

Aplicaciones de la Máxima Oxidación de Grasas y FATmax en la evaluación del rendimiento deportivo en atletas-de resistencia-: una revisión narrativa

Applications of Maximum Fat Oxidation and FATmax in the evaluation of sports performance in endurance-athletes: a narrative review

Martin Molinar Contreras, Aldo I. Perez Garcia, Arnulfo Ramos-Jiménez, Rosa P. Hernández Torres, Isaac A. Chavez-Guevara

Autonomous University of Ciudad Juarez (Mexico)

Resumen. El uso diferencial de sustratos energéticos (lípidos y carbohidratos) durante la competencia deportiva se ha propuesto como un factor determinante del rendimiento deportivo. Por lo tanto, la presente revisión tiene por objetivos: (i) describir la asociación de la máxima oxidación de grasas (MFO) y su correspondiente intensidad (FATmax) con indicadores del rendimiento deportivo en atletas de resistencia, (ii) reportar el fenotipo metabólico de atletas pertenecientes a diferentes disciplinas deportivas. Resultados: La FATmax y MFO están directamente asociadas entre sí, sin embargo, solo la MFO esta positivamente asociada con el tiempo de carrera en atletas de triatlón, esquiadores profesionales a campo traviesa y corredores de ultramaraton. En dichas poblaciones, el máximo consumo de oxígeno (VO_{2max}) muestra una correlación positiva con la MFO, mientras que la edad esta inversamente asociada a MFO. Tanto la FATmax como la MFO han sido estudiados en pocas disciplinas deportivas. Por otro lado, la MFO difiere entre atletas de distintas disciplinas deportivas, siendo superior en corredores de larga distancia y esquiadores profesionales vs. ciclistas (0.55 ± 0.09 vs. 0.48 ± 0.05 $g \cdot min^{-1}$), a pesar de similitudes en el VO_{2max} y la masa libre de grasa. Aunque la MFO reportada en atletas de balonmano, voleibol y baloncesto (0.59 ± 0.24 $g \cdot min^{-1}$), así como en futbolistas profesionales (0.69 ± 0.15 $g \cdot min^{-1}$), es superior a los valores observados en corredores de larga distancia y esquiadores de elite. Conclusión: La relación de la MFO y la FATmax con el rendimiento deportivo varía según la edad, disciplina deportiva y el sexo de los atletas, observándose un fenotipo metabólico particular para cada disciplina deportiva. Por lo tanto, además de medir el VO_{2max} y la intensidad de trabajo correspondiente al umbral de lactato o segundo umbral ventilatorio se recomienda incorporar la MFO y FATmax en las evaluaciones fisiológicas de los atletas para optimizar su rendimiento físico.

Palabras clave: deporte, fisiología del ejercicio, alto rendimiento deportivo, metabolismo, entrenamiento físico.

Abstract: The differential use of energy substrates (lipids and carbohydrates) during sports competitions has been proposed to determine sports performance. Therefore, this review has the objectives: (i) describe the association of maximum oxidation of fats (MFO) and its corresponding intensity (Fatmax) with indicators of sports performance in resistance athletes, (ii) report the Metabolic athlete phenotype belonging to different sports disciplines. Both FATmax and MFO have been studied in a few sports disciplines. Results: Fatmax and MFO are directly associated with each other; however, only the MFO was positively associated with the career time in triathlon athletes, professional skiers with a mischievous field, and ultramarathon runners. In these populations, the maximum oxygen consumption (VO_{2max}) positively correlates with the MFO, while age is inversely associated with MFO. Although the MFO reported in handball, volleyball, and basketball athletes (0.59 ± 0.24 $g \cdot min^{-1}$), as well as in professional players (0.69 ± 0.15 $g \cdot min^{-1}$), MFO is superior to the values observed in long-distance corridors and elite skiers. On the other hand, the MFO differs between athletes from different sports disciplines, being superior in long-distance corridors and professional skiers vs. cyclists (0.55 ± 0.09 vs. 0.48 ± 0.05 $g \cdot min^{-1}$), despite similarities in the VO_{2max} and fat-free mass. Conclusion: The relationship of the MFO and the Fatmax with sports performance varies according to age, sports discipline, and the sex of athletes, observing a particular metabolic phenotype for each sports discipline. Therefore, in addition to measuring the VO_{2max} and the work intensity corresponding to the lactate threshold or second ventilatory threshold, it is recommended to incorporate the MFO and Fatmax in the physiological evaluations of the athletes to optimize their physical performance.

Keywords: sport, exercise physiology, high sports performance, metabolism, physical training.

Fecha recepción: 25-06-22. Fecha de aceptación: 01-12-22

Arnulfo Ramos-Jiménez

arnulforaji@yahoo.com

Introducción

La intensidad de la carga de trabajo es el principal determinante de la cantidad y tipo de sustrato energético utilizado durante el ejercicio. A nivel celular, la oxidación de carbohidratos y lípidos se balancean de manera singular (Figura 1a, 1b). La utilización de carbohidratos aumenta de manera continua y sin descender conforme la intensidad del ejercicio (Figura 1a), mientras que la de ácidos grasos aumenta previo al umbral aeróbico (AeT: carga/intensidad a partir de la cual la concentración de lactato en sangre se incrementa por arriba de los valores basales), llega a un máximo, y posteriormente, disminuye hasta alcanzar valores insignificantes (Figura 1a) (Nikolovski et al., 2021;

Peric et al., 2022; Purdom et al., 2018). De acuerdo con lo anterior dicho, en esta cinética se presentan cuatro momentos importantes, el primero denominado máxima tasa de oxidación de grasas (MFO por sus siglas en inglés); sobre el eje de las ordenadas. El segundo, sobre el eje de las abscisas; correspondiente a la intensidad del ejercicio a la cual se observa la MFO (FATmax). El tercero, ya nombrado arriba AeT (por sus siglas en inglés). El cuarto, la intensidad a la cual los ácidos grasos dejan de contribuir al gasto energético; también definido como FAT_{min} que corresponde al inicio de la acumulación de lactato en sangre (OBLA, por sus siglas en inglés) (Figura 1a) (Brinder et al., 2008; Nikolovski et al., 2021; Peric et al., 2022; Purdom et al., 2018).

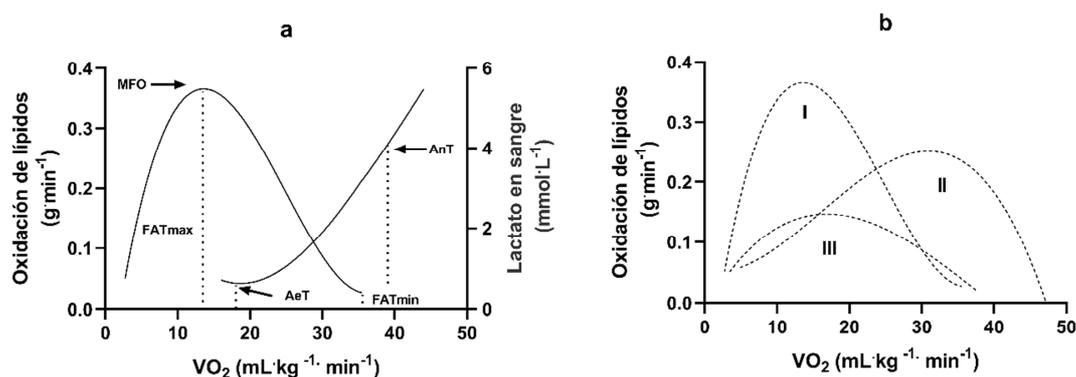


Figura 1. a) Cinética de oxidación de grasas y concentración de lactato en sangre vs. intensidad del ejercicio, evaluada en un jugador profesional de fútbol soccer. La FATmax y el umbral aeróbico (AeT) se presentan a una intensidad similar mientras que la oxidación de grasas toma valores insignificantes al aproximarse al umbral anaeróbico ($4 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$). b) cinética de oxidación de lípidos correspondiente a tres jugadores profesionales de fútbol soccer. La amplitud y simetría [asimétrica-desplazada hacia la izquierda (I), asimétrica-desplazada hacia la derecha (II), simétrica (III)] de la curva difiere entre los tres sujetos evaluados. *Datos propios obtenidos mediante la aplicación de pruebas de esfuerzo sobre una cinta rodante con aumento progresivo de velocidad (+1 km/h; cada 3 minutos).

Estudios previos en nuestro laboratorio nos muestran que el AeT y la FATmax se encuentran positivamente asociados (Peric et al., 2022). De igual manera, previamente, se ha propuesto que tanto la MFO como la FATmax se encuentran asociadas con el rendimiento deportivo en atletas, debido a que una mayor capacidad para utilizar ácidos grasos como fuente de energía reduciría la degradación de glucógeno hepático y muscular durante la competencia, favoreciendo una mayor resistencia a la fatiga (Jeukendrup, 2001). Por otro lado, se ha reportado que la MFO difiere entre atletas de distintas disciplinas deportivas, asociándose estas disimilitudes con la diferencia en el fitness cardiorespiratorio y composición corporal (Randel et al., 2017), lo cual puede estar determinado por las características del entrenamiento y el régimen dietario que se emplea para optimizar el desarrollo de las capacidades físicas requeridas para cada deporte. Lo anterior, sugiere que, para cada deporte existe un fenotipo metabólico particular, el cual los entrenadores pueden usar como referencia para optimizar el rendimiento deportivo de sus atletas. Sin embargo, no existen revisiones actuales que reporten la MFO y FATmax para atletas de diferentes disciplinas deportivas. Por lo anterior, la presente revisión tiene por objetivos: 1) describir la asociación de la MFO y FATmax con indicadores del rendimiento deportivo en atletas, 2) reportar el fenotipo metabólico de atletas pertenecientes a diferentes disciplinas deportivas.

Métodos

Estrategia de búsqueda

Dado que el presente documento es una revisión narrativa, la estrategia de búsqueda y el protocolo de revisión empleado para la identificación de documentos y la extracción de los datos reportados se presentan a detalle en el anexo 1.

Resultados

Acorde a los criterios de inclusión y exclusión se selec-

cionaron 20 manuscritos, cuatro relacionados con la intensidad del ejercicio durante la competencia deportiva en atletas (Tabla 1) y 16 sobre la relación existente entre la MFO, Fatmax y el rendimiento deportivo en atletas (Tabla 2 y Tabla 3). Dieciocho manuscritos fueron estudios observacionales-transversales, un metaanálisis y una revisión temática. Se estudiaron 10 deportes con 560 participantes, 78 (14%) fueron mujeres. La edad promedio fue de 28 años. El deporte más estudiado fue el fútbol con 196 participantes, seguido del triatlón con 126 participantes. El contenido de los manuscritos seleccionados se narrará y discutirá a continuación.

Narrativa y discusión

Intensidad del ejercicio y cinética de la utilización de sustratos energéticos

Al pasar de un estado de reposo al ejercicio, la demanda energética aumenta exponencialmente, resultando en la activación de múltiples vías de señalización intracelular que permiten la re-síntesis de ATP para sostener la contracción del músculo esquelético (Hargreaves & Spriet, 2020). Paralelamente, conforme aumentan las necesidades energéticas se activa el sistema fisicoquímico sensorial (barorreceptores, vasopresores, quimiorreceptores) activando al sistema nervioso simpático (Muller, 2007), y por consiguiente aumentando la frecuencia cardíaca, el volumen sistólico, la ventilación pulmonar, y el flujo sanguíneo hacia el tejido muscular para facilitar la llegada de oxígeno (O_2) y macronutrientes, así como la eliminación de dióxido de carbono, hidrogeniones y lactato (LA_b) (Fisher & Secher, 2019).

Durante el ejercicio de baja intensidad ($\sim 25\%$ del máximo consumo de oxígeno ($\text{VO}_{2\text{max}}$)), la glucosa liberada por el tejido hepático, los ácidos grasos provenientes del tejido adiposo y los triacilglicérols intramusculares se emplean por el tejido muscular para la producción de ATP, siendo los ácidos grasos libres en plasma, la principal fuente de energía (Purdom, 2018). En cambio, durante el ejercicio de intensidad vigorosa ($>85\%\text{VO}_{2\text{max}}$; $>\text{Umbral}$

anaeróbico), el glucógeno muscular se convierte en el principal sustrato empleado para la síntesis de ATP (Hargreaves & Spriet, 2020).

El comportamiento observado en la oxidación de macronutrientes está regulado por una serie de mecanismos fisiológicos y moleculares ampliamente descritos en la literatura, incluyendo i) aumento en la concentración de catecolaminas, glucagón, cortisol y péptido natriurético en función de la intensidad del ejercicio (Figura 2B), ii) activación de lipasas (e.g., lipasa sensible a hormonas y triacilglicerol lipasa) en tejido adiposo (Figura 2A), y de la enzima glucógeno fosforilasa en tejido hepático (Figura 2C) y muscular (Figura 2E), iii) translocación de proteínas transportadoras de glucosa y ácidos grasos hacia el sarcolema (Figura 2E), iv) inhibición de la enzima Carnitina Palmitoil Transferasa (CPT1) (Figura 3A), v) modificación del estado redox en la mitocondria (Figura 3B) (Galbo et al., 1975; Hackney, 2006; Sahlin, 2009; Spriet, 2014; Ball, 2015; Tsiloulis & Watt, 2015; Trefts, 2016).

Regulación del metabolismo de ácidos grasos durante el ejercicio de intensidad vigorosa

Reducción de la concentración de carnitina libre en sarcoplasma

La carnitina tiene un papel muy importante en la movilización de ácidos grasos a través de la membrana mitocondrial y en la regulación de la concentración de Acetil-CoA en la matriz mitocondrial. La carnitina se encuentra almacenada en el sarcoplasma de las fibras musculares y esta es empleada como sustrato por la enzima carnitina palmitoil transferasa 1 (CPT1), que cataliza la formación de acilcarnitina permitiendo el ingreso de ácidos grasos de cadena larga hacia la matriz mitocondrial (Figura 3B). Posteriormente, la enzima carnitina palmitoil transferasa 2 (CPT2) remueve la molécula de carnitina del ácido graso, permitiendo su retorno hacia el sarcoplasma. Cuando la intensidad del ejercicio es superior a $\sim 40\%VO_{2max}$ la concentración de carnitina libre en sarcoplasma comienzan a disminuir progresivamente, observándose una reducción superior al 50% tras superar una intensidad del $85\%VO_{2max}$ (MacLaren & Morton, 2012). La carnitina, se utiliza como amortiguador para regular el exceso de acetil-CoA derivado de la oxidación del piruvato mediante la formación de acetil-carnitina, lo cual impide el retorno de la carnitina hacia el sarcoplasma afectando la actividad de la enzima CPT-1 y con ello la movilización de ácidos grasos hacia la matriz mitocondrial para su oxidación (Figura 3B) (Spriet, 2014).

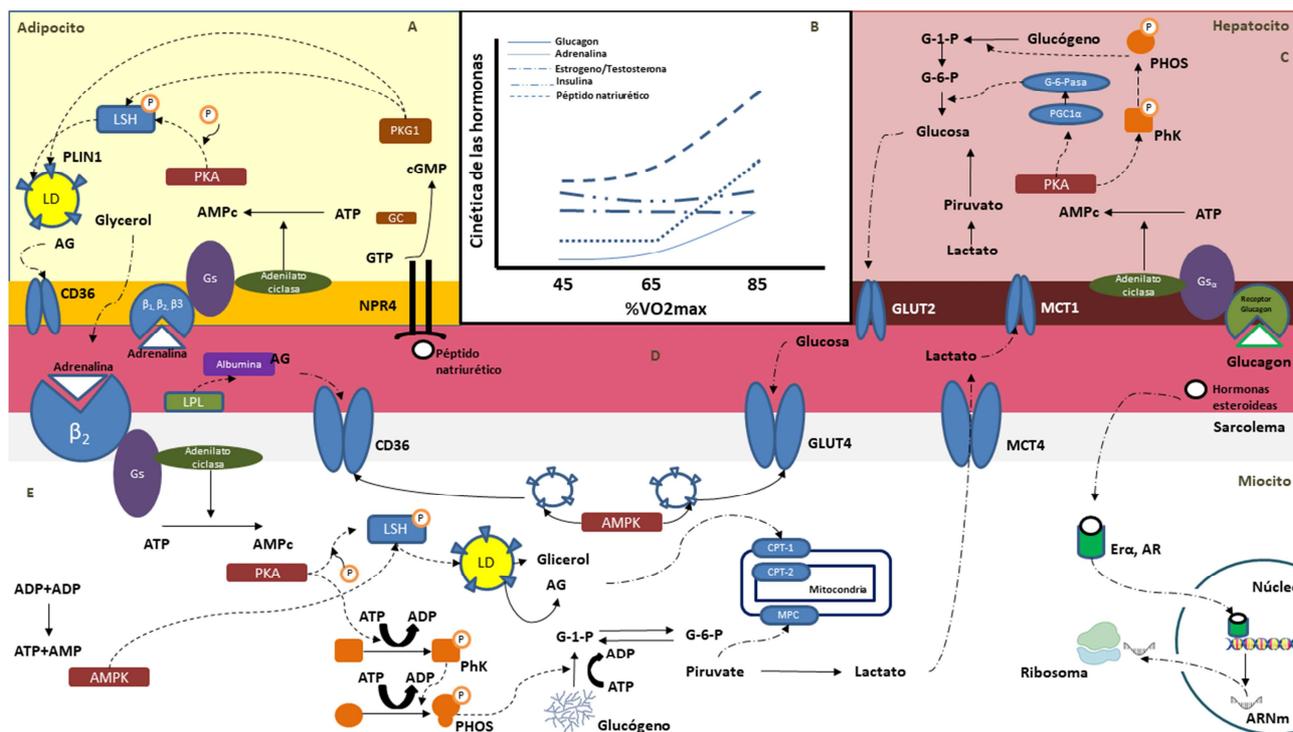


Figura 2. Regulación del metabolismo de ácidos grasos y carbohidratos durante el ejercicio. La concentración de adrenalina y péptido natriurético en sangre se incrementa entre el 45-65% VO_{2max} (B), induciendo la activación de la lipasa sensible a hormonas en el tejido adiposo y muscular (A, E). En complemento, la adrenalina estimula la activación de la enzima glucógeno fosforilasa, aumentando la partición de glucógeno en las fibras musculares (E). Asimismo, la concentración de glucagón en sangre aumenta alrededor del 65% VO_{2max} (B), estimulando la glucogenólisis hepática lo cual incrementa la disponibilidad de glucosa en sangre (C, D). Adicionalmente, el déficit energético estimulado por la contracción muscular propicia la activación de la proteína quinasa A dependiente de AMP en las fibras musculares, la cual, induce la translocación de los transportadores de ácidos grasos y glucosa hacia el sarcolema, aumentando la disponibilidad de sustratos para la síntesis de ATP (E). AG, ácido graso; AMPc, AMP cíclico; AR, receptor de andrógenos; $\beta_{1,3}$, receptor adrenérgico beta; CD36, proteína transportadora de ácidos grasos CD36; CPT, carnitina palmitoil transferasa; Erg α , receptor de estrógenos alfa; GLUT, transportador de glucosa; G-1-P, glucosa-1-fosfato; G-6-P, glucosa-6-fosfato; G-6-Pasa, glucosa-6-fosfatasa; Gs, proteína g; LD, gota lipídica; LPL, lipoproteína lipasa; LSH, lipasa sensible a hormonas; MCT; transportador de monocarboxilatos; NPR, receptor de péptidos natriuréticos; Phk, fosforilasa quinasa; PGC1 α , coactivador del receptor gamma 1-alfa activado por el proliferador de peroxisomas, PHOS, glucógeno fosforilasa; PKA, proteína quinasa dependiente de AMP cíclico; PKG1, proteína quinasa dependiente de GMPc. *La cinética de las hormonas en función de la intensidad del ejercicio, se adaptó según los datos reportados en sujetos sanos con peso normal (Galbo et al., 1975; Hackney, 2006; Lanzi et al., 2014).

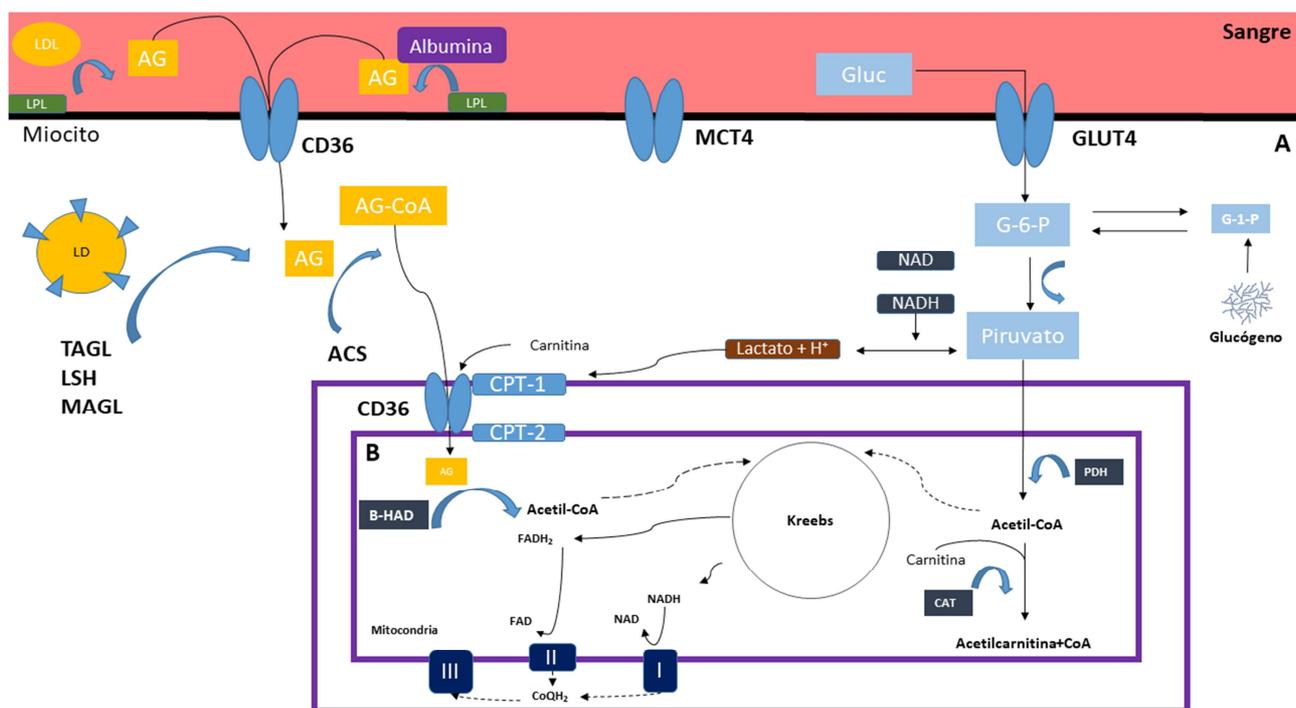


Figura 3. Regulación del metabolismo de ácidos grasos en el músculo esquelético durante el ejercicio de intensidad vigorosa. ACS, acil-CoA sintetasa; AG, ácido graso; CD36, proteína transportadora de ácidos grasos CD36; CPT, carnitina palmitoil transferasa; FAD, flavina adenina dinucleótido; GLUT, transportador de glucosa; G-1-P, glucosa-1-fosfato; G-6-P, glucosa-6-fosfato; LD, gota lipídica; LDL, lipoproteína de baja densidad; LPL, lipoproteína lipasa; LSH, lipasa sensible a hormonas; MAGL, monoacilglicerol lipasa; MCT, transportador de monocarboxilatos; NAD, nicotinamida adenina dinucleótido; PHD, piruvato deshidrogenasa; TAGL, triacilglicerol lipasa; I-III, complejos proteicos de la cadena del transporte de electrones.

Acidosis muscular y transporte mitocondrial de ácidos grasos

Aunado a la reducción en los niveles sarcoplasmáticos de carnitina libre, el aumento del flujo glucolítico durante el ejercicio de alta intensidad conducirá a la acumulación de lactato y H^+ en sarcoplasma, reduciendo el pH de las fibras musculares, lo cual se ha demostrado, puede disminuir la actividad de CPT1 hasta en un 50% (Figura 3A) (Starrit, 2000). La relación entre la acumulación de lactato y la disminución en la oxidación de grasas durante el ejercicio se ha evidenciado por diferentes estudios donde la FAT-max y el primer umbral de lactato (carga/intensidad a partir de la cual la concentración de lactato en sangre comienza a incrementar por arriba de los valores basales) ocurren a intensidades moderadas y bajas: $\sim 63\% VO_{2max}$ en atletas (Achten & Jeukendrup, 2004), $\sim 35\% VO_{2peak}$ en adolescentes (Tolfrey & Jeukendrup, 2011) y $\sim 40\% VO_{2peak}$ en individuos con obesidad (Chávez-Guevara et al., 2022).

Inhibición de la beta-oxidación por el aumento del flujo glucolítico

Además de reducir la movilización de ácidos grasos hacia la matriz mitocondrial, el aumento del flujo glucolítico puede inhibir la ruta de la β -oxidación, mediante la acumulación de acetil-CoA y NADH en la matriz mitocondrial. Esto último, producto de la saturación de la Coenzima Q cuya capacidad para remover electrones del NADH y FADH se ve superada por la excesiva producción de NADH estimulado por un elevado flujo glucolítico (Figura 3B) (Sahlin, 2009).

Intensidad del ejercicio durante la competencia deportiva en atletas

En atletas involucrados en disciplinas de resistencia aeróbica, la intensidad del ejercicio sostenida durante la competencia se encuentra dentro del dominio de intensidad vigorosa (Tabla 1) (MacIntosh et al., 2021), donde el glucógeno muscular constituye la principal fuente de energía (Figura 2).

Tabla 1.

Intensidad del ejercicio durante la competencia deportiva en atletas

Autor y año	Diseño/Participantes/ Deporte	Intensidad del ejercicio durante la competencia
Dellal et al. 2012	Revisión temática. 196 atletas de 21 ± 4.5 años. Fútbol soccer	80-90% FCM ($161-180 \text{ lat} \cdot \text{min}^{-1}$)
Hornery et al. 2007	Estudio observacional-transversal. 14 hombres de 21.4 ± 2.6 años. Tenistas profesionales	75-78% FCM ($146-152 \text{ lat} \cdot \text{min}^{-1}$)
Rodríguez Zamora et al. 2012	Estudio observacional-transversal. 34 atletas profesionales de 21.4 ± 3.6 años del sexo femenino. Nado sincronizado	79% FCM ($160 \text{ lat} \cdot \text{min}^{-1}$)
Torres-Ronda et al. 2016	Estudio observacional-transversal. 14 atletas profesionales de 25.5 ± 4.7 años del sexo masculino. Baloncesto	98% FCM ($198 \text{ lat} \cdot \text{min}^{-1}$)

FCM, frecuencia cardíaca máxima.

Utilización de glucógeno y rendimiento deportivo

En las fibras musculares, el glucógeno se almacena en tres compartimentos celulares: sub-sarcolema, intramiofibrilar e intermiofibrilar; siendo el glucógeno almacenado en el espacio intramiofibrilar el que se emplea en mayor medida como fuente energética durante el ejercicio prolongado de intensidad vigorosa ($30-50 \text{ mmol unidades glucosiladas} \cdot \text{kg peso seco} \cdot \text{min}^{-1}$) (Ørtenblad & Nielsen,

2018	años); IMC: 22.1 ± 2.0 Atletas de triatlón	GXT sobre cicloergómetro; estado de ayuno (9-13 h). Tras 5 minutos de calentamiento, la prueba inició a 60W con un aumento de 35W cada 3 minutos, hasta alcanzar el RER de 1.0. Después, la intensidad aumento 35 W cada minuto hasta la fatiga. El rendimiento deportivo se determinó a través del tiempo (min) que los atletas registraron durante el Ironman de Copenhagen, 2017.	el tiempo de carrera, explicando el 64% de la variación intra-individual ($p < 0.01$).	%VO _{2peak} MFO: 0.60 ± 0.02 g·min ⁻¹
------	--	--	--	---

Datos se presentan como media \pm DE. FATmax, intensidad correspondiente a la máxima oxidación de grasas; GXT, prueba de esfuerzo máximo; H, hombres; M, mujeres; IMC, índice de masa corporal; MFO, máxima oxidación de grasas; NR, no reportado; VO_{2max}, máximo consumo de oxígeno; VO_{2peak}, consumo pico de oxígeno.

Biomarcadores asociados a la FATmax y la MFO en atletas

Estudios previos realizados en sujetos sanos con normopeso, reportan que, el 44.4% de la variación en MFO está determinado por el VO_{2max}, la masa libre de grasa y el fenotipo dietario (Fletcher et al., 2017). Asimismo, se ha reportado que una ingesta aguda (3-6 días) baja en carbohidratos vs. Alta en carbohidratos resultó en aumento del 6% en el FATmax (Che et al. 2021). De manera similar, Randell et al. (2017), reportaron que el 47% de la variación en MFO en atletas involucrados en deportes de conjunto, está determinada por el VO_{2max}, el porcentaje de grasa corporal y el periodo de ayuno previo a la prueba de esfuerzo, destacando que la FATmax no fue una variable predictora. Al momento, se desconoce la aplicación de dicho modelo en atletas de distintas categorías deportivas. De igual manera, se desconoce la influencia de la disponibilidad de nutrientes y la capacidad oxidativa sobre la MFO en deportistas.

Frandsen et al. (2017), reportaron que, en conjunto, el consumo de oxígeno al FATmax, la concentración de ácidos grasos libres en plasma y la concentración de lactato, determinaron el 23% de la variación en MFO ($p < 0.01$) en atletas masculinos de triatlón. Interesantemente, el VO_{2max} y la masa libre de grasa no fueron predictores de MFO en esta investigación. Por el contrario, en atletas de triatlón del sexo femenino, únicamente el VO_{2max} estuvo positivamente asociado con la MFO ($R^2 = 0.27$, $p < 0.01$), sin observarse una correlación significativa entre la MFO y la concentración de ácidos grasos libres o la concentración de hormonas ováricas (estradiol y progesterona). Estos hallazgos difieren de los datos reportados por Frandsen et al. (2019), quienes observaron una asociación positiva ($r^2 = 0.73$, $p < 0.001$) entre la concentración de ácidos grasos libres y la MFO en hombres (VO_{2max}: 65.9 ± 6.1 mL·kg⁻¹·min⁻¹) y mujeres (VO_{2max}: 57.4 ± 7.0 mL·kg⁻¹·min⁻¹) con buen grado de acondicionamiento aeróbico. Previamente, se ha reportado una mayor lipólisis durante el ejercicio de moderada intensidad en mujeres vs. hombres, resultando en una mayor oxidación de grasas (Mittendorfer et al., 2002). Lo anterior, explicado por una mayor sensibilidad a la actividad de las catecolaminas en las mujeres (Horton et al., 2009). En los estudios de Frandsen et al. (2017) y Vest et al. (2018), la concentración de ácidos grasos libres en reposo fue similar entre hombres (361 ± 25 μmol·L⁻¹) y mujeres (396 ± 46 μmol·L⁻¹), sugiriendo una actividad lipolítica similar. No obstante, futuras investigaciones deben evaluar la relación entre la

concentración de ácidos grasos libres en plasma al FATmax y la MFO en ambos sexos. Al momento, los estudios indican un posible dimorfismo sexual en la regulación del metabolismo energético durante el ejercicio en atletas, siendo mayor la MFO y FATmax de triatlón, siendo la MFO igualmente dependiente de la capacidad aeróbica en las mujeres y de la disponibilidad de ácidos grasos en los hombres.

Por otra parte, la concentración de ácidos grasos libres en plasma no mostró relación alguna con la MFO en esquiadores de élite de sexo masculino (Rømer et al., 2020), en quienes la MFO se ha visto moderadamente correlacionada con la densidad mitocondrial ($r = 0.50$, $p < 0.05$), el VO_{2max} ($r = 0.49$, $p = 0.05$) y la actividad muscular de la enzima citrato sintasa ($r = 0.50$, $p < 0.05$) (Dandanell et al., 2018). Lo anterior significa que es difícil evaluar la MFO y el FAT max a través de las concentraciones de ácidos grasos libres en plasma, ya que la velocidad de aparición y desaparición de los ácidos grasos en sangre puede estar equilibrada conforme se incrementa la intensidad del ejercicio, para evitar los efectos perjudiciales de estos en la pared vascular. Estudios cinéticos con ácidos grasos marcados serían una mejor opción conforme se realiza el ejercicio.

Además del VO_{2max}, la composición corporal, la concentración de ácidos grasos libres y la densidad mitocondrial; diversos parámetros referentes a la respiración mitocondrial, la abundancia de enzimas que regulan la hidrólisis de triacilglicérols (e.g., triacilglicérol lipasa, lipasa sensible a hormonas) y la movilización de ácidos grasos (e.g., CD36, CPT1), así como distintos biomarcadores de función pulmonar (e.g., umbral ventilatorio), se han relacionado con la MFO (Chávez-Guevara et al., 2022). Sin embargo, su validez como predictores de MFO en atletas permanece como una interrogante.

MFO y FATmax en atletas.

En las tablas 2 y 3 se presentan la MFO y FATmax reportadas en ciclistas (González-Haro et al., 2006; Amaro-Gahete et al., 2019; Frandsen et al., 2019; Zurbuchen., et al., 2020), corredores de larga distancia (Schwindling et al., 2014; Frandsen et al., 2017; Vest et al., 2018; Soria et al., 2020), atletas de esquí a campo traviesa (Dandanell et al., 2018; Hansen et al., 2019; Rømer et al., 2020), jugadores profesionales de fútbol soccer (Randell et al., 2019) y grupos mixtos de atletas de fútbol soccer, baloncesto, balonmano, volibol, tenis, hockey, béisbol, fútbol americano, golf y rugby (Randell et al., 2017; Peric et al., 2018).

Tabla 3.

Máxima oxidación de grasas y FATmax en atletas

Autor y año	Participantes/Deporte	Diseño y protocolo de ejercicio	MFO (g·min ⁻¹)	FATmax (% VO ₂ max)	VO ₂ max (mL·kg ⁻¹ ·min ⁻¹)	FCM (lat·min ⁻¹)
Amaro-Gahete et al. 2019	12 H (24.7±4 años) IMC: 22.7±2.3 kg·m ² Deporte: ciclismo	Estudio observacional-transversal GXT sobre cicloergómetro; estado de ayuno (7 a 10 H). La prueba inicio a 3.5 km·h ⁻¹ y posteriormente se incrementó la velocidad 1 km/h cada 2 minutos hasta alcanzar un RER 1.0. Después, la intensidad aumentó cada minuto hasta llegar a la fatiga.	0.55±0.12	59.0±8.1	63.7±9.5	NR
Dandanell et al. 2018	8 H (21±2 años) IMC: NR Deporte: esquí a campo traviesa	Estudio observacional-transversal GXT sobre cicloergómetro; estado de ayuno (NR). La prueba inicio a 95w y posteriormente se incrementó la resistencia 35 w cada 3 minutos hasta alcanzar un RER 1.0. Después, la intensidad aumentó 35 w cada minuto hasta llegar a la fatiga.	0.60±NR	46±NR	71	NR
Frandsen et al. 2017	61 H (35±7.8 años); IMC: 23.6±0.3 kg·m ² Deporte: triatlón	Estudio observacional-transversal GXT sobre un Cicloergómetro; estado de ayuno (9-13 h) La prueba inicio a 60w y posteriormente se incrementó la resistencia 35 w cada 3 minutos hasta alcanzar un RER 1.0. Después, la intensidad aumentó 35 w cada minuto hasta llegar a la fatiga.	0.60±0.16	45±5	58.7±5.46	NR
Frandsen et al. 2019	10 H (31±6 años) IMC: 23±2 kg·m ² Deporte: triatlón	Estudio observacional-transversal GXT sobre cicloergómetro; La prueba inicio a 200 w y posteriormente se incrementó a 25 w cada minuto hasta el agotamiento	0.44±0.14	42±5	65.9 ±6.1	NR
González-Haro et al. 2006	34 atletas (28.3±4.7 años) IMC: 22.6±1.8 kg·m ² Deporte: triatlón (15 H y 4 M), ciclismo (11 H y 4 M)	Estudio observacional-transversal GXT sobre cicloergómetro; La prueba inicio a 200 w para hombres y 130w para mujeres y posteriormente se incrementó a 30 w cada 4 minutos hasta el agotamiento	0.45±0.12	52.1±6.8	61.5±5.8	185±11
Hansen et al. 2019	10 H (29±1 años) IMC: 23.1 kg·m ² Deporte: esquí a campo traviesa	Estudio observacional-transversal GXT sobre remadora de pie; estado de ayuno (NR). La prueba inicio a 15 w y posteriormente se incrementó la resistencia 15 w cada 3 minutos hasta alcanzar un RER 1.0. Después, la intensidad aumentó 35 w cada minuto hasta llegar a la fatiga.	0.42±0.03	41±2	65.1±1.0	184±3
Nikolovski et al. 2021	22 H (37.5±6.5 años) IMC: NR Deporte: ciclismo	Estudio observacional-transversal GXT sobre cicloergómetro; estado de ayuno (4h). La prueba inicio a 50w y posteriormente se incrementó a 50 w cada 2 minutos hasta el agotamiento.	0.45±0.20	45.04±NR	47.37±6.43	NR
Peric et al. 2018	57 H (25.3±3.4 años) IMC: NR Deporte: balonmano (19 H), vóleybol (20 H) y baloncesto (18 H)	Revisión sistemática con metaanálisis. GXT sobre una cinta rodante; estado de ayuno (NR). La prueba inicio a 6 km/h. Posteriormente se incrementó la velocidad 1 km·h ⁻¹ cada 2 minutos hasta llegar a la fatiga.	0.59±0.24	47±NR	52.12±9.02	NR
Randell et al. 2017	993 H (13-54 años); IMC: NR 188 M (13-51 años); IMC: NR Deporte: fútbol soccer (283), baloncesto (164), tenis (143), fútbol americano (84), golf (60), Hockey/Lacrosse (60) y rugby (47).	Estudio observacional-transversal GXT sobre una cinta rodante; estado de ayuno (≥5 h). La prueba inicio a 5 km/h. Para la segunda etapa, la velocidad se ajustó a 7.5 km/h. Posteriormente, se incrementó la velocidad 1 km/h cada 3 minutos hasta alcanzar un RER=1.0. Después, la velocidad permaneció constante y se aumentó la inclinación 1% hasta llegar a la fatiga.	0.60±NR 0.50±NR	49±NR 53±NR	53.3±NR 47.3±NR	NR NR
Randell et al. 2019	16 H (25±4 años) IMC: 13.5±1.8 kg·m ² Deporte: fútbol soccer	Estudio observacional transversal. GXT sobre una cinta rodante; estado de ayuno (5h). La prueba inicio a 5 km·h ⁻¹ con una inclinación de 1.0 y posteriormente se incrementó a 8 km·h ⁻¹ después 3 minutos y después 2 km·h ⁻¹ cada 3 min hasta alcanzar un RER de 1.0	0.69±0.15	49±7	57.1±3.8	NR
Romer et al. 2020	8 H (28±2 años)	Estudio observacional transversal	0.64±0.08	55±5	62.4±3.5	NR

	IMC: 23.5±0.3 kg·m ² Deporte: esquí a campo travesía	GXT sobre remadora de pie; La prueba inicio a 15w y 1 nivel de resistencia. Posteriormente se incrementó a 15 w y un 1 de resistencia cada minuto hasta alcanzar el RER de 1				
Schwindling et al. 2014	16 H (28±6 años) IMC: 22.5±1.2 kg·m ² Deporte: ultramaratón	Estudio observacional transversal GXT sobre cicloergómetro; La prueba inicio a 150 w y posteriormente se incrementó a 50 w cada 3 minutos hasta el agotamiento	0.44±0.20	70±12	62.0±8.3	189±10
Soria., et al 2020	26 H (28.7±4.7 años) IMC: 23.3±3.3 kg·m ² Deporte: triatlón	Estudio observacional transversal GXT sobre cicloergómetro; estado de ayuno (4h). La prueba inicio a 130 w y posteriormente se incrementó a 30 w cada 3 minutos hasta el agotamiento	0.54±0.17	61±8	63.3 6 4.4	180.4 ±11.0
Vest et al. 2018	36 M (34±6 años); IMC: 22.1±2.0 kg·m ² Deporte: triatlón	Estudio observacional transversal GXT sobre un Cicloergómetro; estado de ayuno (9 a 13 h) Tras 5 minutos de calentamiento la prueba se inició a 60W; posteriormente se aumentó 35W cada 3 minutos hasta alcanzar un RER de 1.0 Después, la intensidad aumento 35 W cada minuto hasta el agotamiento voluntario	0.60±0.12	49± 6	53.0±7.8	NR
Zurbuchen., et al. 2020	11 H (27.4±5.1 años) IMC: 21.7±0.9 kg·m ² Deporte: ciclismo y triatlón	Estudio observacional transversal GXT sobre cicloergómetro; estado de ayuno (10 h). La prueba inicio a 60 w y posteriormente se incrementó a 30 w cada minuto hasta el agotamiento	0.46±NR	52.23±NR	64.9±3.9	NR

Datos se presentan como media±DE. FATmax, intensidad correspondiente a la máxima oxidación de grasas; GXT, prueba de esfuerzo máximo; H, hombres; IMC, índice de masa corporal; M, mujeres; MFO, máxima oxidación de grasas; NR, no reportado; VO_{2max}, máximo consumo de oxígeno.

Al promediar los datos reportados para cada población, se observa que, la MFO es superior en corredores de larga distancia vs ciclistas (0.55 ± 0.09 vs. 0.48 ± 0.05 g·min⁻¹), a pesar de valores similares en el VO_{2max} y la FFM (Tabla 1). Esta diferencia, puede explicarse por una mayor proporción de fibras tipo I en corredores vs. ciclistas (Kenney et al., 2012), las cuales poseen una mayor capacidad oxidativa en comparación con las fibras tipo II (Egan et al., 2013), y están directamente relacionadas con la MFO (Chávez-Guevara et al., 2022). Interesantemente, la MFO es similar entre corredores de larga distancia y esquiadores profesionales (0.55 ± 0.09 vs. 0.55 ± 0.12 g·min⁻¹) pero menor a la reportada en atletas de balonmano, voleibol, baloncesto (0.59 ± 0.24 g·min⁻¹) y futbolistas profesionales (0.69 ± 0.15 g·min⁻¹). Estas diferencias contrastantes en la MFO entre diferentes deportes, incluso en el FATmax, son difíciles de interpretar, puesto que en cada estudio se emplean diferentes metodologías: diferentes ergómetros, diferentes poblaciones, diferentes niveles de acondicionamiento diferentes edades, entre otros (Chávez-Guevara et al., 2022). Por ejemplo, una mayor cantidad de músculos no especializados involucrados a altas intensidades pudiera aumentar el metabolismo anaeróbico disminuir la MFO, sin cambios en el VO_{2max}, como en el estudio de Filipovic et al., (2021). En el caso de los corredores de larga distancia y los ciclistas, ambos se evaluaron en un cicloergómetro, sin embargo, los atletas de esquí a campo travesía se evaluaron en un ergómetro de esquí, mientras que los futbolistas se evaluaron en una cinta ergométrica.

Hansen et al. (2019) informa que, aunque el VO_{2max} sea mayor cuando el ejercicio se realiza en cinta ergométrica (65.1 ± 1.0 mL·kg⁻¹·min⁻¹) vs. ergómetro de esquí

(58.0 ± 1.2 mL·kg⁻¹·min⁻¹), la MFO es similar entre ambos ergómetros (~ 0.44 g·min⁻¹). En cambio, Filipovic et al. (2021) reporta valores semejantes en VO_{2pico} (~ 58 mL·kg⁻¹·min⁻¹), y diferentes valores de MFO entre tres diferentes tipos de ergómetros: 0.61 ± 0.17 g·min⁻¹ en cinta ergométrica, 0.41 ± 0.23 g·min⁻¹ en elíptica, 0.40 ± 0.23 g·min⁻¹. Hansen et al., estudia a esquiadores de fondo experimentados, mientras Filipovic et al. no informa el tipo de actividad física de sus participantes, pero acorde al VO_{2pico} eran personas físicamente activas. Los participantes de Hansen et al. de mayor edad y mayor VO_{2pico} o VO_{2max}. Arriba ya se mencionó que la MFO depende del tipo de ergómetro utilizado, el tipo de actividad física realizada y el acondicionamiento físico de las personas. Por lo tanto, futuras investigaciones, deben comparar la MFO entre diferentes deportes, empleando el mismo protocolo de ejercicio, tal como lo hicieron Randell et al. (2017) en atletas de diferentes deportes con edades de 13 a 60 años. Ellos encontraron que, la FATmax es similar entre futbolistas, jugadores de baloncesto, voleibol y balonmano, así como esquiadores profesionales (40-50%VO_{2max}); observándose valores superiores en corredores de larga distancia y ciclistas (55-53%VO_{2max}).

Por otro lado, Frandsen et al. (2017) y Vest et al. (2018) reportan que la MFO es superior en mujeres vs hombres, atletas de triatlón (12.9 ± 0.5 vs 9.1 ± 0.3 mg·kg⁻¹ masa magra⁻¹·min⁻¹), denotando la importancia de establecer valores normativos de MFO según el sexo de los atletas. El dimorfismo sexual en la oxidación de nutrientes durante el ejercicio se ha relacionado con la actividad metabólica de las hormonas ováricas (Chávez-Guevara et al., 2022). Sin embargo, tal como se describió en el apartado

anterior, la MFO no está relacionada con la concentración de hormonas ováricas en atletas de triatlón (Vest et al., 2018). Futuras investigaciones, deben determinar las diferencias para MFO entre atletas de sexo masculino y femenino, estudiando los mecanismos fisiológicos que explican dicho dimorfismo sexual.

Respecto a la edad, Randell et al. (2017), reportan que la MFO es inferior en atletas con edad >18 años vs. atletas con menor edad (9.9 vs 10.3 mg·kg FFM⁻¹·min⁻¹). Aunque en dicha investigación no se consideró la disciplina deportiva como covariable otros trabajos han demostrado que la MFO es inferior en adultos vs. adolescentes (Ridell et al., 2008); esto relacionado con una menor expresión de enzimas que regulan el ciclo de Krebs en el músculo esquelético en adultos vs. adolescentes (Haralambie, 1982; Kaczor et al., 2005), así como una mayor expresión de la enzima lactato deshidrogenasa en el músculo de adultos jóvenes (Kaczor et al., 2005).

Conclusiones

Debido a las distintas metodologías utilizadas para medir la MFO y el FATmax, no hay un consenso sobre la intensidad ideal y el tipo de ejercicio a realizar para incrementar en los atletas la MFO y con ello mejorar su rendimiento físico. La MFO está positivamente relacionada con el rendimiento deportivo en atletas de triatlón y ultramaratón de sexo masculino; sin embargo, no muestra ninguna asociación con el rendimiento en esquiadores profesionales y atletas de triatlón y ultramaratón de sexo femenino. Por otro lado, la MFO y la FATmax difieren entre atletas de distintas edades, sexo y distintas disciplinas deportivas. Es decir que se forman un conjunto de capacidades específicas; aquí llamadas fenotipo metabólico deportivo particular, que sirve como referencia para optimizar su acondicionamiento físico. La relación entre la MFO y el rendimiento deportivo asume que los individuos con una alta MFO tendrán una mayor oxidación de grasas a determinada carga de trabajo, resultando en una menor utilización de glucógeno y mayor rendimiento deportivo. Sin embargo, esta hipótesis necesita estudios controlados y de cinética de ácidos grasos (aparición y desaparición) en sangre para comprobarse.

Limitaciones

Los estudios aquí incluidos únicamente evalúan la asociación de la MFO y FATmax con el rendimiento físico, dejando de lado otros parámetros importantes, como la amplitud y simetría de la curva de oxidación de grasas, así como la FATmin (Figura 1b). La mayoría de los estudios aquí discutidos se realizaron en adultos jóvenes, existiendo escasa información referente a los atletas de categorías juveniles. Además, existen pocos estudios que evalúen MFO y FATmax en atletas de sexo femenino, dificultando la observación de un dimorfismo sexual en distintas categorías deportivas.

Trabajo a futuro

Futuras investigaciones deben evaluar y comprobar la relación de MFO con el FATmax y otros parámetros de rendimiento, como la velocidad de carrera y la frecuencia cardiaca. De igual manera incluir en este tipo de estudios a mujeres y atletas juveniles. Es importante realizar trabajos controlados, aleatorizados y ciegos que comprueben estos hallazgos en diferentes disciplinas deportivas. Asimismo, es importante determinar estrategias nutricionales y de entrenamiento físico que promuevan una mayor MFO y FATmax en atletas, evaluando si dichas modificaciones optimizan el rendimiento deportivo.

Aplicaciones prácticas

Dado los estudios analizados, existe una relación positiva entre la MFO y el rendimiento deportivo, pero no siempre con el FATmax. Por lo anterior, el incrementar la MFO debe ser parte del entrenamiento deportivo; en los atletas para aumentar el rendimiento deportivo, y las personas con obesidad para incrementar la pérdida de masa grasa. Si bien, este parámetro fisiológico no es fácil de conseguir, dado que la FATmax y el AeT están fuertemente asociados (Peric et al., 2022), existe la posibilidad de que los entrenadores pueden evaluar indirectamente la FATmax mediante la medición de la concentración de lactato en sangre, utilizando tiras reactivas. Datos previos recolectados en nuestro laboratorio sugieren que la intensidad del ejercicio a partir del cual aumentan las concentraciones de lactato en sangre (primer umbral de lactato) permite determinar la FATmax con un error de estimación de 5 latidos·min en sujetos con obesidad (Chavez-Guevara et al., 2022), sin embargo, dichas observaciones requieren corroborarse en atletas. Además, aunque San-Millan et al., (2017) reportaron una asociación inversa entre la concentración de lactato en sangre y la oxidación de grasas en sujetos entrenados, futuras investigaciones deben confirmar que la concentración de lactato esta asociada con la oxidación de grasas en atletas.

Referencias

- Achten, J., & Jeukendrup, A. E. (2004). Relation between plasma lactate concentration and fat oxidation rates over a wide range of exercise intensities. *International Journal of Sports Medicine*, 25(1), 32–37. <https://doi.org/10.1055/s-2003-45231>
- Amaro-Gahete, F. J., Jurado-Fasoli, L., Triviño, A. R., Sanchez-Delgado, G., De-la-O, A., Helge, J. W., & Ruiz, J. R. (2019). Diurnal Variation of Maximal Fat-Oxidation Rate in Trained Male Athletes. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 14(8), 1140–1146. <https://doi.org/10.1123/ijspp.2018-0854>
- Ball D. (2015). Metabolic and endocrine response to exercise: sympathoadrenal integration with skeletal muscle. *Journal of Endocrinology*, 224(2):R79-95. doi: 10.1530/JOE-14-0408.
- Chávez-Guevara, I. A., Hernández-Torres, R. P., González-

- Rodríguez, E., Ramos-Jiménez, A., & Amaro-Gahete, F. J. (2022). Biomarkers and genetic polymorphisms associated with maximal fat oxidation during physical exercise: implications for metabolic health and sports performance. *European Journal of Applied Physiology*, 10.1007/s00421-022-04936-0. Advance online publication. <https://doi.org/10.1007/s00421-022-04936-0>
- Chávez-Guevara, I. A., Hernández-Torres, R. P., Trejo-Trejo, M., Moreno-Brito, V., González-Rodríguez, E., & Ramos-Jiménez, A. (2022). Association Among Different Aerobic Threshold Markers and FATmax in Men with Obesity. *Research Quarterly for Exercise and Sport*, 1–8. Advance online publication. <https://doi.org/10.1080/02701367.2022.2065235>
- Che, K., Qiu, J., Yi, L., Zou, M., Li, Z., Carr, A., ... & Benardot, D. (2021). Effects of a short-term “fat adaptation with carbohydrate restoration” diet on metabolic responses and exercise performance in well-trained runners. *Nutrients*, 13(3), 1033.
- Dandanell, S., Meinild-Lundby, A. K., Andersen, A. B., Lang, P. F., Oberholzer, L., Keiser, S., Robach, P., Larsen, S., Rønnestad, B. R., & Lundby, C. (2018). Determinants of maximal whole-body fat oxidation in elite cross-country skiers: Role of skeletal muscle mitochondria. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 28(12), 2494–2504. <https://doi.org/10.1111/sms.13298>
- Davies, C. T., Few, J., Foster, K. G., & Sargeant, A. J. (1974). Plasma catecholamine concentration during dynamic exercise involving different muscle groups. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 32(3), 195–206. <https://doi.org/10.1007/BF00423215>
- Dellal A, da Silva CD, Hill-Haas S, Wong del P, Natali AJ, De Lima JR, Bara Filho MG, Marins JJ, Garcia ES, Chamari K. Heart rate monitoring in soccer: interest and limits during competitive match play and training, practical application. *The Journal of Strength and Conditioning Research*. 2012 Oct;26(10):2890-906. doi:
- Egan, B., & Zierath, J. R. (2013). Exercise metabolism and the molecular regulation of skeletal muscle adaptation. *Cell metabolism*, 17(2), 162–184. <https://doi.org/10.1016/j.cmet.2012.12.012>
- Filipovic, M., Munten, S., Herzig, K. H., & Gagnon, D. D. (2021). Maximal Fat Oxidation: Comparison between Treadmill, Elliptical and Rowing Exercises. *Journal of Sports Science & Medicine*, 20(1), 170–178. <https://doi.org/10.52082/jssm.2021.170>
- Fisher, J. P., & Secher, N. H. (2019). Regulation of heart rate and blood pressure during exercise in humans. In *Muscle and Exercise Physiology* (pp. 541-560). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814593-7.00024-4>
- Fletcher, G., Eves, F. F., Glover, E. I., Robinson, S. L., Vernooij, C. A., Thompson, J. L., & Wallis, G. A. (2017). Dietary intake is independently associated with the maximal capacity for fat oxidation during exercise. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 105(4), 864-872. <https://doi.org/10.3945/ajcn.116.133520>
- Frandsen, J., Vest, S. D., Ritz, C., Larsen, S., Dela, F., & Helge, J. W. (2019). Plasma free fatty acid concentration is closely tied to whole body peak fat oxidation rate during repeated exercise. *Journal of Applied Physiology* 126(6), 1563–1571. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00995.2018>
- Frandsen, J., Vest, S., Larsen, S., Dela, F., & Helge, J. (2017). Maximal fat oxidation is related to performance in an Ironman triathlon. *International Journal of Sports Medicine*, 38(13), 975-982. <https://doi.org/10.1055/s-0043-117178>
- Galbo, H., Holst, J. J., & Christensen, N. J. (1975). Glucagon and plasma catecholamine responses to graded and prolonged exercise in man. *Journal of Applied Physiology*, 38(1), 70–76. <https://doi.org/10.1152/jappl.1975.38.1.70>
- González-Haro, C., Galilea, PA, González-de-Suso, JM, Drobnic, F., & Escanero, JF (2007). Maximal lipidic power in high competitive level triathletes and cyclists. *British Journal of Sports Medicine*, 41(1), 23–28. <https://doi.org/10.1136/bjism.2006.029603>
- Hackney A. C. (2006). Stress and the neuroendocrine system: the role of exercise as a stressor and modifier of stress. *Expert review of endocrinology & metabolism*, 1(6), 783–792. <https://doi.org/10.1586/17446651.1.6.783>
- Hansen, M. T., Rømer, T., Frandsen, J., Larsen, S., Dela, F., & Helge, J. W. (2019). Determination and validation of peak fat oxidation in endurance-trained men using an upper body graded exercise test. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 29(11), 1677–1690. <https://doi.org/10.1111/sms.13519>
- Haralambie G. (1982). Enzyme activities in skeletal muscle of 13-15 years old adolescents. *Bulletin European de Physiopathologie Respiratoire*, 18(1), 65–74.
- Hargreaves, M., & Spriet, L. L. (2020). Skeletal muscle energy metabolism during exercise. *Nature Metabolism*, 2(9), 817–828. <https://doi.org/10.1038/s42255-020-0251-4>
- Hornery, D. J., Farrow, D., Mujika, I., & Young, W. (2007). An integrated physiological and performance profile of professional tennis. *British Journal of Sports Medicine*, 41(8), 531–536. <https://doi.org/10.1136/bjism.2006.031351>
- Horton, T. J., Dow, S., Armstrong, M., & Donahoo, W. T. (2009). Greater systemic lipolysis in women compared with men during moderate-dose infusion of epinephrine and/or norepinephrine. *Journal of Applied Physiology*, 107(1), 200–210. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.90812.2008>
- Jeukendrup A. E. (2002). Regulation of fat metabolism in skeletal muscle. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 967, 217–235. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2002.tb04278.x>
- Kaczor, J. J., Ziolkowski, W., Popinigis, J., & Tarnopolsky, M. A. (2005). Anaerobic and aerobic enzyme activities in human skeletal muscle from children and adults. *Pediatric Research*, 57(3), 331–335. <https://doi.org/10.1203/01.PDR.0000150799.77094.DE>
- Kenney, W. L., Wilmore, J. H., & Costill, D. L. (2012). *Physiology of Sport and Exercise*, 8th ed. Human Kinetics (USA).
- Lanzi, S., Codecasa, F., Cornacchia, M., Maestrini, S., Salvadori, A., Brunani, A., & Malatesta, D. (2014). Fat oxidation, hormonal and plasma metabolite kinetics during a submaximal incremental test in lean and obese adults. *PloS one*, 9(2), e88707. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088707>
- MacIntosh, B. R., Murias, J. M., Keir, D. A., & Weir, J. M. (2021). What is moderate to vigorous exercise intensity? *Frontiers in Physiology*, 12:682233. <https://doi.org/10.3389/fphys.2021.682233>
- MacLaren, D., & Morton, J. (2012). *Biochemistry for Sport and Exercise Metabolism*. Wiley-Blackwell (USA).
- Martinez-Navarro, I., Montoya-Vieco, A., Collado, E., Hernandez, B., & Hernandez, C. (2020). Ultra-trail performance is differently predicted by endurance variables in men and women. *International Journal of Sports Medicine*.

- <https://doi.org/10.1055/a-1255-3083>
- Mittendorfer, B., Horowitz, J. F., & Klein, S. (2002). Effect of gender on lipid kinetics during endurance exercise of moderate intensity in untrained subjects. *American Journal of Physiology, Endocrinology and Metabolism*, 283(1), E58–E65. <https://doi.org/10.1152/ajpendo.00504.2001>
- Mueller Nikolovski, Z., Barbaresi, S., Cable, T., & Peric, R. (2020). Evaluating the influence of differences in methodological approach on metabolic thresholds and fat oxidation points relationship. *European Journal of Sport Science*, 21(1), 61–68.
- Ørtenblad, N., & Nielsen, J. (2015). Muscle glycogen and cell function--Location, location, location. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 25(Suppl 4), 34–40. <https://doi.org/10.1111/sms.1259>
- Peric, R., Meucci, M., Bourdon, P. C., & Nikolovski, Z. (2018). Does the aerobic threshold correlate with the maximal fat oxidation rate in short stage treadmill tests?. *The Journal of Sports Medicine and Physical Fitness*, 58(10), 1412–1417. <https://doi.org/10.23736/S0022-4707.17.07555-7>
- Peric R, Nikolovski Z, Meucci M, Tadger P, Ferri Marini C, Amaro-Gahete FJ. A Systematic Review and Meta-Analysis on the Association and Differences between Aerobic Threshold and Point of Optimal Fat Oxidation. *Int J Environ Res Public Health*. 2022;19(11):6479. Published 2022 May 26. doi:10.3390/ijerph19116479
- Purdom, T., Kravitz, L., Dokladny, K., & Mermier, C. (2018). Understanding the factors that effect maximal fat oxidation. *Journal of the International Society of Sports Nutrition*, 15(1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/s12970-018-0207-1>
- Randell, R. K., Carter, J. M., Jeukendrup, A. E., Lizarraga, M. A., Yanguas, J. I., & Rollo, I. (2019). Fat Oxidation Rates in Professional Soccer Players. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 51(8), 1677–1683. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000001973>
- Randell, R. K., Rollo, I., Roberts, T. J., Dalrymple, K. J., Jeukendrup, A. E., Carter, J. M. (2017). Maximal Fat Oxidation Rates in an Athletic Population. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 49(1), 133–140. <https://doi.org/10.1249/mss.0000000000001084>
- Riddell, M. C., Jamnik, V. K., Iscoe, K. E., Timmons, B. W., & Gledhill, N. (2008). Fat oxidation rate and the exercise intensity that elicits maximal fat oxidation decreases with pubertal status in young male subjects. *Journal of Applied Physiology*, 105(2), 742–748. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01256.2007>
- Rodríguez-Zamora, L., Iglesias, X., Barrero, A., Chaverri, D., Erola, P., & Rodríguez, F. A. (2012). Physiological responses in relation to performance during competition in elite synchronized swimmers. *PloS one*, 7(11), e49098. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049098>
- Römer, T., Thunestvedt Hansen, M., Frandsen, J., Larsen, S., Dela, F. y Wulff Helge, J. (2020). The relationship between peak fat oxidation and prolonged endurance exercise performance double-Poling. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 30(11), 2044-2056. <https://doi.org/10.1111/sms.13769>
- Sahlin, K. (2009). Control of lipid oxidation at the mitochondrial level. *Applied Physiology, Nutrition, & Metabolism*, 34(3), 382–388. <https://doi.org/10.1139/h09-027>
- San-Millán, I., Brooks, G. A. (2018). Assessment of Metabolic Flexibility by Means of Measuring Blood Lactate, Fat, and Carbohydrate Oxidation Responses to Exercise in Professional Endurance Athletes and Less-Fit Individuals. *Sports medicine* 48(2), 467–479. <https://doi.org/10.1007/s40279-017-0751-x>
- Schwindling, S., Scharhag-Rosenberger, F., Kindermann, W., & Meyer, T. (2014). Limited benefit of Fatmax-test to derive training prescriptions. *International Journal of Sports Medicine*, 35(4), 280–285. <https://doi.org/10.1055/s-0033-1349106>
- Soria, M., Ansón, M., Lou-Bonafonte, J. M., Andrés-Otero, M. J., Puente, J. J., & Escanero, J. (2020). Fat Oxidation Rate as a Function of Plasma Lipid and Hormone Response in Endurance Athletes. *Journal of Strength & Conditioning Research*, 34(1), 104–113. <https://doi.org/10.1519/JSC.0000000000003034>
- Spriet, L. L. (2014). New Insights into the Interaction of Carbohydrate and Fat Metabolism During Exercise. *Sports Medicine*, 44(S1), 87–96. <https://doi.org/10.1007/s40279-014-0154-1>
- Starritt, E. C., Howlett, R. A., Heigenhauser, G. J., & Spriet, L. L. (2000). Sensitivity of CPT I to malonyl-CoA in trained and untrained human skeletal muscle. *American journal of physiology. Endocrinology and metabolism*, 278(3), E462–E468. <https://doi.org/10.1152/ajpendo.2000.278.3.E462>
- Tolfrey, K., Jeukendrup, A. E., & Batterham, A. M. (2010). Group- and individual-level coincidence of the 'Fatmax' and lactate accumulation in adolescents. *European Journal of Applied Physiology*, 109(6), 1145–1153. <https://doi.org/10.1007/s00421-010-1453-3>
- Torres-Ronda, L., Ric, A., Llabres-Torres, I., de Las Heras, B., & Schelling I Del Alcazar, X. (2016). Position-Dependent Cardiovascular Response and Time-Motion Analysis During Training Drills and Friendly Matches in Elite Male Basketball Players. *Journal of Strength and Conditioning Research*, 30(1), 60–70. <https://doi.org/10.1519/JSC.0000000000001043>
- Trefts, E., Williams, A. S., & Wasserman, D. H. (2015). Exercise and the Regulation of Hepatic Metabolism. *Progress in Molecular Biology and Translational Science*, 135, 203–225. <https://doi.org/10.1016/bs.pmbts.2015.07.010>
- Tsiloulis, T., & Watt, M. J. (2015). Exercise and the regulation of adipose tissue metabolism. *Progress in Molecular Biology and Translational Science*, 135, 175-201. doi:10.1016/bs.pmbts.2015.06.016.
- Vest, S., Frandsen, J., Larsen, S., Dela, F., & Helge, J. (2018). Peak fat oxidation is not independently related to Ironman performance in women. *International Journal of Sports Medicine*, 39(12), 916-923. <https://doi.org/10.1055/a-0660-0031>
- Zurbuchen, A., Lanzi, S., Voirol, L., Trindade, C. B., Gojanovic, B., Kayser, B., Bourdillon, N., Chenevière, X., & Malatesta, D. (2020). Fat Oxidation Kinetics Is Related to Muscle Deoxygenation Kinetics During Exercise. *Frontiers in Physiology*, 11, 571. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00571>