エネルギー消費量に占める脂肪燃焼割合は低下し炭水化物燃焼割合は増加する (図 2b)。歩行速度 5.5 km h^{-1} 付近からの炭水化物酸化率の急激な増加 (図 2A) は解糖系の亢進を意味し、この運動強度からの乳酸蓄積が推察される。炭水化物酸化が大きく増える運動強度は脂肪酸化が急激に低下する運動強度と関係するという仮説に基づき、乳酸性閾値 (LT) および換気性閾値 (VT) と FATmax の関係が調べられてきた。LT と FATmax とは同じ運動強度で出現する (Achten and Jeukendrup, 2004; Bircher et al., 2005) ことが報告されているが、VT と FATmax とは一致とする報告 (Astorino, 2000) としないとするもの (Venables et al., 2005) があり、統一した見解は得られていない。一般成人における LT と VT は、それぞれ $30\text{-}75\% \dot{V}O_{2max}$ 、 $35\text{-}85\% \dot{V}O_{2max}$ と広い運動強度の範囲で報告されている (中村と

山本, 1993)。本研究の FATmax ($47\% \dot{V}O_2$ peak) はこれらの範囲内にあるが、LT および VT と一致するか不明である。したがって歩行運動における FATmax と LT および VT との関係を明らかにすることは今後の研究課題である。

V まとめ

本研究は、健康な成人男女を被検者とし、歩行運動の脂肪酸化率が最大になる運動強度 (FATmax) を調べた。脂肪酸化率の最大値は $0.32 \pm 0.03 \text{ g min}^{-1} (47.2 \text{ cal min}^{-1} \text{ kg}^{-1})$ であり、そのときの歩行速度は 5.5 km h^{-1} であった。また 3.5 および 4.5 km h^{-1} の速度での脂肪酸化率は最大脂肪酸化率と大きな差はなく、歩行運動を脂肪酸分解・利用能力の改善を目的として用いる場合には、実施者の体力や身体的状況に応じて自然歩行から速歩・急歩までの範囲で歩行速度を選択できる可能性がある。また、本研究で得られた歩行運動の FATmax は $47\% \dot{V}O_2$ peak であり、非鍛錬者を被検者とした先行研究の FATmax と近似する値であった。

VI 文献

- Achten, J., Gleeson, M. and Jeukendrup, A.E. (2002) Determination of the exercise intensity that elicits maximal fat oxidation. *Med.Sci. Sports Exerc.* 34(12):92-97.
- Achten, J. and Jeukendrup, A.E. (2004) Relation between plasma lactate concentration and fat oxidation rates over a wide range of exercise intensities. *Int.J.Sports Med.* 25(1):32-37.
- Astorino, T.A. (2000) Is the ventilatory threshold coincident with maximal fat oxidation during submaximal exercise in women? *J.Sports Med. Physical Fitness.* 40(3):209-216.
- Bergman, B.C. and Brooks, G.A. (1999) Respiratory gas-exchange ratios during graded exercise in fed and fasted trained and untrained men. *J.Appl.Physiol.* 86(2):479-487.

脂肪酸化率が最大になる歩行速度の決定

- Bircher, S., Knechtle, B. and Knecht, H. (2005) Is the intensity of the highest fat oxidation at the lactate concentration of 2mmol L⁻¹? A comparison of two different exercise protocols. *Eur.J.Clin.Invest.* 35(8):491-498.
- Bisdee, J.T., Jones, W.P.T. and Shaw, M.A. (1989) Changes in energy expenditure during the menstrual cycle. *Br.J.Nutr.* 61(2):187-199.
- Carraro, F., Stuart, C.A., Hartl, W.H. et al. (1990) Effect of exercise and recovery on muscle protein synthesis in human subjects. *Am. J. Physiol.* 259 (4 Pt 1):E470-476.
- Coyle, E.F., Jeukendrup, A.E., Wagenmakers, A.J.M. and Saris, W.H.M. (1997) Fatty acid oxidation is directly regulated by carbohydrate metabolism during exercise. *Am.J.Physiol.* 273 (2 Pt 1):E268-E275.
- Coyle, E.F., Jeukendrup, A.E., Oseto, M.C., Hodgkinson, B.J. and Zderic, T.W. (2001) Low-fat diet alters intramuscular substrates and reduces lipolysis and fat oxidation during exercise. *Am.J.Physiol.Endocrinol Metab.* 280 (3):E3191-E398.
- Finley, F.R. and Cody, K.A. (1970) Locomotive characteristics of urban pedestrians. *Arch. Phys. Med. Rehabil.* 51(7):423-426.
- Frayn, K.N. (1983) Calculation of substrate oxidation rates in vivo from gaseous exchange. *J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Exercise Physiol.* 55(2):628-634.
- Holloszy, J.O. and Coyle, E.F. (1984) Adaptations of skeletal muscle to endurance exercise and their metabolic consequences. *J.Appl.Physiol.* 56 (4):831-838.
- Horowitz, J.F., Mora-Rodriguez, R., Byerley, L.O. and Coyle, E.F. (1997) Lipolytic suppression following carbohydrate ingestion limits fat oxidation during exercise. *Am.J.Physiol. Endocrinol Metab.* 273 (4 Pt 1):E768-E775
- Horton, T.J., Miller, E.K., Glueck, D. and Tench, K. (2002) No effect of menstrual cycle phase on glucose kinetics and fuel oxidation during moderate-intensity exercise. *Am. J. Appl. Physiol.* 282(4):E752-E762.
- Jeukendrup, A.E., Mensink, M., Saris, W.H. and Wagenmakers, A.J. (1997) Exogenous glucose oxidation during exercise in endurance-trained and untrained subjects. *J.Appl.Physiol.* 82 (3):835-840.
- Knechtle, B., Muller, G., Willmann, F., Kotteck, K., Eser, P. and Hnecht, H. (2004) Fat oxidation in men and women endurance athletes in running and cycling. *Int.J.Sports Med.* 25 (1):38-44.
- 中村好男, 山本義春 (1993) AT その変遷と新しい理解. (有) ブックハウスエイチディ
- Riddell, M.C., Jamnik, V.K., Iscoe, K.E., Timmons, B.W. and Gleshill, N. (2008) Fat oxidation rates and the exercise intensity that elicits maximal fat oxidation decreases with pubertal status in young male subjects. *J.Appl.Physiol.* 105(2):742-748.
- Romijn, J.A., Coyle, E.F., Sidossis, L.S., Gastaldelli, A., Horowitz, J.F., Endert, E. and Wolf, R.R. (1993) Regulation of endogenous fat and carbohydrate metabolism in relation to exercise intensity and duration. *Am.J.Physiol. Endocrinol Metab.* 265 (3 Pt 1):E380-E391.
- Romijn, J.A., Coyle, E.F., Sidossis, L.S., Rosenblatt, J. and Wolfe, R.R. (2000) Substrate metabolism during different exercise intensities in endurance-trained women. *J.Appl.Physiol.* 88 (5):1707-1714.
- Sidossis, L.S., Gastaldelli, A., Klein, S. and Wolfe, R.R. (1997) Regulation of plasma fatty acid oxidation during low- and high-intensity exercise. *Am.J.Physiol.* 272 (6 Pt 1): E1065-E1070.
- Stisen, A. B., Stougaard, O., Langfort, J., Helge, J.W. and Madsen, K. (2006) Maximal fat oxidation rates in endurance trained and untrained. *Eur.J.Appl.Physiol.* 98(5):497-506.

- Tarnopolsky, L.J., MacDougall, J.D., Atkinson, S.A., Tarnopolsky, M.A. and Sutton, J.R. (1990) Gender differences in substrate for endurance exercise. *J. Appl. Physiol.* 68(1):302-308.
- Venables, M.C. and Jeukendrup, A.E. (2008) Endurance training and obesity: effect on substrate metabolism and insulin sensitivity. *Med. Sci. Sports Exerc.* 40(3):495-502.
- Venables, M. C., Achten, J. and Jeukendrup A. E. (2005) Determinants of fat oxidation during exercise in healthy men and women: a cross-sectional study. *J. Appl. Physiol.* 98(1):160-167.
- Willis, W.T., Ganley, K.J. and Herman, R.M. (2005) Fuel oxidation during human walking. *Metabolism* 54(6): 793-799.