

Níveis de triglicerídeos intra e extracelulares em músculos humanos mediante ¹H-ERM – Um estudo de caso

Maria Gisele dos Santos¹, Iverson Iadewig¹, Raul Osiecki¹, André Gomes² e Jorge Andrés Calvar³

RESUMO

O objetivo deste estudo foi analisar o consumo de triglicerídeos intra (IT) e extracelulares (ET) nos músculos sóleo, tibial anterior e vasto medial após uma prova de quatro horas de ciclismo de estrada. Esta pesquisa caracterizou-se por ser um estudo de caso de um ciclista que participa de competições internacionais. Os estudos de ressonância magnética utilizaram os seguintes parâmetros espectrais impostos para o ajuste no domínio do tempo, como a distância das frequências entre os sinais de IT e ET. Os valores de amplitudes dos triglicerídeos intra e extracelulares foram divididos pela ressonância de água. Concluímos que o músculo vasto medial do ciclista apresentou maior consumo de triglicerídeos depois de quatro horas de ciclismo em estrada. Portanto, constatou-se que um trabalho com intensidade de 80% da frequência cardíaca máxima permitiu consumo de triglicerídeos intramusculares durante o exercício.

RESUMEN

Niveles de triglicéridos intra y extracelulares en músculos humanos mediante 1H-ERM – Estudio de caso

El objetivo de este estudio fue el de analizar el consumo de triglicéridos intra (IT) y extracelulares (ET) en los músculos sóleo, tibial anterior y vasto medial tras una prueba de cuatro horas de ciclismo de ruta. Esta investigación es un estudio de caso de un ciclista que participa de competiciones internacionales. Los estudios de resonancia magnética utilizaron los siguientes parámetros espectrales que se impusieron para el ajuste en el dominio del tiempo, como la distancia de las frecuencias entre las señales de IT e ET. Los valores de amplitudes de los triglicéridos intra y extracelulares fueron divididos por resonancia de agua. Concluimos que el músculo vasto medial del ciclista presentó mayor consumo de triglicéridos luego de cuatro horas de ciclismo en ruta. Por lo tanto, se verificó que un trabajo con intensidad del 80% de la frecuencia cardíaca máxima permitió el consumo de triglicéridos intramusculares durante el ejercicio.

INTRODUÇÃO

O constante progresso dos resultados da prática desportiva de alto nível se fundamenta na melhora e na otimização da motricidade do atleta baseada numa série de fatores ambientais, biomecânicos, psicológicos e fisiológicos. O interesse do estudo nos fatores fisiológicos contempla a estimativa direta ou indireta das

1. Departamento de Educação Física, UFPR.
2. Centro de Diagnóstico de Imagem Avançada, DAPI.
3. Serviço de Ressonância Magnética, FLENI (Argentina).

Recebido em 20/4/04. 2ª versão recebida em 16/6/04. Aceito em 3/7/04.

Endereço para correspondência: Maria Gisele dos Santos, Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Departamento de Educação Física – Rua Coração de Maria, 92 – BR 116, km 95, Jardim Botânico, 80215-370 – Curitiba, PR. Tel.: (41) 360-4325. Fax: (41) 360-4336. E-mail: mariagisele@yahoo.com

Palavras-chave: Ciclismo. Triglicerídeos intramusculares. Ressonância magnética.

Palabras-clave: Ciclismo. Triglicéridos intramusculares. Resonancia magnética.

reservas de energia, assim como sua disponibilidade, transporte e utilização durante o exercício.

Sabemos que a hidrólise da adenosinotri-fosfato (ATP) é necessária para que ocorra a contração do músculo e que os processos aeróbicos e anaeróbicos degradarão os substratos que permitirão manter o nível da ATP necessário para realizar as contrações repetidas. Durante muitos anos, a única forma de valorizar as modificações bioquímicas e fisiológicas induzidas pelo exercício consistia em analisar a cinética da adaptação cardiovascular e metabólica (frequência cardíaca, consumo de oxigênio, lactatemia, etc.); no entanto, recentemente surgiu uma nova metodologia, que é a ressonância magnética nuclear (RMN), que permite o estudo direto das modificações bioquímicas produzidas no músculo durante a contração.

A RMN funciona como verdadeira câmara local, que permite visualizar de maneira não invasiva as variações dos elementos que intervêm na ressíntese da ATP. Este caráter não invasivo da RMN permite realizar um número ilimitado de medições, o que favorece a obtenção dos dados de interesse fisiológico, incluindo situações próximas a grandes competições. Em consequência, a utilização dessa nova metodologia para valorizar as modificações fisiológicas intramusculares produzidas durante o exercício e na fase de recuperação abre novos horizontes para a compreensão do funcionamento dos mecanismos mais íntimos da função muscular.

Os métodos de ressonância magnética (RM) são utilizados cada vez mais para investigar a fisiologia do músculo humano. Embora a imagem de RM (RMI) revele a morfologia dos músculos com grande detalhe, como, por exemplo, para determinar o volume do músculo e a orientação de suas fibras, a espectroscopia de RM (ERM) proporciona informação acerca da composição química do tecido. Dependendo do núcleo observado, a ERM permite a observação de metabólitos fosforilados implicados na bioenergética muscular (³¹P-ERM), glicogênio (¹³C-ERM), ou lipídios intramio-celulares (¹H-ERM).

O metabolismo de triglicerídeos no tecido adiposo e sua regulação vêm sendo estudados em detalhe, há muitos anos; entretanto, o conhecimento da regulação do metabolismo de triglicerídeos (TG) no músculo é limitado.

No entanto, foi estimado que a contribuição dos TG musculares para produção total de energia durante o exercício (65% $\dot{V}O_2$ máx) fosse de 15-35%⁽¹⁻⁴⁾. Investigaram a contribuição energética de distintos substratos durante o exercício a três intensidades distintas⁽⁵⁾. A contribuição de TG intramuscular foi de 7%, 26% e 8% durante o exercício a 25%, 65% e 85% de $\dot{V}O_2$ máx, respectivamente. Isso sugere que existe um ponto ótimo na utilização de TG intramuscular entre 25% e 85% do $\dot{V}O_2$ máx. Os atletas altamente treinados parecem utilizar mais suas reservas de triglicerídeos intracelulares (IT). Com relação a isso, outro estudo demonstrou que o treinamento aumenta a contribuição do consumo de IT ao gasto energético total⁽⁶⁾.

Em geral pode-se concluir que os TG musculares são consumidos durante o exercício submáximo, sendo um substrato importante para o músculo em contração⁽⁷⁾. Foi descrito, também, recentemente, que os triglicerídeos intra e extramusculares (IT e ET) possam ser quantificados de maneira não invasiva e não destrutiva por espectroscopia de ressonância magnética de próton (¹H-ERM)^(4,8-13). Podem-se observar algumas vantagens na utilização do método não destrutivo da ressonância magnética (ERM) sobre a biópsia, pois apresenta maior volume de amostra acessível, utiliza a mesma zona investigada antes e depois do exercício, permite a discriminação entre IT e ET e, finalmente, possibilita maior acesso aos atletas de elite, que não aceitam facilmente a realização dos exames mediante biópsias.

Portanto, este estudo teve como objetivo analisar os níveis de triglicerídeos intra e extramusculares, nos músculos vasto medial, tibial anterior e sóleo, através da espectroscopia de ressonância magnética de próton, antes e depois de um treinamento de quatro horas de ciclismo em estrada.

METODOLOGIA

Estudo de caso

Esta pesquisa caracteriza-se como estudo de caso, com ciclista de nível internacional que foi previamente informado do tipo do experimento em que ia participar e formalizou por escrito seu consentimento a esse respeito. O protocolo e os formulários-tipo de consentimento foram previamente aprovados pela Comissão de Ética da Universidade Federal do Paraná.

Procedimentos de ressonância magnética (RM) para ¹H-ERM

O atleta apresentou-se à unidade de ressonância magnética do Centro de Imagem e Diagnóstico (DAPI) duas horas depois de sua última refeição. Os estudos de ressonância magnética foram realizados em um ímã supercondutor, que gera um campo magnético de 1,5 Tesla mediante a utilização de uma bobina de Joelho (figura 1).



Fig. 1 – Bobina de Joelho para espectroscopia de próton

Durante o protocolo experimental o atleta permaneceu deitado na posição supina com a perna direita alinhada com o eixo longitudinal do ímã, e imobilizada. A perna esquerda foi sustentada por fora da bobina com almofadas. Foi realizada uma marca na pele e mediu-se com uma fita a distância da marca até a patela, para saber a distância correta na porção média dos seguintes músculos: vasto medial (VM), tibial anterior (TA) e sóleo (S), para ter como referência a mesma região, para a realização do protocolo experimental antes e depois do treinamento de quatro horas de ciclismo em estrada; essa marca foi situada ao isocentro do ímã. Depois de ser posicionado, foi recordado ao atleta que não podia mover-se enquanto era realizado o protocolo de ¹H-ERM (figura 2).

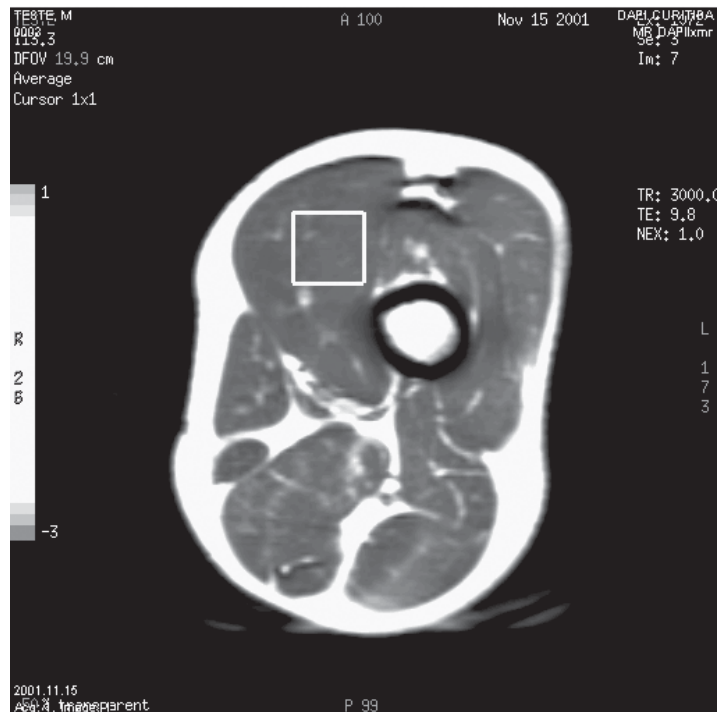


Fig. 2 – Imagens de localização do voxel do músculo vasto medial para obter os espectros

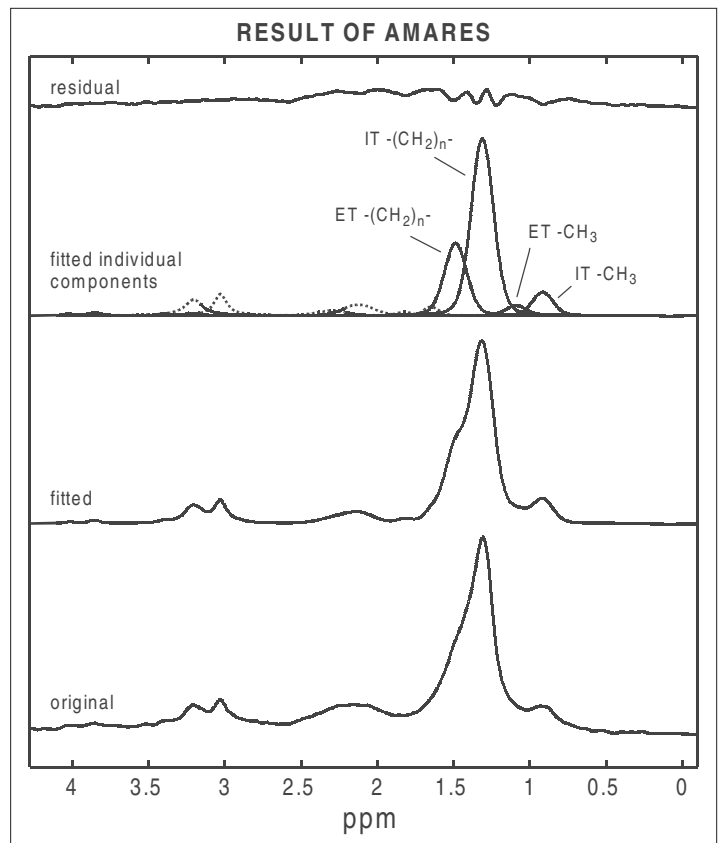


Fig. 3 – Espectro típico de ¹H-ERM do músculo vasto medial do ciclista mediante o programa MRUI

Os espectros foram processados utilizando o *software Magnetic Resonance User Interface (MRUI)*, que é um programa matemático que possibilita a aplicação de algoritmos dos sinais no domínio do tempo, para a extração de parâmetros dos espectros que podem traduzir informações bioquímicas.

Os parâmetros espectrais impostos para o ajuste no domínio do tempo foram: a distância da frequência entre os sinais de IT e ET,

provenientes de prótons $(-CH_2)_n$ ou $-CH_3$, a qual foi assumida como causa dos efeitos de susceptibilidade magnética⁽⁸⁻¹¹⁾ e foi considerada equivalente para as duas ressonâncias ($\delta_{ET,CH_2} - \delta_{IT,CH_2} = \delta_{ET,CH_3} - \delta_{IT,CH_3}$). No entanto, o intervalo dos deslocamentos químicos para os grupos $-CH_3$, $(-CH_2)_n$ de triglicerídeos extracelulares (ET), $-C-CH_2-$, e $HOOC-CH_2-$, de triglicerídeos intracelulares foram restringidas aos intervalos entre 1,0-1,2, 1,4 -1,7, 1,7-1,9 e 2,3-2,5ppm, respectivamente. Os fatores amortiguadores (R) e as amplitudes (a) foram fixados como $R_{ET,CH_3} = 0.842 R_{ET,CH_2}$ e $R_{IT,CH_3} = 0.842 R_{IT,CH_2}$, e $a_{ET,CH_3} = 0,130 a_{ET,CH_2}$ e $a_{IT,CH_3} = 0,124 a_{IT,CH_2}$, respectivamente.

A correção de fase de ordem zero e um foi estimada por AMARES no programa do MRUI. No entanto, a fase relativa das ressonâncias entre si se manteve em zero. A ressonância da água foi quantificada por AMARES e a FID da água sem ser suprimida foi adquirida do mesmo voxel, utilizando uma sinusóide amortiguada exponencialmente (correspondente a um sinal da Lorentziana no domínio da frequência). Neste último caso, foram deixados sem restrição todos os parâmetros de ajuste. As áreas calculadas foram corrigidas pelos efeitos da saturação diferencial usando os tempos de relaxação longitudinal (T_1) e transversal (T_2) das ressonâncias de interesses em lipídios e água (figura 3).

RESULTADOS

Na tabela 1 estão os resultados dos triglicerídeos intra e extracelulares dos músculos vasto medial, tibial anterior e sóleo. Foi observado que houve consumo maior de triglicerídeos intracelulares depois do treinamento de ciclismo em estrada.

TABELA 1
Valores de triglicerídeos intra e extracelulares

	CH2 extra/água	CH2 intra/água	CH2 extra/intra/água
Tibial anterior			
antes	0,0879	0,0199	-
depois	0,0843	0,0200	-
Vasto medial			
antes	0,1574	0,1325	-
depois	0,1611	0,0837	-
Sóleo			
antes	-	-	0,8266
depois	-	-	0,8594

DISCUSSÃO

Nesta parte do estudo foram investigadas mediante medições não invasivas as possíveis alterações da concentração de triglicerídeo intracelular e extracelular no músculo vasto medial, tibial anterior e sóleo depois de um percurso de quatro horas de ciclismo de estrada num atleta altamente treinado. Os resultados demonstraram um consumo de IT de 63% no músculo vasto medial depois do percurso de quatro horas de ciclismo.

O metabolismo de IT foi estudado durante exercícios contínuos de várias intensidades e durações mediante biópsias. Os distintos resultados mostraram discrepâncias com respeito à utilização de IT durante o exercício. Assim, foi avaliada a contribuição de IT no metabolismo energético do músculo vasto lateral em humanos durante exercícios intermitentes^(14,15). Pesquisadores descreveram uma diminuição de IT, aproximadamente de 25% do valor de repouso, depois de 60 minutos de exercício de bicicleta intermitente, alternando 15s a 100% do $\dot{V}O_2$ máximo com 15s de recuperação⁽¹⁴⁾. Depois de 5min de exercício, esses autores observaram uma tendência à diminuição de IT. A esse respeito, também foi observada uma diminuição de 29% em IT depois de 30s de exercícios realizados até a fadiga intercalados com um minuto de recuperação⁽¹⁵⁾.

Mediante ¹H-ERM, foi estudada a utilização de IT e ET nos músculos sóleo, gastrocnêmio e tibial anterior em humanos, em dois

protocolos de exercícios contínuos de alta intensidade, intercalados com períodos de menor intensidade⁽¹⁰⁾. Nesse estudo não encontraram consumo de IT e ET durante os protocolos de exercícios realizados. No entanto, alguns investigadores descreveram degradação de IT de entre um 20 e um 50% do valor de repouso em exercícios realizados de 55 a 65% do $\dot{V}O_{2\text{máx}}$.^(1,2,6,16,17) A esse respeito, foi encontrada diminuição de 40% de IT, através de ¹H-ERM, num sujeito depois de três horas pedalando uma bicicleta de montanha^(4,9). No entanto, nosso estudo concorda com esses estudos citados anteriormente, porque apresentou consumo de 63% de IT no músculo vasto medial depois de quatro horas de ciclismo em estrada, a uma intensidade de 80% da frequência cardíaca máxima.

Contrariamente a esses resultados, outros investigadores não reportaram alterações nas concentrações de IT durante exercícios de bicicleta de 25 a 120 minutos a intensidades de 50 a 65% do $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ ou exercícios dinâmicos de extensão da perna a uma intensidade de 68% do $\dot{V}O_2$ ⁽¹⁸⁻²²⁾. No entanto, foi demonstrado que a maior utilização de IT ocorre à intensidade de 65% do $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ ⁽¹⁷⁾.

Uma razão adicional para as discrepâncias existentes na literatura com respeito à utilização dos IT durante o exercício é a existência de possíveis problemas metodológicos. Observou-se um coeficiente de variação de 35% nos valores de IT em biópsias de amostras preparadas combinando com o mesmo tipo de fibras (fibras I ou II)⁽²²⁾; no entanto, outro estudo observou um coeficiente de variação de 24% em biópsia de músculo esquelético⁽²¹⁾.

O principal problema da utilização da metodologia de análise de biópsias parece estar relacionado com a dificuldade de separar ET situado próximo às fibras musculares por métodos de dissecação. Por outro lado, utilizando ¹H-ERM, o coeficiente de variação descrito para a determinação de IT nos diferentes estudos foi de 6%⁽⁹⁾, 14%⁽¹⁰⁾ e 12%⁽¹¹⁾.

Vários estudos propuseram que um fator importante para detectar alterações de IT muscular é a duração do protocolo de exercício^(14,19,20,24,25). A esse respeito, foi observado, mediante biópsias, que durante exercícios prolongados de sete a oito horas ocorre uma diminuição de 53% a 63% de IT^(26,27). Essa degradação de IT ocorre quando o glicogênio muscular ou a glicose circulante diminui com a duração do protocolo de exercício progressivo^(28,29).

Outra causa importante da diminuição de IT é a intensidade do exercício realizado^(5,29,30). Estudos em modelo animal verificaram que existe uma redução de IT durante contrações intermitentes de 30s de contração a 5Hz, seguidos de 60s de repouso no músculo de rata^(29,30). No entanto, resultados em humanos verificaram que a lipólise periférica foi estimulada quando os sujeitos trabalhavam a 25% do $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ e o consumo de IT foi estimulado a intensidades entre 65% e 85% do $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ ⁽⁵⁾. Concretamente, a maior utilização de IT foi dada a 65% do $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ ^(5,17).

Durante exercícios intensos e curtos, parece claro que não se detecta consumo de IT e, portanto, o aporte energético é suprido principalmente da hidrólise de PCr e do glicogênio nos dois tipos de fibras musculares^(31,32).

Entretanto, não podemos desconsiderar uma possível contribuição dos ácidos graxos circulantes e aqueles que são liberados pela lipoproteína lipasa, dos capilares endoteliais, ao metabolismo energético muscular durante o protocolo de exercício^(25,33). Assim, os resultados obtidos mediante marcação de palmitato com ¹⁴C demonstraram um *turnover* ativo do *pool* de IT ao realizar um exercício a 45% do $\dot{V}O_{2\text{máx}}$, com degradação e ressíntese quantitativamente comparável, resultando num *pool* de IT aparentemente constante⁽³⁴⁾.

CONCLUSÃO

Foram estudados, de maneira não invasiva por ¹H-ERM, os triglicerídeos intra (IT) e extracelulares (ET) nos músculos vasto medial, tibial anterior e sóleo num ciclista.

Concluimos que o músculo vasto medial do ciclista apresentou maior consumo de triglicérides depois de quatro horas de ciclismo em estrada; esses resultados estão de acordo com uma análise biomecânica, em que se relata que o músculo vasto medial é um dos principais músculos responsáveis pelo movimento que está sendo realizado. Portanto, constatou-se que um trabalho com intensidade de 80% da frequência cardíaca máxima permitiu um consumo de triglicérideo durante o exercício.

Todos os autores declararam não haver qualquer potencial conflito de interesses referente a este artigo.

REFERÊNCIAS

- Hurley JF, Nemeth PM, Martin WH, Hagberg JM, Dalsky GP, Holloszy JO. Muscle triglyceride utilization during exercise: effect of training. *J Appl Physiol* 1986; 60:562-7.
- Jansson E, Kaijser L. Substrate utilization and enzymes in skeletal muscle of extremely endurance-trained men. *J Appl Physiol* 1987;62:999-1005.
- White LJ, Ferguson MA, McCoy SC, Kim H. Intramyocellular lipid changes in men and women during aerobic exercise: a ¹H-magnetic resonance spectroscopy study. *J Clin Endocrinol Metab* 2003;88:5638-43.
- Schrauwen-Hinderling VB, Schrauwen P, Hesselink MKC. The increase in intramyocellular lipid content is a very early response to training. *J Clin Endocrinol Metab* 2003;88:1610-6.
- Romijn JA, Coyle EF, Sidossis LS, Gastaldelli A, Horowitz JF, Endert E, et al. Regulation of endogenous fat and carbohydrate metabolism in relation to exercise intensity and duration. *Am J Physiol* 1993;265:E380-91.
- Johnson NA, Stannard SR, Mehalski K, Trenell MI. Intramyocellular triacylglycerol in prolonged cycling with high and low carbohydrate availability. *J Appl Physiol* 2003;94:1365-72.
- Jensen MD. Fate of fatty acids at rest and during exercise: regulatory mechanisms. *Acta Physiol. Scand* 2003;178:385-90.
- Schick F, Eismann B, Jung WI, Bongers H, Bunse M, Lutz O. Comparison of localized proton NMR signals of skeletal muscle and fat tissue in vivo: two lipid compartments in muscle tissue. *Magn Reson Med* 1993;29:158-67.
- Boesch C, Slotboom H, Hoppeler H, Kreis R. Observation of mobilization and recovery of intra-myocellular lipids ¹H-MRS. *Magn Reson Med* 1997;37:484-93.
- Rico-Sanz J, Hajnal JJV, Thomas EL, Mierisova S, Ala-korpela M, Bell JD. Intracellular and extracellular skeletal muscle triglyceride metabolism during alternating intensity exercise in humans. *J Physiol* 1998;510:615-22.
- Szczepaniak LS, Babcock EE, Schick F, Dobbins RL, Garg A, Burns DK, et al. Measurement of intracellular triglyceride stores by ¹H spectroscopy: validation in vivo. *Am J Physiol* 1999;276:E977-89.
- Watt MJ, Heigenhauser GJ, Spriet LL. Intramuscular triacylglycerol utilization in human skeletal muscle during exercise: is there a controversy? *J Appl Physiol* 2002;93:1185-95.
- Lange KH. Fat metabolism in exercise with special reference to training and growth hormone administration. *Scand J Med Sci Sports* 2004;14:74-99.
- Essen B, Hagenfeldt L, Kaijser L. Utilization of blood-borne and intramuscular substrates during continuous and intermittent exercise in man. *J Physiol* 1977; 265:489-506.
- Essen-Gustavsson B, Tesch PA. Glycogen and triglyceride utilization in relation to muscle metabolic characteristics in men performing heavy-resistance exercise. *Eur J Appl Physiol* 1990;61:5-10.
- Cleroux JP, Van Nguyen P, Taylor AW, Leenen FHH. Effects of B₁ vs B₁+B₂ blockade on exercise endurance and muscle metabolism in humans. *J Appl Physiol* 1989;66:548-54.
- Guo Z, Mishra P, Macura S. Sampling the intramyocellular triglycerides from skeletal muscle. *J Lipid Res* 2001;42:1041-8.
- Standl E, Lotz N, Dixel T, Janka HU, Kolb HJ. Muscle triglycerides in diabetic subjects. *Diabetologia* 1980;18:463-9.
- Jansson EY, Kaijser L. Effect of diet on the utilization of blood-borne and intramuscular substrates during exercise in man. *Acta Physiol Scand* 1982;115:19-30.
- Kiess B, Essen-Gustavson B, Christensen NJ, Saltin B. Skeletal muscle substrate utilization during submaximal exercise in man: effect of endurance training. *J Physiol* 1993;469:459-78.
- Wendling PS, Peters SJ, Heigenhauser GJF, Spriet L. Variability of triacylglycerol content in human muscle biopsy samples. *J Appl Physiol* 1996;81:1150-5.
- Starling RD, Trappe TA, Parcell AC, Kerr CG, Fink WJ, Costill DL. Effects of diet on muscle triglyceride and endurance performance. *J Appl Physiol* 1997;82:1185-9.
- Essen B, Jansson E, Henriksson J, Taylor A, Saltin B. Metabolic characteristics of fibre types in human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 1975;95:153-65.
- Havel RJ, Carlson LA, Ekelund LG, Holmgren A. Turnover rate and oxidation of different free fatty acids in man during exercise. *J Appl Physiol* 1964;23:90-9.
- Havel RJ, Pernow B, Jones NL. Uptake and release of free fatty acids and other metabolites in the legs of exercising men. *J Appl Physiol* 1967;23:90-9.
- Froberg SO, Mossfeldt F. Effect of prolonged strenuous exercise on the concentration of triglycerides, phospholipids and glycogen in muscle of man. *Acta Physiol Scand* 1971;82:167-71.
- Lithell HJ, Orlander R, Schele R, Sjodin B, Karlsson J. Changes in lipoprotein-lipase activity and lipid stores in human skeletal muscle with prolonged heavy exercise. *Acta Physiol Scand* 1979;107:257-61.
- Stankiewicz-Choroszuca B, Gorski J. Effect of decreased availability of substrates on intramuscular triglyceride utilization during exercise. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 1978;40:27-35.
- Hopp JF, Palmer WK. Electrical stimulation on intracellular triacylglycerol skeletal muscle. *J Appl Physiol* 1990;68:2473-81.
- Hopp JF, Palmer WK. Effect of electrical stimulation on intracellular triacylglycerol in isolated skeletal muscle. *J Appl Physiol* 1990;68:348-54.
- Gollnick PD, Piehl K, Santil B. Selective glycogen depletion pattern in human muscle fibers after exercise of varying intensity and at varying pedaling rates. *J Physiol* 1974;241:45-57.
- Guo Z. Triglyceride content in skeletal: variability and the source. *Anal Biochem* 2001;296:1-8.
- Mackie BG, Dudley GA, Kaciuba-Uscilko H, Terjung L. Uptake of chylomicron triglycerides by contracting skeletal muscle in rats. *J Appl Physiol* 1980;49:851-5.
- Guo Z, Burguera B, Jensen MD. Kinetics of intramuscular triglyceride fatty acids in exercising humans. *J Appl Physiol* 2000;89:2057-64.