

Trainingsomvang en -intensiteit

door **Dr. Jan A.Vos**, Inspanningsfysioloog

Inleiding

De vier voornaamste bronnen voor energielevering aan de spieren zijn **spierglycogeen**, **plasmagluucose** afkomstig van het leverglycogeen, **plasmavetzuren** uit het subcutane vetweefsel (=FFA=vrije vetzuren) en **intramusculaire triglyceriden** (=IMCL). Bij zeer langdurende belasting speelt ook de energielevering door eiwitverbranding een rol. Bij lage intensiteit tijdens de arbeid speelt de vetstofwisseling een hoofdrol. Wanneer de intensiteit toeneemt krijgen gaandeweg de triglyceriden (=IMCL) een belangrijkere taak toebedeeld. Bij hoge, intensieve belasting wordt spierglycogeen hoofdleverancier voor de energie. De intensiteit waarbij de vetverbranding op zijn hoogtepunt is, ligt bij ongeveer 70 % VO₂max, dat wil zeggen bij een lactaat concentratie van ongeveer 2 mmol/l (±0.5). Al in 1939 lieten Christensen, e.a. zien dat naarmate de tijdsduur van zware arbeid toenam het aandeel van vetverbranding steeg en dat van de koolhydraatverbranding afnam. De keuze van welk substraat van belang is voor de energiewisseling hangt vooral af van de intensiteit en duur van de te leveren arbeid. Het membraan transport (sarcolemma in de spiervezel) is een limiterende factor bij het transport van koolhydraten en vetten uit de bloedbaan naar de spier. Bij een intensiteit van 40 tot 50 % VO₂max kunnen glucose en vetzuren in de spiervezel binnendringen, neemt de belastingintensiteit verder toe dan worden eerst de intramusculaire energie depots benut (Hoppeler, e.a., 1999). Er bestaan een aantal factoren die de substraatkeuze tijdens belasting beïnvloeden. **Voeding, trainingstoestand, intensiteit belasting, en belastingduur** spelen een belangrijke rol. Een uitgebreid overzicht van die factoren staat in Tabel A vermeld.

Tabel A: Factoren die substraat keuze beïnvloeden tijdens belasting/training
(naar Ruby, e.a., 1994).

<i>Duurtraining</i>	<i>Hormonen</i>
Fitnessniveau	Stresshormonen
Belastingintensiteit	Catecholaminen
Belastingduur (omvang)	Cortisol
	Groeihormoon
<i>Spiermorfologie en spierhistologie</i>	Schildklierhormoon
Vezelverdeling en enzymactiviteit	Gonadotropine
Succinaatdehydrogenase (=SDH)	Oestrogenen
Malaatdehydrogenase (=MDH)	Progesteron
<i>Cellulaire mechanismen</i>	<i>Dieet</i>
Insuline receptor	Voeding vóór de belasting/training
Glucosetransport	Glycogeen stapelen
	Voeding tijdens belasting/training
	Glycogeenverbruik
	Evenwicht glucosespiegel in plasma

Bij het begin van de arbeid schiet de stofwisseling omhoog. De n.sympaticus wordt geactiveerd de toename van adrenaline in het bloed wat direct waarneembaar is in stijging van

de hartfrequentie, bloeddruk, toename in ventilatie en glycogenolyse en lipolyse. Deze laatste twee activiteiten zijn van groot belang voor de werkende spier. Om een hypoglycaemie te voorkomen is het beschikbaar zijn van glucose uit de lever van belang. Hormonen reguleren de genoemde processen.

Hormoonregulatie tijdens inspanning

Dat de bloedsuikerspiegel zoveel mogelijk constant gehouden wordt tijdens inspanning is een al lang bekend fenomeen. Daarvoor zijn zowel de hormonen adrenaline en noradrenaline, insuline en glucagon (pancreas) als de hypofysen hormonen STH en ACTH verantwoordelijk. In het arteriële bloed zien we bij korte, intensieve en matig langdurige arbeid de concentraties van de verschillende hormonen met het 10 tot 20-voudige toenemen. De toename in activiteit van het sympatische zenuwstelsel tijdens inspanning is van belang.

Wanneer bij een vette maaltijd de concentratie FFA en heparine in het bloed toeneemt dan heeft dat als resultaat dat de koolhydraatoxidatie en lactaatconcentratie bij arbeid lager is (Costill, e.a. 1977).

Bij een lage intensiteit worden bijna uitsluitend de 'langzame' of 'rode' of Type I vezels gerekruteerd. Verhogen we nu de intensiteit dan doen er meer 'snelle' of 'witte' of Type II vezels mee. Omdat de activiteit van de enzymen, betrokken bij de vetzuuroxidatie, in Type II vezels lager is dan in Type I vezels, kan het zijn dat de toename in rekrutering van Type II vezels voor een deel de relatieve teruggang in vetzuuroxidatie veroorzaakt.

Inschatten van de activiteit

Aanduidingen om de **zwaarte van de activiteit** weer te geven in een concreet getal kunnen onder andere zijn: een percentage van de $VO_2\text{max}$ óf in MET's (= Metabolic Equivalent) waarbij **1 Met = 3.5 mlO₂/kg/min óf in kcal/min**. Het rekenen met behulp van MET's is de laatste jaren populair geworden omdat men dan in staat is om iemand heel gericht te kunnen informeren hoe zwaar de te verrichten activiteit is, dat geldt niet alleen voor sportbeoefening maar ook zeker in dagelijkse activiteit of werk.

Bij een langdurige belasting van lage tot gemiddelde intensiteit wordt in het begin van de belasting ongeveer 30 % van de benodigde energie door koolhydraatoxidatie geleverd. De vetoxidatie speelt dus een hoofdrol. Gaat men langer door dan zakt het aandeel van de koolhydraatverbranding terug tot ongeveer 20 %. Bij een gemiddeld tot hoge intensiteit kan niet genoeg energie uit de vetoxidatie gehaald worden. De koolhydraatoxidatie moet dan als energie leverancier bijspringen. Dit fenomeen moet men goed inschatten wanneer men over het aandeel van de vetten in de vetverbranding een oordeel wil geven. (Coyle, e.a. 1986).

Beschikbare energiebronnen :

We hebben een aantal energie bronnen tot onze beschikking die we, naar gelang de taak die vervuld moet worden, benut gaan worden. We zetten ze in het kort hieronder bij elkaar:

Het intramusculaire glycogeen

De depots van spierglycogeen vormen onze belangrijkste energiebron. Spieren en lever van atleten bevatten ongeveer 400 tot 500 gram aan glycogeen voorraad. Dat betekent ongeveer 1640 kcal aan energie, genoeg voor een kortdurende, hevige inspanning.

Het intramusculaire vet (=IMCL)

Basis voor het leveren van arbeid is het intramusculaire vet, zowel het aandeel IMCL als de in het bloed circulerende vrije vetzuren (=FFA) zijn daarvoor verantwoordelijk.

Plasmavetzuren (=FFA).

De grootste energie reserve van de mens zijn de vrije vetzuren (FFA), zowel in rust als tijdens belasting. Tijdens belasting kan de concentratie aan FFA met het twee- tot viervoudige toenemen.

Eiwitten

Afhankelijk van de intensiteit ligt het aandeel van de eiwitten in de energie bijdrage tussen 1 en 2 %, een geringe bijdrage dus en daarom vaak zelfs niet eens genoemd.

Bij alle duuractiviteiten wordt de energie aëroob gewonnen. In Tabel B zien we een overzicht van de relatie tussen belasting intensiteit en beschikbare substraten. Vet- en koolhydraatoxidatie worden in kcal/min weergegeven. Lactaat in mmol/l. Het aandeel van de vetoxidatie is in procenten weergegeven. (Astorino,e.a.2000).

Tabel B Relatie Belastingintensiteit met substraatverbruik (\pm sd)

Belasting Intensiteit % VO ₂ max	Vetoxidatie kcal/min	Koolhydraat-oxidatie kcal/min	Vetoxidatie %	Lactaat mmol/l
25	1.99 \pm 0.57	1.18 \pm 0.59	63.33 \pm 17.10	1.17 \pm 0.30
40	3.34 \pm 0.95	1.89 \pm 0.82	63.33 \pm 13.77	1.26 \pm 0.17
55	3.94 \pm 1.10	3.43 \pm 0.98	54.44 \pm 12.73	1.62 \pm 0.46
65	4.49 \pm 1.51	4.41 \pm 1.12	45.89 \pm 12.57	1.95 \pm 0.63
75	4.75 \pm 1.47	5.59 \pm 1.68	50.00 \pm 13.21	2.85 \pm 0.83
85	4.08 \pm 1.77	7.69 \pm 2.45	35.44 \pm 15.42	4.34 \pm 1.26
				(Astorino,2000)

Relatie maximale hartfrequentie(=Hf) en zuurstofopnamevermogen (=VO₂max) bij inspanning

Hoewel er een duidelijk verband bestaat tussen het toenemen van de Hf en VO₂ bij inspanning mogen we de percentages waarin dat gebeurt **niet** gelijkstellen. Dit is een fout die heel vaak gemaakt wordt! Wanneer iemand bijvoorbeeld een Hf van 60 % van zijn persoonlijk Hfmax scoort, hetgeen een heel gebruikelijke maat voor inspanning is van gemiddeld zware intensiteit, dan is het bijbehorend percentage VO₂max 40 %, een verschil van 20 % dus! In Tabel C hebben we een overzicht bij elkaar gezet van percentages die uit onderzoeken van o.a. Åstrand, Londeree en Swain naar voren zijn gekomen.

Tabel C Relatie tussen Hfmax en VO₂max

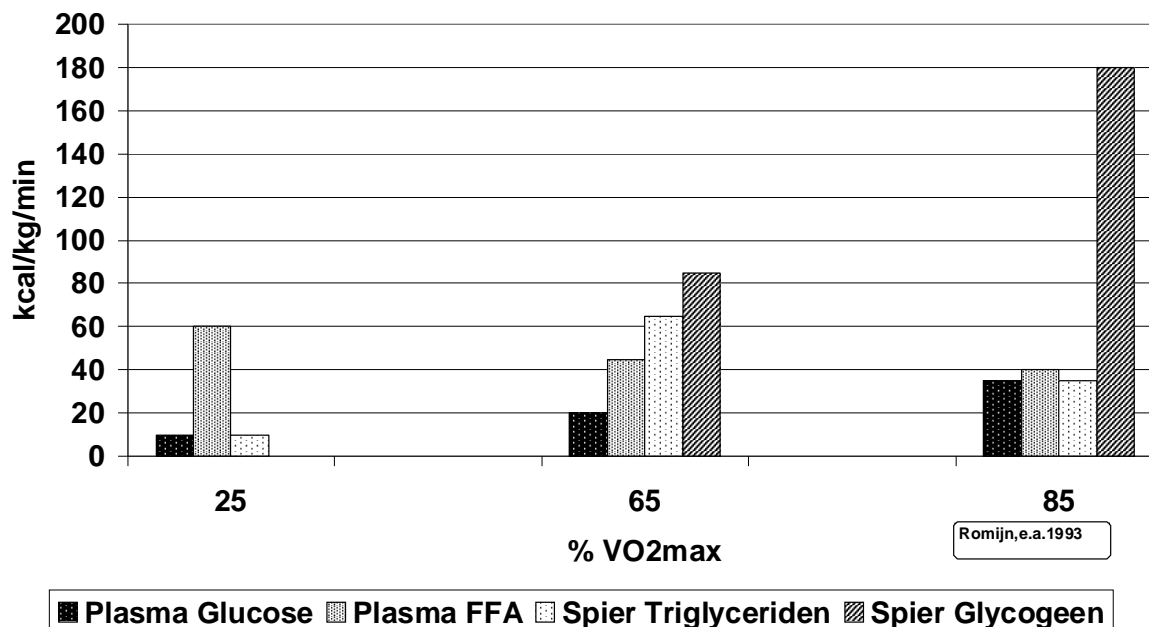
% Hfmax	% VO ₂ max
50	28
60	40
70	58
80	70
90	83
100	100

Ekelund,e.a.,(2001) hebben bij jonge mannen en vrouwen gekeken naar de relatie VO₂max(%) en absolute Hf. In Tabel D zien we dat er tussen jongens en meisjes nauwelijks een verschil bestaat.

Tabel D VO₂max(%) en absolute Hf (± sd)

% VO ₂ max	Hf bij jongens	Hf bij meisjes
40	119 ± 9	120 ± 10
60	145 ± 9	146 ± 8
80	171 ± 8	172 ± 8

Substraatverbruik bij verschillende belasting intensiteit



Figuur 1

Wanneer er sprake is van verschillende belasting intensiteit dan zien we dat het substraatverbruik bij respectievelijk 25 %, 65 % en 85 % van VO₂max heel sterk kan verschillen, met andere woorden de mate van inspanning bepaald sterk welke bronnen voor energie levering aangewend worden(Figuur 1). Dit schept natuurlijk consequenties voor het trainingsprogramma, maar ook voor de voeding- en drinkgewoonten tijdens de wedstrijd. De tijd dat er, bijvoorbeeld bij hardlopen en wielrennen, alléén maar ‘kilometers gemaakt’ moesten worden om een goede conditie te verkrijgen om een goede wedstrijdprestatie te leveren is daarmee voorgoed achter ons gelaten.

In rust hebben we ongeveer voor 60 % onze energie te danken aan de vrije vetzuren (=FFA) en gaan we dan trainen met 40 % VO₂max dan zien we dat we eveneens hoge vetoxidatie waarden scoren. Kortom onze vetstofwisseling is in hoge mate verantwoordelijk voor een goede energie levering in rust en bij lichte tot matige arbeid. Wanneer er harder getraind gaat worden dan kan de ATP-resynthese aëroob de energiebehoefte niet meer dekken en worden de glycolyse en glycogenolyse geactiveerd om de energiebehoefte door koolhydraatoxidatie voldoende te ondersteunen. De eerste drie kwartier trainen met een intensiteit van 40 % VO₂max komt slechts 35 % van het energieverbruik uit de vetoxidatie. Bij deze lage intensiteit zijn de intramusculaire vetvoorraden (=IMCL) voldoende om een aantal uren door te kunnen gaan. Met toenemende duur (omvang) en toenemend verbruik van glycogeen reserves stijgt het aandeel vetoxidatie tot 60 %. De koolhydraatoxidatie levert bij een

intensiteit van 40 % VO_2max in de beginfase zo'n 30 tot 40 % en bij langere duur blijft het om de 30 % schommelen aan energiebijdrage.

Wanneer we de trainingsintensiteit verhogen tot ongeveer 50 – 55% VO_2max dan gaat de trainingstoestand waarin iemand verkeert een belangrijke rol spelen in relatie tot het energieverbruik. Een goed getrainde duursporter kan bijvoorbeeld 40 tot 45% van zijn energie uit de vetoxidatie halen, een ongetrainde 'maar' 30 tot 35 %. Een training met 50% VO_2max die meer dan twee uren duurt laat het IMCL bij ongetrainde met 22 en bij getrainde met 26 % afnemen. Getrainde hebben nog 70 % meer IMCL dan ongetrainde in voorraad (Décombaz, e.a. 2001). Getrainde hebben minder, ongeveer 25 tot 30%, spierglycogeen nodig om dezelfde inspanning te verrichten als ongetrainde (>35%). Het aandeel in de energielevering dat uit het plasma glucose komt (5 tot 7%) en dat uit toegevoerde koolhydraten van buitenaf komt (20 tot 25%), blijft onafhankelijk van de trainingstoestand gelijk. Het 'crossover punt', daar waar het koolhydraataandeel het aandeel van de vetoxidatie overtreft, ligt bij trainingsarbeid die boven 50 % VO_2max ligt.

Het aandeel FFA en plasma glucose voor de energielevering neemt bij 60 % VO_2max trainingsarbeid toe. De voorraden glycogeen en vrije vetzuren in de spier nemen af. Een duurprestatie van zes uur bijvoorbeeld laat de voorraad spierglycogeen ongeveer 50 % dalen. Toename van ADP leidt tot een toename van glycolyse en glycogenolyse. Toename van pyruvaat staat voor de oxidatieve afbraak in de mitochondriën ter beschikking. In absolute waarden gezien wordt bij een arbeid met 65 tot 75 % VO_2max het meeste vet geoxideerd.

In Figuur 1 zien we duidelijk dat bij een lage intensiteit van 25 % VO_2max relatief meer vet verbruikt wordt dan bij hoge intensiteit, in absolute waarden is dat bij de hoogste intensiteit het hoogste. Van Loon, e.a., (2001) laten in hun onderzoek zien dat de hoogste vetoxidatie plaatsvindt bij 57 % VO_2max , wat met ongeveer 55 % W_{max} overeenkomt.

Bij 65 % VO_2max bestaat de vetoxidatie voor de helft uit afbraak van IMCL en voor de helft uit afbraak van FFA (zie Figuur 1). De vetoxidatie neemt voor totaal ongeveer 40 % deel aan de energielevering bij deze intensiteit, het aandeel koolhydraatoxidatie is relatief groter met ongeveer 60%. Spieren die niet direct belast worden laten bij toenemende belasting van de werkende spieren een afname in afbraak van spierglycogeen zien.

Gaan we nog zwaarder belasten, bijvoorbeeld boven 65 tot 70 % VO_2max , dan bestaat er een lineair verband tussen belasting intensiteit en afbraaksnelheid van spierglycogeen en lever glycogeen. Bij een intensiteit van 60 tot 80 % VO_2max dan zijn de glycogeen depots na 90 tot 180 minuten leeg. Zelfs al nemen we steeds koolhydraten in via voeding en drinken dan nog zijn we na 4 uren arbeid door onze glycogeen voorraad heen. Boven 70 % VO_2max intensiteit neemt de vetoxidatie relatief en absoluut af ten opzichte van lagere intensiteit, ook de afbraak van IMCL wordt beperkt. Nu wordt de energie voornamelijk uit de koolhydraten gehaald, namelijk 80 %! Dat zien we in de hogere lactaat waarden ook terug. De insuline concentratie in het plasma blijft gelijk en neemt niet toe bij extra koolhydraat inname.

Gaan we naar maximale inspanning op het niveau van 80 tot 85 % VO_2max dan is de koolhydraatoxidatie ten opzichte van de vetoxidatie duidelijk hoger. De hoeveelheid glycogeen wordt snel verbruikt. Tot 80-85 % VO_2max wordt het glycogeen nog voornamelijk aëroob afgebroken, daarboven hoofdzakelijk anaëroob.

Bijvoorbeeld een interval belasting van 8 maal 5 minuten met een intensiteit van 85 % VO_2max leidt tot een afname van ongeveer 500 mmol per kg droge spiermassa aan glycogeen concentratie tot 250 mmol per kg droge spiermassa. De lactaatwaarden stijgen tot 5 mmol/l bloed of hoger. Bij maximale of 100 % VO_2max haalt men de energiebehoefte praktisch geheel uit de anaërobe glycolyse, voor een paar seconden tijdsduur uit de splitsing van ATP en CP. Het spreekt voor zich dat deze inspanning niet langer dan een paar minuten volgehouden kan worden.

Beperkingen die bij de vetoxidatie een rol van betekenis spelen zijn: Hoge intensiteit, Afremmen lipolyse door lactaat vorming, Afremmen van binnenlaten van lange keten vetzuren in de mitochondriën en afremmen van carnitine-palmitine-transferase I (=CPT I).

Bij belasting boven 50 % VO_2max daalt de insuline concentratie in het bloed, terwijl de adrenaline en noradrenaline concentraties stijgt. Deze veranderingen hebben invloed op de perifere lipolyse die door hogere activiteit voor een verhoogde concentratie aan FFA in het plasma zou moeten zorgen. Bij 85 % VO_2max is echter de hoeveelheid FFA, uit het vetweefsel afkomstig, niet toegenomen, terwijl de perifere lipolyse laat zien aan de hand van hogere glycerine concentraties, dat dit proces niet geremd wordt. Een reden daarvoor zou de verminderde doorbloeding in het vetweefsel en de te geringe transportcapaciteit door albumine kunnen zijn (Romijn,e.a.1993). We zagen al dat bij een belasting intensiteit van 80 tot 85 % VO_2max een verhoogde koolhydraatoxidatie de vetoxidatie remt. Deze hoge intensiteit remt de mobilisatie van FFA uit het vetweefsel. Alleen de IMCL kunnen voor energielevering nog gebruikt worden. Boven de intensiteit van 80 % VO_2max kunnen de IMCL niet meer afgebroken worden. Bij interval belastingen kan wel een toename van vetoxidatie tijdens de belasting aangetoond worden.

Door de anaërobe glycolyse, met de daarbij optredende toename van lactaat, vindt er een remming van het lipolyse proces plaats, een beperking voor een goede vetoxidatie bij hoge belasting dus. We krijgen nog maar ongeveer 10 % van onze benodigde energie uit de vetoxidatie. Al lang is een negatieve correlatie tussen plasmaconcentratie van FFA en lactaatconcentratie bekend (Issekutz,e.a.1962). De anti-lipolytische lactaatwerking in het vetweefsel bij goed getrainde sporters wordt door sommige onderzoekers tegengesproken (Trudeau,e.a.1999). Wanneer de lactaatconcentratie tot 5 mmol/l oploopt dan vindt de energielevering nog steeds plaats door zowel koolhydraat- als vetoxidatie. Boven de 8 mmol/l wordt de lipolyse volledig buiten spel gezet. De grens voor het blokkeren van de lipolyse door lactaatvorming wordt tussen 6 en 7 mmol/l gevormd (Neumann,e.a.2000). Lactaat eliminatie vormt het probleem. Bij een lactaatconcentratie van 4 mmol/l zien we de activiteit van het pyruvaatdehydrogenase complex met 80 % verminderen en is het aandeel vetverbranding nog maar 20 % (Mader,e.a.1986).

Lange keten FFA (=LCFA) is een belangrijke energiebron voor de spiercontractie. Het ongestoord binnenlaten van de LCFA in de mitochondriën is een voorwaarde, maar intensieve vormen van belasting remmen dit proces of stoppen dit proces zelfs bij 80 tot 90 % VO_2max belasting. Midden keten FFA speelt een belangrijke rol bij belastingen van 40 tot 50 % VO_2max en de oxidatie is dan hoger ten opzichte van LCFA. Er wordt gedacht dat stijging van malonyl-CoA de oorzaak is.

CPT I hebben we nodig om LCFA in de mitochondriën te infiltreren. De activiteit van CPT I is even hoog in de interfibrillare als intermitochondriale mitochondriën. Remmen van CPT I laat een stijging van malonyl-CoA, een metabooliet van de de-novo-vetsynthese, in de cel zien. Dit leidt weer tot een afname in vetoxidatie. Malonyl-CoA komt in de skeletspieren, hartspier en lever voor. In de Type I en Type IIa vezels liggen de hoogste rust concentraties. Tijdens inspanning maar ook tijdens vasten(!) daalt de concentratie. Het lijkt er op dat malonyl-CoA een controle molecuul is die de vetoxidatie in hoge mate reguleert. De remming van CPT I kan op een vermindering aan beschikbaar carnitine en een daling van de pH in de cel duiden. Een pH daling van 7.1 naar 6.8 beperkt de activiteit van CPT I met 35 tot 40 % in de mitochondriën (Bezaire,e.a.2003).

Wat betekent belasting intensiteit voor de training?

Trainingsprogramma's met een lage activiteit starten betekent weinig risico op het ontstaan van blessures of overbelasting van het band- en bewegingsapparaat, geven weinig aanleiding

tot cardio-respiratoire problemen. Men hoeft helemaal niet zwaar en veel te trainen om toch al een merkbare verbetering in functioneren van hart- en vaatstelsel, verbeterde insulinesensitiviteit of daling van te hoge bloeddruk te bewerkstelligen. Joggen scoort een hoger effect dan wandelen.

Mensen met overgewicht maar ook atleten die als doel hebben de vetstofwisseling te optimaliseren zoeken naar een training waarbij de intensiteit zodanig gekozen is dat de hoogste vetverbranding gerealiseerd wordt.

Bij **dierproeven** waarbij de intensiteit ligt op 85 % van het maximale zuurstofverbruik zien we de hoogste koolhydraatoxidatie, het vet levert dan nog maar 19 tot 22 % aan energie. De hoogste vetoxidatie wordt bij 40 % van het maximale zuurstofverbruik (dus niet het zuurstofopname vermogen!) bereikt, dan levert de vetoxidatie 77 % van de benodigde energie. Bij mensen die trainen met een intensiteit van 65 tot 75 % VO_2max , wat overeenkomt met ongeveer 75 % $Hfmax$, wordt met 0.5 tot 0.6 gram vetverbranding per minuut de hoogste waarde bereikt. Gaan we nu iets zwaarder belasten, bijvoorbeeld tot 85 tot 90 % VO_2max of ongeveer 90 % $Hfmax$, dan daalt de vetverbranding aanzienlijk.

Om het meeste vet te verbranden lijkt een belasting van ongeveer 70-75 % VO_2max ideaal! (Achten, e.a. 2003; Knechtle, e.a., 2004).

Trainen met een intensiteit van 65 tot 75 % VO_2max betekent dat in een paar uur de depots leeg zijn en kan die intensiteit niet meer waargemaakt worden. Voor belastingen van langere duur is een intensiteit van 50 tot 60 % VO_2max ideaal. Bij ultra duurprestaties zoals ultratriatlon (meer dan 40 uur duurprestatie) ligt de intensiteit op ongeveer 55 % VO_2max , bij wielrennen (meer dan 24 uur achter elkaar fietsen) ligt de intensiteit op ongeveer 60 % VO_2max . Deze intensiteit ligt onder het niveau van de absoluut hoogste vetoxidatie en steeds in het aërobe gebied, met andere woorden er is voldoende zuurstof beschikbaar. Het gemiddelde koolhydraat verbruik is ongeveer 1 gram per minuut en kan dus gemakkelijk met de van buitenaf toegevoerde koolhydraten in stand gehouden worden.

Tussen hardlopen en fietsen bestaat wel degelijk een onderscheid in energiestofwisseling. Bij het fietsen is immers sprake van een concentrische spieractiviteit en bij het hardlopen van een excentrische activiteit. Kijken we naar de efficiëntie van bewegen dan is die gedefinieerd als de verhouding tussen de toename in mechanische arbeid en de toename in benodigde energie om arbeid te kunnen leveren, dan is **hardlopen 20 % efficiënter dan fietsen. Bij hardlopen wordt bij relatief gelijke intensiteit duidelijk meer vet verbrandt dan bij fietsen.** Bij het fietsen zien we bij relatief gelijke intensiteit hogere lactaatwaarden dan bij hardlopen. Zuurstofopname en hartfrequentie zijn bij hardlopen ook hoger dan bij fietsen. Het 'wegnemen' van een groot deel van het lichaamsgewicht tijdens het fietsen speelt in deze processen een grote rol.

Wanneer de lactaatwaarden tussen 2 en 2.5 mmol/l liggen dan mogen we daar de hoogste vetoxidatie verwachten voor hardlopen. Bij fietsen ligt de optimale vetverbranding bij de lactaat threshold grens. Belastingen die uren duren worden vooral door de FFA mogelijk gemaakt. De vrije vetzuren (FFA) leveren met 70 % de hoogste bijdrage. We zien het respiratoir quotiënt (=RQ) dalen van 0.80 naar 0.73. Met toenemende belasting kan de concentratie aan FFA met het 10- tot 15-voudige toenemen.

Literatuur:

1. Achten, J., A.E. Jeukendrup. Maximal fat oxidation during exercise in trained men. *Int.J.Sports Med.* 24:603-608, 2003.
2. Astorino, T.A., Is the ventilatory threshold coincident with maximal fat oxidation during submaximal exercise in women? *J.Sports Med.Phys.Fitness.*, 40:209-216, 2000.

3. Bezaire, V., G.J. Heigenhauser, L.L. Spriet, Regulation of CPT I activity in intermyofibrillar and subsarcolemmal mitochondria isolated from human and rat skeletal muscle. *Am.J.Physiol.* 286:E85-E91, 2003.
4. Christensen, E.H., O.Hansen. Arbeitsfähigkeit und Ernährung. *Scand.Arch.Physiol.* 81 :160-171, 1939.
5. Costill, D.L., E.Coyle, G.Dalsky, W.Evans, W.Fink, D.Hoopes. Effects of elevated plasma FFA and insulin on muscle glycogen usage during exercise. *J.Appl.Physiol.* 43:695-699, 1977.
6. Coyle, E.F., A.R.Coggan, M.K.Hemmert, J.L.Ivy. Muscle glycogen utilization during prolonged strenuous exercise when fed carbohydrate. *J.Appl.Physiol.* 61:165-172, 1986.
7. Décombaz, J., B.Schmitt, M.Ith, B.Decardi, P.Diem, R.Kreis, H.Hoppeler, C.Boesch. Post-exercise fat intake repletes intramyocellular lipids but no faster in trained than in sedentary subjects. *Am.J.Physiol.* 281:R760-R769, 2001.
8. Ekelund, U., E.Poortvliet, A.Yngve, A.Hurtig-Wennlöv, A.Nilsson, M.Sjöström. Heart rate as an indicator of the intensity of physical activity in human adolescents. *Eur.J.Appl.Physiol.* 85:244-249, 2001.
9. Hoppeler, H. Skeletal muscle substrate metabolism. *Int. J. Obes. Relat. Metab. Disord.* 23 : 7-10, 1999.
10. Issekutz, B., H.Miller. Plasma free fatty acids during exercise and the effect of lactic acid. *Proc.Soc.Exp.Biol.Med.* 110:237-239, 1962.
11. Knechtle B., G.Müller, F.Willmann, K.Kotteck, P.Eser, H.Knecht. Fat oxidation in men and women endurance athletes in running and cycling. *Int.J.Sports Med.* 25:38-44, 2004.
12. Mader, A., H.Heck. A theory of the metabolic origin of anaerobic threshold. *Int.J.Sports Med.* 7:45-65, 1986.
13. Neumann, G. Physiologische Grundlagen des Radsports. *Dtsch.Z.Sportmed.* 51:169-175, 2000.
14. Romijn, J.A., E.F.Coyle, L.S.Sidossis. Regulation of endogenous fat and carbohydrate metabolism in relation to exercise intensity and duration. *Am.J.Physiol.* 265:E380-E391, 1993.
15. Ruby, B.C., R.A.Robergs. Gender differences in substrate utilisation during exercise. *Sports Med.* 17:393-410, 1994.
16. Trudeau, F., S.Bernier, I.De Glisezinski, F.Crampes, F.Dulac, D.Rivière. Lack of antilipolytic effect of lactate in subcutaneous abdominal tissue during exercise. *J.Appl.Physiol.* 86:1800-1804, 1999.
17. Van Loon, L.L.C., P.L.Greenhaff, D.Constantin-Teodosio, W.H.M.Saris, A.J.M. Wagenmakers. The effects of increasing exercises intensity on muscle fuel utilisation in humans. *J.Physiol.* 536:295-304, 2001.