

De menselijke motor

Dit artikel geeft inzicht in het spiermetabolisme: van de noodzaak van voeding tot de opslag van brandstofvoorraden in het lichaam en het gebruik van deze energie bronnen bij inspanning. Het legt hiermee ook de wetenschappelijke basis voor het gebruik van specifieke (sport)voeding bij duurinspanning. Het betreft een basaal verhaal waarin wetenschappelijke diepgang met opzet is vermeden om de leesbaarheid te garanderen en sommige zaken duidelijk op de voorgrond te laten treden.

Correspondentie:

Dr. L.J.C. van Loon
Capaciteitsgroep Bewegingswetenschappen
Universiteit van Maastricht
Postbus 616
6200 MD Maastricht

Tel: 043-3881397
Fax: 043-3670976
E-mail: L.vanLoon@HB.Unimaas.nl

Voeding als energie

Om spieractiviteit te kunnen genereren hebben onze spieren energie, in de vorm van de universele energiedonor ATP, nodig. De benodigde energie wordt met name geleverd door oxidatie van de, uit onze voeding afkomstige, koolhydraten en vetten. Slechts wanneer de energievoorziening middels koolhydraten en vetten onvoldoende blijkt, kan de oxidatie van eiwitten een substantiele bijdrage gaan leveren. Omdat ons lichaam continu energie nodig heeft om te kunnen blijven functioneren is een ruime endogene brandstofvoorraad noodzakelijk. Vandaar dat de koolhydraten en de vetten na inname via de voeding, in beperkte mate, kunnen worden opgeslagen.

Tabel 1. Endogene brandstofvoorraden

	brandstof	gewicht (gram)	energie (kJ)
Vetten	- plasma vrije vetzuren	0.4	16
	- plasma triglyceriden	4.0	156
	- intramusculair vet	300	11.700
	- vetweefsel	12.000	468.000
Koolhydraten	- plasma glucose	20	360
	- lever glycogeen	100	1.800
	- spier glycogeen	350	6.300

Gebaseerd op schattingen t.a.v. een gemiddelde man met een gewicht van ± 70 kg. Bij de verbranding van 1 gram vet komt 39 kJ aan energie vrij, voor koolhydraten ligt dit rond de 18 kJg^{-1} .

Vetten worden voornamelijk opgeslagen als triglyceriden in de adipocyten. Deze adipocyten bevinden zich voornamelijk in het onderhuids vetweefsel en in het vetweefsel tussen de organen in de buikholte. Daarnaast wordt een beperkte hoeveelheid triglyceriden opgeslagen in de spier zelf, als vele kleine vetdruppeltjes in de spiervezels (intramusculaire of intramyocellulaire triglyceriden). Natuurlijk is een kleine hoeveelheid vet ook aanwezig in de circulatie, in de vorm van lipoproteïne partikels (VLDL, LDL, IDL, HDL) en als zogenaamde vrije (niet-veresterde) vetzuren. Middels de lipolyse worden vanuit het vetweefsel vetzuren vrijgemaakt, hetgeen voornamelijk gereguleerd wordt via hormoon gevoelig lipase (HSL). Een gedeelte van de vrijgemaakte vetzuren zal vervolgens, gebonden aan albumine, via de plasma

circulatie getransporteerd worden naar onze spieren. Aldaar kunnen de spieren deze vetzuren opnemen, waarna ze vervolgens ingebouwd kunnen worden in de intramyocellulaire triglyceriden pool of onmiddelijk kunnen worden omgezet ten behoeve van de vetoxidatie. De totale energievoorraad opgeslagen in de vorm van vet is enorm groot en zou (hypothetisch) voldoende energie kunnen leveren om dagenlang onafgebroken hard te lopen.

Koolhydraten worden als glycogeen opgeslagen in de lever en in de spieren. Daarnaast is natuurlijk een kleine hoeveelheid glucose aanwezig in de circulatie. Leverglycogeen kan, middels het enzym glycogeen-6-fosfatase, afgebroken worden tot glucose en vervolgens via de circulatie getransporteerd worden naar de spieren. Na opname in de spier kan de glucose opgeslagen worden als spierglycogeen of onmiddelijk gebruikt worden in de energieleverende processen (glycolyse en/of volledige oxidatie). Aangezien het enzym glycogeen-6-fosfatase niet aanwezig is in spierweefsel, zal de opgenomen glucose het spierweefsel niet meer verlaten. Het moge duidelijk zijn dat de lever (en met name de hoeveelheid lever glycogeen) dus een primaire rol speelt in het handhaven van de plasma glucose concentratie. De totale hoeveelheid energie opgeslagen in vorm van endogene koolhydraten is vele malen kleiner dan onze vetvoorraad en zou in theorie slechts voldoende energie opleveren voor 60 tot 90 minuten intensieve inspanning. In de praktijk ligt dit zelfs aanzienlijk lager (30-40 minuten) daar bij intensieve inspanning de dominante spiervezels in de benen al eerder door hun glycogeenvoorraad zullen heenraken¹⁹.

Koolhydraten en vetten verschillen van elkaar wanneer we de metabole processen in acht nemen. Bij de verbranding van 1 gram vet komt 39 kJ aan energie vrij, terwijl dit in het geval van koolhydraten maar zo'n 18 kJ per gram bedraagt. Met andere woorden, het is niet vreemd dat meer dan 95% van onze totale endogene energievoorraad is opgeslagen in de vorm van vet, want vet is duidelijk de meest efficiënte vorm van energieopslag. Dit is echter niet het enige verschil tussen deze twee brandstoffen. De hoeveelheid energie die *per tijdseenheid* vrijgemaakt kan worden middels de oxidatie van glycogeen is namelijk hoger dan bij de vetoxidatie¹⁷. Vandaar dat koolhydraten vaak worden omschreven als een "snelle" brandstofbron en vetten als "langzame" energiebron. Dit heeft natuurlijk consequenties voor het gebruik van de verschillende brandstofbronnen onder verschillende omstandigheden.

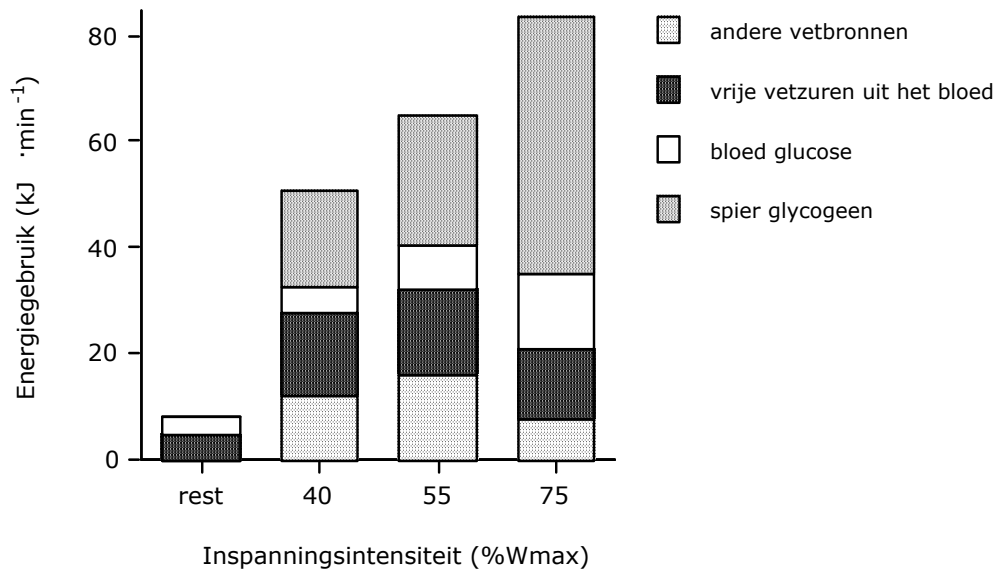
Energiegebruik tijdens inspanning

Een van de meest opzienbarende eigenschappen van onze spieren is dat ze in staat zijn hun brandstofkeuze aan te passen aan de omstandigheden. Hierdoor kan de mens dan ook als een zeer efficiënte en ingewikkelde motor beschouwd worden, ongeëvenaard door de hedendaagse technologie. Vanwege de verschillende eigenschappen van de brandstoffen, de plaats van opslag, als ook de beschikbaarheid ervan zal de bijdrage van de verschillende energiebronnen aan het energiegebruik tijdens inspanning variëren onder verschillende omstandigheden. De drie meest belangrijke factoren die de brandstofkeuze tijdens inspanning bepalen zijn: **A)** de inspanningsintensiteit, **B)** de trainingstatus, en **C)** de voedingstoestand.

Inspanningsintensiteit

De inspanningsintensiteit bepaalt de energiebehoefte tijdens fysieke inspanning. Middels het gebruik van stabiele isotoop tracers hebben we het gebruik van de verschillende endogene brandstofvoorraden in relatie tot inspanningsintensiteit kunnen quantificeren²⁰ (**Figuur 1**). Tijdens licht- tot middelmatig intensieve inspanning wordt een ongeveer evenredige hoeveelheid van de opgeslagen koolhydraten en vetten geoxideerd om in de energiebehoefte te voorzien. De hoogste (absolute) vetoxidatie snelheden worden bereikt bij middelmatig zware inspanning (50-60% van het maximaal vermogen). Hierbij leveren niet alleen de vetzuren afkomstig uit het bloed, maar ook de lipoproteïnen en intramusculaire triglyceriden een belangrijke bijdrage aan de totale vetoxidatie. Wanneer de inspanningsintensiteit verder wordt verhoogd (boven 70% van het maximale vermogen) neemt de vetoxidatie, zowel relatief als absoluut gezien, significant af en schakelen de spieren vooral over op het gebruik van de endogene glycogeen voorraden. Bij middelmatig tot hoge intensiteit (duur)inspanning vormen de glycogeen voorraden, en met name het spierglycogeen, dus kwantitatief veruit de belangrijkste energiebron. Dit laatste ondanks het feit dat onze glycogeenvoorraden zeer beperkt zijn.

Figuur 1 Energiegebruik als functie van de inspanningsintensiteit



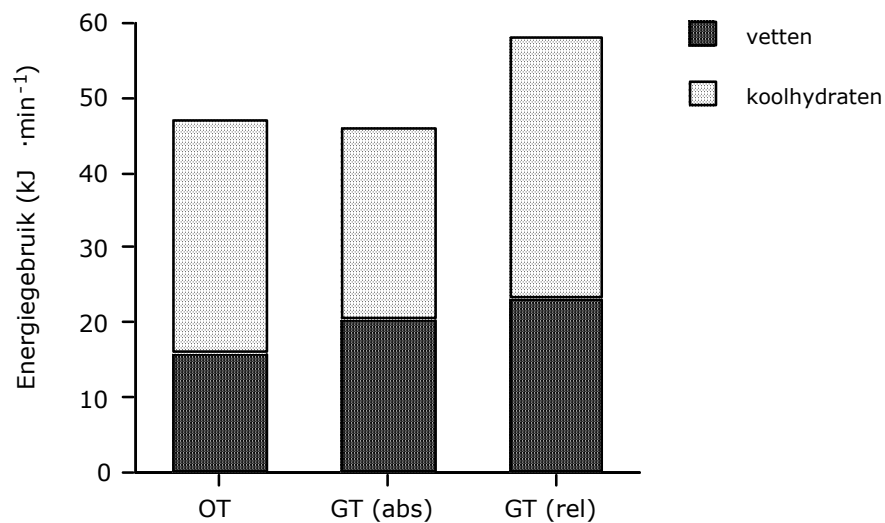
Energiegebruik (uitgedrukt in kJ per minuut) als functie van inspanningsintensiteit (uitgedrukt als percentage van het maximaal vermogen). De bijdrage van de verschillende energiebronnen (bloed glucose, spierglycogeen, bloed vrije vetzuren en andere vetbronnen (somma van het gebruik van de triglyceriden uit de spier en de lipoproteinen in het bloed) zijn aangegeven in de legenda ²⁰.

Tijdens langdurige intensieve inspanning zal het prestatievermogen dan ook beperkt worden wanneer de glycogeenreserves opraken ^{1,3,4}. Voor atleten is dit in de praktijk een bekend fenomeen wat vaak in termen als "de man met de hamer tegenkomen", "benen als pap hebben" en "kapot zitten" wordt verwoord. Gezien de beperkte endogene glycogeenreserves speelt de hoeveelheid bruikbare koolhydraten dus een kritieke rol bij het vermogen prestaties te leveren tijdens (duur)inspanning van middelmatige tot hoge intensiteit¹. Om deze reden is het dan ook van groot belang de glycogeenreserves alvorens inspanning te optimaliseren en het gebruik van deze reserves tijdens inspanning te minimaliseren.

Training

Regelmatige training heeft een aantal belangrijke gevolgen voor ons lichaam. Behalve het verbeteren van de conditie van hart, bloedvaten en longen, leidt training tot verregaande adaptatie van het spierweefsel^{7,8,13}. Duurtraining verhoogt de grootte en het aantal van de mitochondrieën in onze spieren. Deze verhoogde mitochondriële dichtheid leidt ertoe dat de spieren beter in staat zijn aan een bepaalde energiebehoefte te voorzien. Dientengevolge is een goed getraind persoon beter in staat vet te verbranden tijdens inspanning. Sterker nog, we hebben tevens aangetoond¹⁸ dat een getraind persoon meer vet kan verbranden bij zowel eenzelfde absolute als ook relatieve intensiteit inspanning vergeleken met een ongetraind persoon (**Figuur 2**).

Figuur 2. Effect van training op het brandstofgebruik tijdens duurinspanning



Energiegebruik tijdens inspanning; OT: ongetrainde proefpersonen op 50% van hun maximaal vermogen (148 watt); GT(abs): getrainde wielrenners op dezelfde absolute belasting (148 watt); GT(rel): getrainde wielrenners op dezelfde relatieve belasting (50% maximaal vermogen: 200 watt). Duidelijk te zien is dat de bijdrage van vetverbranding aan het totale energiegebruik hoger ligt in de getrainde wielrenners, zowel op dezelfde absolute als ook dezelfde relatieve belasting¹⁸.

Bij eenzelfde absolute als ook relatieve inspanningsbelasting draagt de bijdrage van de vetoxidatie meer toe aan het energiegebruik in getrainde personen, zodat minder gebruik hoeft te worden gemaakt van de beperkte glycogeenreservoir¹⁸. Regelmatige training zorgt er derhalve voor dat men gedurende langere tijd een bepaalde inspanningsintensiteit kan handhaven alvorens de glycogeenreservoir opdraakt en de inspanning moet worden gestaakt. Daarnaast leidt regelmatige training ook tot een verhoogde capaciteit om koolhydraten op te slaan; getrainde atleten kunnen namelijk wel tot zo'n 50% meer glycogeen in hun spieren opslaan (350-700 gram). Regelmatige training is daarmee een van de meest belangrijke factoren waarmee de vetoxidatiecapaciteit verhoogd kan worden, de beperkte glycogeenreservoirs gespaard worden en het prestatievermogen verbeterd.

Sportvoeding

Door regelmatige training kan de beperkte glycogeenreservoir efficiënter gebruikt worden tijdens inspanning. Maar dat is natuurlijk niet de enige manier om de beschikbaarheid van koolhydraten te optimaliseren. Voeding is noodzakelijk om, voorafgaande aan inspanning, voldoende koolhydraten op te kunnen nemen en vervolgens op te slaan als glycogeen in de lever en de skeletspieren. Omdat vetten niet omgezet kunnen worden in koolhydraten is een ruime koolhydraatname via de voeding in de periode voor inspanning van groot belang. Sinds de ontdekking van spierglycogeen als zijnde een belangrijke brandstof voor spieractiviteit², zijn allerlei voedingsinterventies ontworpen om de glycogeenreservoir vóór inspanning te maximaliseren^{9,21}. Aangetoond is dat het verhogen van de relatieve bijdrage van koolhydraten in de energieinname (dus minder vet en meer koolhydraten in de voeding; het bekende gebruik van aardappelen, pastas, bananen, winegums, koolhydraatrijke (sport) dranken etc.) kan resulteren in een aanzienlijke stijging van de glycogeenreservoir in de spieren¹⁵. Dit zogenaamde "koolhydraat stapelen", in combinatie met het terugbrengen van het trainingsvolume (het zogenaamde "tapering"), gedurende 6-7 dagen voor een belangrijke wedstrijd is inmiddels gemeengoed geworden binnen de sportwereld.

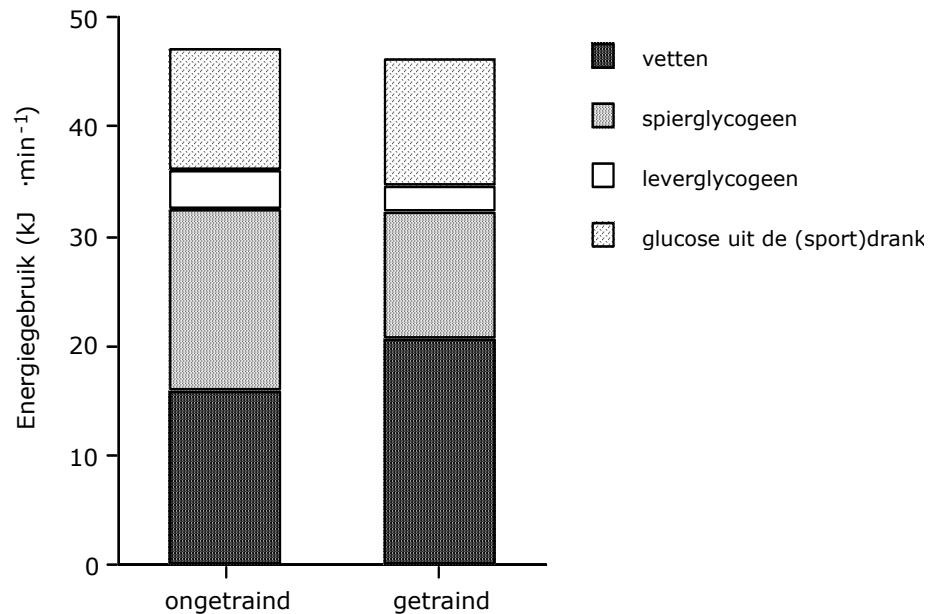
Behalve het optimaliseren van de glycogeenreservoir vóór inspanning, kan tevens getracht worden om tijdens inspanning extra koolhydraten in te nemen om de beperkte endogene voorraden aan te vullen. Onderzoek heeft inmiddels duidelijk aangetoond dat koolhydraatname tijdens middelmatige tot hoge intensiteit

inspanning (over een periode >45 min) het prestatievermogen significant kan verbeteren^{4,5}. Vandaar dat het gebruik van koolhydraatrijke (sport)dranken tijdens inspanning inmiddels niet meer weg te denken is tijdens (duur)sport evenementen. Koolhydraatsuppletie kan een daling in de plasma glucose spiegel voorkomen en een optimale koolhydraatoxidatie garanderen. Om deze reden is natuurlijk veel onderzoek gedaan om de exogene koolhydraatoxidatie tijdens inspanning te optimaliseren. Bijna alle oplosbare koolhydraten kunnen na inname met eenzelfde snelheid verbrand worden. Dit geldt voor glucose, glucose polymeren, maltose, sucrose en oplosbaar zetmeel^{11,12,14,22}. Uitzonderingen zijn fructose en galactose die minder snel verbrand kunnen worden.

Naast de soort koolhydraten is natuurlijk ook de hoeveelheid een belangrijk gegeven. Uit een reeks van studies is gebleken dat koolhydraatinname tijdens (duur) inspanning een belangrijke bijdrage levert aan het totale energiegebruik ($\approx 25\%$) en ervoor zorgt dat de endogene glycogeenreserves gespaard kunnen worden^{4,5,18}. Dit glycogeen sparende effect blijkt zich met name af te spelen in de beginfase van de inspanning¹⁶. Het is daarom belangrijk dat de atleet al bij de start begint met koolhydraat suppletie, en niet wacht tot later in de race. De oxidatiesnelheid van oraal ingenomen koolhydraten lijkt echter wel een plafond waarde te hebben; exogene glucose oxidatiesnelheden zijn nooit groter dan 1.0-1.1 gram per minuut^{6, 22}. Zelfs bij extreem hoge inname zal deze snelheid niet verder toenemen. Dit wijst erop dat tijdens inspanning niet meer dan 60-70 gram koolhydraten per uur zouden moeten worden ingenomen. Recent onderzoek heeft aangetoond dat de combinatie van verschillende koolhydraatbronnen de maximale exogene koolhydraatoxidatie nog wat verder kan verhogen. Dit laatste wordt verklaard doordat verschillende koolhydraatsoorten (zoals fructose en glucose) gebruik maken van verschillende transportsystemen waardoor de totale koolhydraat opname en oxidatie boven de 1.0-1.1 gram per minuut uit kan stijgen¹⁰.

Er lijken geen verschillen te bestaan in de oxidatiesnelheid van de uit een (sport)drank afkomstige koolhydraten tussen inactieve volwassenen en zeer goed getrainde triatleten en wielrenners (**Figuur 3**). Met andere woorden, zowel de recreatieve sporter als de topatleet kunnen evenveel baat hebben bij het gebruik van een sportdrank tijdens duuringspanning.

Figuur 3. Bijdrage van (sport)drank aan het energiegebruik tijdens inspanning



Energiegebruik tijdens inspanning, relatieve bijdrage van vet, spierglycogeen, leverglycogeen en glucose uit een (sport)drank tijdens inspanning van middelmatige intensiteit in getrainde en ongetrainde personen. Duidelijk is dat de verbranding van oraal ingenomen koolhydraten (in dit geval via een (sport)drank) een belangrijke bijdrage ($\pm 25\%$) kan leveren aan het totale energiegebruik. Tevens is zichtbaar dat de verbranding van de oraal ingenomen koolhydraten in tegenstelling tot de endogene glycogeenreserves afhankelijk is van de training status¹⁸.

Na de inspanning is het zaak dat de lege glycogeenreserves weer snel worden aangevuld. Dit is met name belangrijk wanneer op korte termijn weer een nieuwe prestatie moet worden geleverd. Bij een normale voeding zijn de glycogeenreserves na 24 uur grotendeels aangevuld. Er zijn echter gevallen waarin deze periode verkort dient te worden. Sommige atleten moeten namelijk ruim binnen die tijdslijn opnieuw presteren. Hierbij kun je denken aan wielrenners in de Tour de France, of bijvoorbeeld atleten die tweemaal per dag intensief moeten trainen. In dit geval kunnen koolhydraatrijke hersteldranken een praktische oplossing bieden. Een ruime inname van koolhydraten (1.0-1.2 g per kg lichaamsgewicht per uur) dient zo spoedig mogelijk na de finish gestart te worden. Recent onderzoek suggereert dat de toevoeging van eiwitten en/of cafeïne de glycogeen opslag mogelijk verder kan versnellen²¹.

Tot slot

Naast regelmatige training is voeding een van de belangrijkste factoren waarmee we invloed kunnen uitoefenen op het brandstofgebruik van onze spieren tijdens inspanning en daarmee ook op ons prestatievermogen. Een gebalanceerde voeding, aangepast aan de specifieke eisen die training en competitie vragen van de individuele sporter, kan het prestatievermogen dan ook zeker verbeteren. Een goede keuze van de voeding (met inbegrip van gebruik van (sport)dranken tijdens duurinspanning) garandeert geen topprestaties maar niettemin zal zonder een goede voeding een optimaal functioneren van onze menselijke motor onmogelijk blijken.

Referenties

1. Bergstrom J, Hermansen L, Hultman E, and Saltin B. Diet, muscle glycogen and physical performance. *Acta Physiol Scand* 1967;71: 140-50.
2. Bergstrom J, and Hultman E. A study of the glycogen metabolism during exercise in man. *Scand J Clin Lab Invest* 1967;19: 218-28.
3. Costill D L. Carbohydrate nutrition before, during, and after exercise. *Fed Proc* 1985;44: 364-8.
4. Coyle E F, Coggan A R, Hemmert M K, and Ivy J L. Muscle glycogen utilization during prolonged strenuous exercise when fed carbohydrate. *J Appl Physiol* 1986;61: 165-72.
5. Coyle E F, Hagberg J M, Hurley B F, Martin W H, Ehsani A A, and Holloszy J O. Carbohydrate feeding during prolonged strenuous exercise can delay fatigue. *J Appl Physiol* 1983;55: 230-5.
6. Hawley J A, Dennis S C, and Noakes T D. Oxidation of carbohydrate ingested during prolonged endurance exercise. *Sports Med* 1992;14: 27-42.
7. Henriksson J. Training induced adaptation of skeletal muscle and metabolism during submaximal exercise. *J Physiol* 1977;270: 661-75.
8. Holloszy J O, and Coyle E F. Adaptations of skeletal muscle to endurance exercise and their metabolic consequences. *J Appl Physiol* 1984;56: 831-8.
9. Ivy J L. Muscle glycogen synthesis before and after exercise. *Sports Med* 1991;11: 6-19.
10. Jentjens RJ, Shaw C, Birtles T, Waring RH, Harding LK, and Jeukendrup AE. Oxidation of combined ingestion of glucose and sucrose during exercise. *Metabolism* 2005;54: 610-8.
11. Massicotte D, Peronnet F, Allah C, Hillaire Marcel C, Ledoux M, and Brisson G. Metabolic response to [¹³C]glucose and [¹³C]fructose ingestion during exercise. *J Appl Physiol* 1986;61: 1180-4.
12. Massicotte D, Peronnet F, Brisson G, Bakkouch K, and Hillaire Marcel C. Oxidation of a glucose polymer during exercise: comparison with glucose and fructose. *J Appl Physiol* 1989;66: 179-83.
13. Saltin B, Nazar K, Costill D L, Stein E, Jansson E, Essen B, and Gollnick D. The nature of the training response; peripheral and central adaptations of one-legged exercise. *Acta Physiol Scand* 1976;96: 289-305.
14. Saris W H, Goodpaster B H, Jeukendrup A E, Brouns F, Halliday D, and Wagenmakers A J. Exogenous carbohydrate oxidation from different carbo-hydrate sources during exercise. *J Appl Physiol* 1993;75: 2168-72.
15. Sherman W M, Costill D L, Fink W J, and Miller J M. Effect of exercise-diet manipulation on muscle glycogen and its subsequent utilization during performance. *Int J Sports Med* 1981;2: 114-8.
16. Stellingwerff T, Boon H, Gijsen AP, Stegen JHCH, Kuipers H, and van Loon LJC. Carbohydrate supplementation during prolonged cycling exercise spares muscle glycogen but does not affect intramyocellular lipid use. *Pflugers Arch - Eur J Physiol* 2007;454(4): 635-47
17. Van der Vusse G J, and Reneman R S. Lipid metabolism in muscle. In: *Handbook of Physiology, section 12: Exercise: Regulation and integration of multiple systems*, edited by Rowell L B and Sheperd J T. New York: American Physiological Society, Oxford Press, 1996, p. 952-994.
18. Van Loon L J, Jeukendrup A E, Saris W H, and Wagenmakers A J. Effect of training status on fuel selection during submaximal exercise with glucose ingestion. *J Appl Physiol* 1999;87: 1413-20.
19. Van Loon L J C. *The effects of exercise and nutrition on muscle fuel selection*. Maastricht: Universitaire Pers Maastricht, 2001.
20. Van Loon L J C, Greenhaff P L, Constantin-Teodosiu D, Saris W H M, and Wagenmakers A J M. The effects of increasing exercise intensity on muscle fuel utilisation in humans. *J Physiol* 2001;536.1: 295-304.

21. Van Loon L J C, Saris W H M, Kruijshoop M, and Wagenmakers A J M. Maximizing postexercise muscle glycogen synthesis: carbohydrate supplementation and the application of amino acid/protein hydrolyzate mixtures. *Am J Clin Nutr* 2000;72:
22. Wagenmakers A J, Brouns F, Saris W H, and Halliday D. Oxidation rates of orally ingested carbohydrates during prolonged exercise in men. *J Appl Physiol* 1993;75: 2774-80.