



Tim Podlogar,
Tim Kambič

Sinteza glikogena v času po vadbi

Izvleček

Eden glavnih omejitvenih dejavnikov pri dolgotrajni vadbi je pomanjkanje ogljikovih hidratov, kar je posledica omejenih zalog ogljikovih hidratov v telesu. Ti so shranjeni v obliki glikogena v mišicah ter jetrih. Glede na to, da je za popolno obnovo glikogenskih zalog potrebno približno 24 ur, so v zadnjih desetletjih raziskovalci poskušali ugotoviti, kako zaloge čim prej zapolniti, saj navadno športniki trenirajo in/ali tekmujejo s krajšim časom regeneracije. Pričujoči članek ponuja pregled literature s tega področja in na koncu predstavi smernice za športnike o tem, kdaj, kako pogosto, v kakšnih količinah in obliki uživati ogljikove hidrate, da se zaloge glikogena kar najhitreje in v čim večji meri zapolnijo, s čimer se športniku omogoči izboljšano regeneracijo in povečano zmogljivost v naslednji vadbeni/tekmovalni enoti.

Ključne besede: sinteza glikogena, glukoza, fruktoza, vzdržljivostna vadba, telesna zmogljivost.



<http://www.cyclingweekly.com/fitness/nutrition/pro-team-nutrition-35194>

Post-exercise glycogen synthesis

Abstract

One of the major limiting factors during prolonged endurance exercise is limited carbohydrate availability as a consequence of finite carbohydrate stores in the body. Carbohydrates are stored in the form of glycogen in muscles and in the liver. Given that full glycogen repletion takes ~24-h, have investigators over the past few decades explored ways how to augment glycogen re-synthesis, as numerous athletes train or compete multiple times a day and thus have a limited time available for recovery. The present article offers literature review from this area of research and provides practical guidelines for athletes on when, how often, how much and in which form is the intake of carbohydrates optimal in the recovery period. By following these guidelines athletes should recover faster and consequently perform better in subsequent exercise bouts.

Keywords: glycogen synthesis, glucose, fructose, endurance exercise, exercise performance.

■ Uvod

V sodobnem času smo priča rasti povprečne življenjske dobe na 80 let, ki je še vedno v veliki meri odvisna od številnih notranjih in zunanjih dejavnikov (npr. genetika in življenjski slog), zato mnogi pravijo, da ima vsakršno človekovo dejanje omejen rok trajanja. V nadaljevanju se bomo podrobno osredotočili na vsem dobro znano časovno pogojeno športno vadbo. Vsem športnim strokovnjakom je dobro znano, da kljub raznolikosti športnih dejavnosti in različnih intenzivnosti vadba ne more potekati neskončno dolgo, saj prej kot slej nastopi utrujenost.

Definiranje utrujenosti ni tako samoumevno, kot se človeku to zazdi na prvi pogled. Pomen besede »utrujenost« se v različnih kontekstih različno interpretira. Dober primer utrujenosti najdemo v športu, kjer se na eni strani izraža kot kolaps maratona po prečkanju ciljne črte, na drugi strani pa v nezmožnosti premagovanja napora pri določeni intenzivnosti laboratorijskih meritev. Vsakodnevno po razburljivem dnevu na službenem mestu ljudje velikokrat izrazijo svojo utrujenost. Med drugim je utrujenost možno povezovati z nastopom kronične bolezni, ki je simptomatično opisana kot padec energije z občutkom nemoči. Preko nazornih primerov lahko trdimo, da je poleg zapletene definicije utrujenosti še težje določiti vzroke samega pojava, v nekaterih primerih so ti bistveno kompleksnejši z vidika diagnostike.

V literaturi je moč zaslediti različne definicije pojma utrujenosti, med vsemi se bomo v tem prispevku osredotočali na definicijo utrujenosti med in po športni aktivnosti. Za ta namen smo povzeli definicijo s strani Enoke in Stuarta (1992), ki v splošnem kontekstu utrujenost definirata kot »*stanje akutnega zmanjšanja zmogljivosti, ki je povezano s povečanim subjektivnim zaznavanjem napora za proizvodnjo določene mišične sile in posledičnim padcem mišične sile pri enakem naporu*«.

V začetku 20. stoletja je s pionirskim delom na področju mišične utrujenosti začel Nobelov nagrajenec Archibald Vivian Hill (1925), ki je v svojem delu preučeval svetovne rekorde v različnih športnih disciplinah. Preko rezultatov svojih študij je prišel do zaključka, da je utrujenost moč pojasniti preko različnih dejavnikov, med njimi je še posebej izpostavil pomen trajanja športne aktivnosti. Na podlagi tega je pojavnost utrujenosti razdelil na dve vrsti glede na

športno disciplino: utrujenost po kratkotrajnem naporu (npr. 1 minuta) in utrujenost po dolgotrajnem naporu (npr. nekaj ur). Prva je po njegovem mnenju pogojena s spremembami v celični homeostazi, medtem ko je druga povezana z razpoložljivostjo mišičnih energentov pri kratkotrajnem naporu (Hill, 1925). Kljub desetletjem intenzivnega raziskovanja vzrokov utrujenosti so si mnjenja številnih raziskovalcev, kaj povzroča utrujenost in kaj je omejitven dejavnik športnikove zmogljivosti, še vedno deljena (Gladden, 2016; Joyner, 2016; St Clair Gibson, Swart in Tucker, 2018), vendar razlaga posameznih teorij utrujenosti presega okvire našega prispevka.

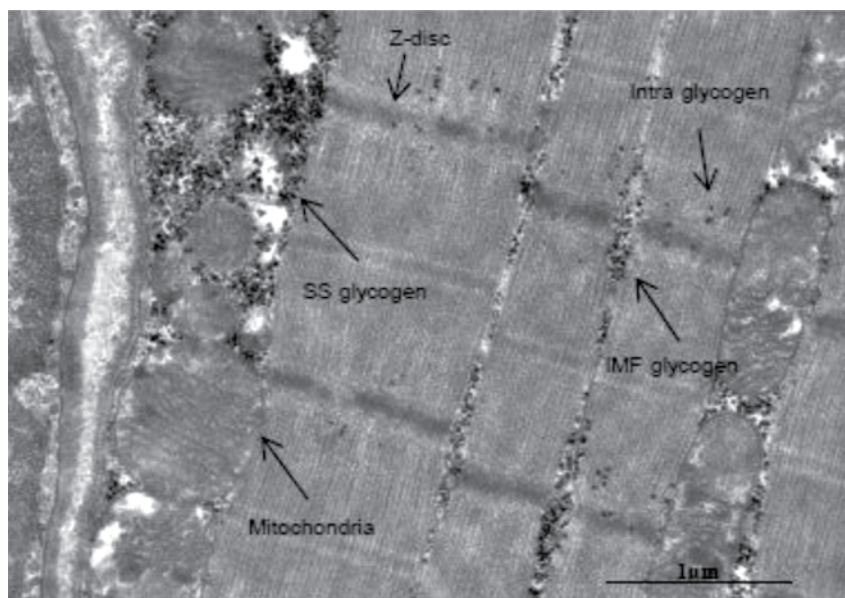
Namen prispevka je predstaviti vpliv zmanjšanih zalog ogljikovih hidratov (OH) kot omejitvenega dejavnika pri pojavu utrujenosti med vzdržljivostnimi športi, kot sta npr. kolesarjenje in tek, ter v nadaljevanju predstaviti prehranske strategije, ki omogočajo najhitrejšo regeneracijo po naporu.

■ Zaloge energije

Med dolgotrajnim naporom človek energijo primarno pridobiva z oksidacijo OH in maščob, v redkih primerih pa se porabljajo tudi aminokisline, a v zelo majhnem obsegu. Že v teoriji omejitveni dejavnik med vadbo predstavljajo relativno majhne zaloge OH v telesu (< 3000 kcal; 13 MJ), v primerjavi s skoraj neomejenimi zalogami

telesne maščobe (zaloga maščob povprečnega 75 kg moškega znaša > 100,000 kcal oz. > 400 MJ) (Gonzalez, Fuchs, Betts in van Loon, 2016). Ogljikovi hidrati so v telesu povprečnega 75 kg moškega v večini shranjeni v obliki glikogena, od tega je ~100–120 g shranjenega v jetrih in ~400 g (~300–700 g, odvisno od značilnosti mišic) v skeletnih mišicah. Zelo majhna količina glukoze (~4 g) je vedno v prosti obliki prisotna v krvnem obtoku (Wasserman, 2009; Burke, van Loon in Hawley, 2017). Ogljikovi hidrati predstavljajo najpomembnejši vir energije med naporom, še posebej med visoko intenzivnim, kjer večino energije pridobimo z metabolizmom OH (van Loon, Greenhaff, Constantin-Teodosiu, Saris in Wagenmakers, 2001).

Glikogen je močno razvejan polisaharid glukoze in njegove zaloge služijo kot rezervoar energije. Po potrebi se od glikogena odcepijo molekule glukoze (glukoza-1-fosfat) v procesu glikogenolize. Ta je v največji meri uravnavana z encimom glikogenska fosforilaza. Novonastala glukoza v obliki glukoze-1-fosfata se po pretvorbi v glukozo-6-fosfat potem v procesu glikolize lahko porabi za proizvodnjo molekul ATP v skeletnih mišicah v procesu glikolize (Jensen in Richter, 2012). Jetrni glikogen je ključen pri uravnavanju glukoze in preprečevanju hipoglikemije, saj je edini endogeni vir zaloge glukoze, s katerim uravnavamo njeno raven v krvi (Burke, van Loon in Hawley, 2017). Podatki nedavnih študij kažejo sekundar-



Slika 1.
Prikaz razporedenosti glikogena v mišici. SS glycogen – subsarkolemski glikogen, intra glycogen – intramiofibrilarni glikogen, IMF glycogen – intermiofibrilarni glikogen (Gejl idr., 2017).

no funkcijo glikogena kot energetskega senzorja in mediatorja v procesu osmoze v mišični celici ter kot regulatorja znotrajceličnih signalnih poti, ki naj bi bile ključne pri adaptacijah po treningu (Philp, Hargreaves in Baar, 2012).

Porazdelitev glikogena v skeletni mišici je heterogena in razpršena v več predelkov. Obstajajo tri medcelična mesta glikogena: *intermiofibrilarni glikogen* (glikogenski delci so locirani med miofibrilami v bližini I-linije, mitohondrijev in sarkoplazemskega retikuluma), *intramiofibrilarni glikogen* (delci glikogeni so locirani med kontraktilnimi filamentami) in *subsarkolemski glikogen* (delci glikogena so locirani direktno pod vrhno membrano) (Slika 1). Največji rezervoar glikogena leži v intermiofibrilarnem prostoru (Marchand idr., 2002).

Bergström je s sodelavci (1967) v svoji študiji preiskoval vplive različnih deležev ogljikovih hidratov v prehrani na vsebnost mišičnega glikogena ter telesno zmogljivost in na nek način preučil Hillovo domnevo, ki pravi, da se dostopnost glikogena kaže kot omejitveni dejavnik med zmerno intenzivnim naporom. Vsebnost mišičnega glikogena so pionirsko preučevali s pomočjo mišične biopsije. Študija je preučevala učinke treh različnih diet na čas do utrujenosti pri intenzivnosti $\sim 75\% \text{ VO}_2 \text{ max}$ ter količino mišičnega glikogena. Prvi dietni režim je bila običajna mešana dieta, sestavljena iz vseh treh makrohranil, sledili sta trodnevni dieti, sestavljeni iz beljakovin in maščob ter iz ogljikovih hidratov ter beljakovin. To jim je omogočilo, da so dobili različno popolnjenost mišičnega glikogena. Po koncu vsake diete so preverili čas do utrujenosti ter količino mišičnega glikogena. Rezultati so pokazali visoko korelacijo med vsebnostjo mišičnega glikogena in telesno zmogljivostjo. Čas do utrujenosti je bil daljši ob večji vsebnosti mišičnega glikogena. Zaključili so, da uživanje večjih količin OH vodi do večje vsebnosti mišičnega glikogena in boljše telesne zmogljivosti (Bergström, Hermansen, Hultman in Saltin, 1967).

Na podlagi preteklih dokazov o pomembnosti OH kot glavnega goriva za vadbo se športnikom že desetletja svetuje uživanje visoko OH diet, ne samo med tekmovanjem, temveč tudi v času trenažnega procesa (Thomas, Erdman in Burke, 2016). Na dnevni ravni se glikogenske zaloge popolnijo pri vnosu približno 10–12 g/kg telesne mase OH, višji vnos od tega pa ne pomeni tudi večjih zalog (Burke, Kiens in Ivy, 2004).

■ Nadomeščanje glikogena po vadbi

Sinteza mišičnega glikogena je v glavni meri povzročena z izrabo mišičnega glikogena, zato večja poraba energenta pomeni tudi večjo sintezo (Zachwieja, Costill, Pascoe, Robergs in Fink, 1991). Sinteza mišičnega glikogena je možna tudi brez vnosa OH. To dejstvo je bilo dokazano v študiji, kjer so pri preiskovancih z izčrpanimi glikogenskimi zalogami in po 12 urnem postu zabeležili naraščanje vsebnosti mišičnega glikogena s hitrostjo 1–2 mmol/L mokre mišične mase na uro, najbrž kot posledico glukoneogeneze (Maehlum in Hermansen, 1978). Hitrost sinteze mišičnega glikogena je sicer bistveno višja pri zadostnem vnosu OH, kjer se lahko doseže hitrost polnitve tudi do 5–10 mmol/L mokre mišične mase na uro (Burke, idr., 2017). Navadno se zaloge mišičnega glikogena v celoti napolnijo v času med 20 in 24 urami (Coyle, 1991).

Večini športnikov je skupno vadba in tekmovalje večkrat dnevno, zato imajo omejen čas za regeneracijo med posameznimi vadbenimi enotami. S stališča učinkovitosti treninga in nastopov na tekmovanjih najvišjega ranga je pomembna takojšna obnova zalog mišičnega glikogena v največji možni količini.

■ Glikemični indeks (GI) in kompleksnost ogljikovih hidratov

Vnos različnih vrst OH izzove raznolike odzive glukoze in inzulina v krvi. V preteklosti je veljalo dejstvo, da je vnos kompleksnejših OH povezan s počasnejšo absorpcijo v primerjavi z vnosom enostavnejših OH in posledično počasnejšo pojavnostjo glukoze v krvi. Prva študija na tem področju je preučevala razlike po tekaški vadbi v vsebnosti glikogena 24 in 48 ur po uživanju enostavnih ali kompleksnih OH. Med obema vnosoma OH po 24 urah ni prihajalo do razlik v vsebnosti mišičnega glikogena, vendar so se zaloge 48 ur po zaužitju kompleksnejših OH povečale v večjem obsegu, kot po vnosu enostavnih OH (Costill idr., 1981). V drugi raziskavi so po predhodnem izčrpanju glikogenskih zalog s kolesarjenjem pri $75\% \text{ VO}_2 \text{ max}$ povečali vnos kalorij (za 40 % celodnevne kaloričnega vnosa) z enostavnimi ali kompleksnimi OH. Po treh dneh povečanega vnosa kalorij niso uspeli dokazati značilnih razlik med obema vrsta-

ma OH v času do utrujenosti kolesarjenja pri $75\% \text{ VO}_2 \text{ max}$, uspeli pa so dokazati, da višji vnos ogljikovih hidratov pomeni daljši čas do utrujenosti (Brewer, Williams in Patton, 1988).

Kasneje se je delitev na enostavne in kompleksne OH izkazala za pomanjkljivo, saj sama kompleksnost OH ni dovolj natančno merilo hitrosti sprememb v krvni glukozi (npr. enostavni OH fruktoza zelo počasi dvigne vrednosti glukoze v krvi). V letu 1981 je bil prvič predstavljen koncept glikemičnega indeksa (GI). GI razvršča hrano na lestvico od 0 do 100 na podlagi dviga glukoze v krvi v času dveh ur po zaužitju hrane, ki vsebuje 50 gramov ogljikovih hidratov (izračuna se površina pod krivuljo vrednosti glukoze v krvi) (Jenkins idr., 1981). Hrana z bogatim virom OH se navadno primerja z vrednostjo GI glukoze, ki znaša 100. Manjša kot je vrednost GI, počasnejša bo absorpcija in s tem pojavnost v krvnem obtoku.

Vpliv GI na sintezo mišičnega glikogena je bila podrobno preučevana tudi v športni prehrani. V eni izmed starejših študij so preiskovanci po vadbi z namenom izčrpanja glikogenskih zalog zaužili 10 g/kg telesne teže OH z visokim ali nizkim GI. Štiriindvajset ur po zaužitju OH so po odvzemu mišične biopsije ugotovili višjo vsebnost mišičnega glikogena pri tistih, ki so zaužili OH z visokim GI (Burke, Collier in Hargreaves, 1993). V novejši študiji so raziskovalci preučevali razlike med zajtrkom z visokim in nizkim GI v vsebnosti mišičnega glikogena pred in po 30 minutnem kolesarjenju pri $71\% \text{ VO}_2 \text{ max}$. Zajtrk z visokim GI je vplival na višjo vsebnost mišičnega glikogena pred kolesarjenjem, večjo porabo glikogena med kolesarjenjem in malce višjo vsebnostjo tudi 30 minut po kolesarjenju v primerjavi z zajtrkom z nizkim GI (Wee, Williams, Tsintzas in Boobis, 2005).

Na podlagi rezultatov študij bi lahko zaključili, da imajo viri OH, ki hitreje dvignejo vrednosti glukoze v krvi, nekolikšno prednost pred počasnejšimi viri z ozirom na sintezo mišičnega glikogena. V nadaljevanju bomo spoznali tudi druge vire OH (fruktoza), ki prav tako omogočajo učinkovito polnjenje glikogenskih zalog.

■ Število obrokov

Količina in razporeditev obrokov nista omejitvena dejavnika pri obnovi zalog mišičnega glikogena, v primeru, ko se vsebnost meri 24 ur po izčrpanju zalog. Do teh

zaključkov sta prišli dve študiji. V prvi so tekači po vadbi z namenom izčrpanja glikogenskih zalog energijo nadomeščali z dvema velikima ali večimi malimi obroki. Dan po izčrpanju zalog niso zabeležili razlik med različnimi načini hranjenja v vsebnosti glikogena (Costill idr., 1981). V drugi študiji so skupini preiskovancem takoj od konca napora pa vse do 20 ur po naporu dodajali OH na 4 ure, medtem ko so drugi skupini naročili naj v vmesnem času »stalno nekaj žvečik«. Zatem so obema skupinama izmerili vsebnost glikogena. Rezultati popolnoma sovpadajo z rezultati predhodne študije, saj tudi tukaj ni več obrokov v večji meri zapolnilo glikogenskih zalog (Burke idr., 1996). Na podlagi rezultatov obeh študij lahko zaključimo, da število obrokov ne igra ključne vloge pri obnovi zalog glikogena, v kolikor imamo na voljo vsaj 24 ur za prehransko regeneracijo. Podobno zgodbo bi bilo zanimivo preveriti v krajšem obdobju po vadbi, kjer bi večje število obrokov lahko uspelo pospešiti obnovo zalog mišičnega glikogena. S praktičnega stališča priporočamo športnikom zadostno vnašanje OH v času regeneracije po naporu s poljubnim številom obrokov. Pri športnikih, ki pogosto trpijo za gastrointestinalnimi težavami, svetujemo uživanje več manjših obrokov. Na ta način je v prebavilih manj neprebavljene hrane, kar se lahko odrazi v manjši pojavnosti gastrointestinalnih težav.

■ Oblike ogljikovih hidratov

Vpliv različnih oblik OH na polnitev zalog mišičnega glikogena je bil v preteklosti dobro raziskan. Čeprav se vsebnost inzulina izrazitejše poveča po uživanju tekočih oblik OH, to ne vpliva na sintezo in shranjevanje glikogena (Keizer, Kuipers, van Kranenburg in Geurten, 1987). V drugi študiji so primerjali intravenozni vnos OH z uživanjem trdih ali tekočih oblik OH. Tudi tu niso zabeležili razlik v vsebnosti mišičnega glikogena kljub višjem odzivu inzulina po infuziji glukoze (Reed, Brozinick, Lee in Ivy, 1989). Rezultati obeh študij so podobni in kažejo, da višje vrednosti inzulina ne odražajo sprememb v vsebnosti mišičnega glikogena.

■ Količina ogljikovih hidratov po naporu

Vnos zadostne količine OH po naporu je ena najpomembnejših determinant obno-

ve glikogenskih zalog v mišici. Številne študije so preverjale vplive različnih odmerkov OH v času regeneracije. Dokazano je bilo, da vnos 1,0–1,2 g/kg telesne mase OH na uro po naporu omogoča najhitrejšo sintezo mišičnega glikogena, medtem ko so se nižje doze izkazale za manj učinkovite, višje pa niso prinašale dodatnega učinka (Blom, Høstmark, Vaage, Kardel in Maehlum, 1987; Ivy, Lee, Brozinick in Reed, 1988; Howarth, Moreau, Phillips in Gibala, 2009).

■ Sočasno uživanje beljakovin in ogljikovih hidratov

Aminokisline imajo sposobnost dviga inzulina v krvi in bi tako potencialno lahko pozitivno vplivale na sintezo glikogena po vadbi. Rezultati raziskav kažejo, da dodatek beljakovin pozitivno vpliva na sintezo glikogena, a to le v primeru, ko je količina OH suboptimalna (< 1,2 g/kg telesne mase OH na uro) (Burke idr., 1995; Jentjens, van Loon, Mann, Wagenmakers in Jeukendrup, 2001; van Hall, Shirreffs in Calbet, 2000; van Loon, Saris, Kruijschoop in Wagenmakers, 2000).

Dodatek beljakovin v času po vadbi igra še druge pomembne vloge – omogoča povišanje sinteze mišičnih beljakovin (Jentjens idr., 2001) in stimulira signalne poti v celicah (Cogan idr., 2017). To bi na dolgi rok lahko privedlo k izboljšanju telesne sestave ter večjim trenažnim prilagoditvam. Športnikom se tako svetuje kombiniran vnos beljakovin in OH v skupnem odmerku 1,2 g/kg telesne teže na uro (Alghannam, Gonzalez in Betts, 2018) oziroma skladno s priporočili o vnosu beljakovin (Podlogar, Kolar in Goršek, 2017).

■ Časovno načrtovanje uživanja ogljikovih hidratov

Po naporni vadbi, kjer se znatno izčrpajo zaloge glikogena, ločimo dve fazi praznjenja glikogenskih zalog, hitro in počasno fazo. Prvo fazo sproži manjša vsebnost mišičnega glikogena. Povečana sinteza mišičnega glikogena v tej fazi je povzročena s povečanim privzemom glukoze v celice kot posledica translokacije glukoznih transporterjev tipa 4 (GLUT-4) na plazemsko membrano in povečane aktivnosti glikogenske sintaze. Druga faza pa je posledica povišane senzitivnosti na inzulin, ki je po-

gojena s strani dejavnikov, kot so: 5' AMP aktivirana beljakovinska kinaza (AMPK), signalnimi molekulami inzulina, vsebnostjo mišičnega glikogena in ostali serumskimi dejavniki (Jentjens in Jeukendrup, 2003).

Iz raziskav je razvidno, da je čas vnosa hranil pomemben le do določene mere. Študija, v kateri so merjenci zakasnili vnos OH za dve uri, je pokazala, da so se zaloge mišičnega glikogena v prvih nekaj urah po vadbi (med 2 in 4 urami) v manjši meri obnovile kot pri tistih, ki so zaužili OH takoj po vadbi (Ivy, Katz, Cutler, Sherman in Coyle, 1988). Ob ponovitvi prejšnje študije z odvzemom mišičnih biopsij 8 in 24 ur po vadbi pa raziskovalci niso zabeležili podobnih razlik v vsebnosti mišičnega glikogena (Parkin, Carey, Martin, Stojanovska in Febraio, 1997).

V celoti gledano zgornji rezultati ne izražajo pomembnosti takojšnjega vnosa OH po končani vadbi, saj se ta lahko zamakne za nekaj časa, v kolikor je do naslednje vadbene enote na voljo več kot 8 ur. Nasprotno pa je potrebno v primeru omejenega časa regeneracije med dvema vadbama takoj začeti z vnosom OH. S tem zagotovimo visoke koncentracije mišičnega glikogena pred drugo vadbeno enoto.

■ Kombiniran vnos glukoze in fruktoze

Vpliv kombiniranega vnosa glukoze in fruktoze je bil v zadnjih desetletjih deležen velike znanstvene pozornosti, saj je prenova obeh vrst sladkorjev zelo raznolika. Glukoza se v večini absorbira s pomočjo glukoznega prenašalca odvisnega od natrija (SLGT-1) (Daniel in Zietek, 2015), medtem ko fruktoza za svojo absorpcijo uporablja glukozni prenašalec tipa 5 (GLUT-5) (Jones, Butler in Brooks, 2011). Ločen prenos glukoze in fruktoze je koristen v primeru, ko se zaradi nasičenosti zaustavi prenos glukoze preko SLGT-1 in lahko na račun nemotenega prenosa fruktoze ohranjamo visoko raven OH v krvnem obtoku. To hipotezo je preverjala ena izmed študij in ugotovila povečano oksidacijo eksogenih OH med vadbo (Jentjens, Moseley, Waring, Harding in Jeukendrup, 2004). Hitrejši prenos OH na račun fruktoze naj bi hipotetično zmanjšal tudi gastrointestinalne zaplete, saj se na ta način v črevesju zadržuje manjša količina OH.

Glukoza po vstopu v krvni obtok preide v večino celic (npr. mišice in jetra), kjer se porabi za obnovo zalog glikogena ali pa se

direktno porabi v procesu glikolize. Nasprotno se mora večina fruktoze naprej prenesti s pomočjo glukoznega prenašalca tipa 2 (GLUT-2) v jetra (deluje neodvisno od insulina), kjer steče prvi del njenega metabolizma preko hepatičnega encima fruktokinaza (znano tudi pod imenom ketoheksokinaza) (Tappy in Le, 2010). Zgolj majhen del fruktoze po absorpciji vedno ostane v krvnem obtoku ($<0,5$ mmol/L) (Rosset idr., 2017). V normalnih fizioloških pogojih uspejo samo jetra presnavljati fruktozo, ostale celice tega niso zmožne zaradi primanjkovanja hepatičnega encima fruktokinaze (Tappy in Le, 2010). V mišični celici bi teoretično prisotnost encima heksokinaza omogočala presnovo fruktoze (Rikmenspoel in Caputo, 1966), vendar bi bil ta proces učinkovit le v primeru visokih vsebnosti fruktoze, ki pa jih dosežemo zgolj z intravenoznim vnosom (Ahlborg in Björkman, 1990). V jetrih se večina fruktoze presnovi v glukozo ali laktat, kasneje pa jetra oba izločijo v krvni obtok ali pa se fruktoza porabi za obnovo glikogenskih zalog (Sun in Empie, 2012).

V eni izmed prvih študij na področju preučevanja vnosa glukoze in fruktoze so raziskovalci preverjali učinkovanje infuzij glukoze in fruktoze na nastajanje mišičnega in jetrnega glikogena. Na zdravih preiskovancih so po nočnem postu zabeležili višje vsebnosti jetrnega glikogena po prejeti infuziji fruktoze v primerjavi z glukozo, vendar podobnih razlik niso zaznali tudi v vsebnosti mišičnega glikogena (Nilsoon in Hultman, 1974).

Kasneje so raziskovalci po vadbi na vsako uro odmerjali 90 g kombinacije glukoze in fruktoze (razmerje 2 : 1 v korist glukoze). V primerjavi z vnosom samo glukoze se tovrstna kombinacija sladkorjev ni uspela dokazati za učinkovitejšo pri obnovi mišičnega glikogena v času 4 ur po opravljeni vadbi (Wallis idr., 2008). Na žalost pa avtorji te študije niso izmerili tudi vrednosti jetrnega glikogena ter preučili morebitne razlike v telesni zmogljivosti.

Novejša študija Caseya in sodelavcev (2012) je preučevala vpliv enkratnega vnosa 1 g/kg telesne mase glukoze, saharoze ali placebo na aerobno zmogljivost (čas do utrujenosti) in vsebnost mišičnega in jetrnega glikogena. Z izjemo izraženega trenda v podaljšanju časa do utrujenosti po vnosu OH raziskava ni uspela ugotoviti nobenih razlik v vsebnosti mišičnega in jetrnega glikogena med vsemi tremi prehranskimi strategijami (Casey, idr., 2012). Pridobljeni rezultati so lahko posledica nezadostnega

odmerka OH. Na drugi strani je do zanimivih rezultatov prišel Décombaz s sodelavci (2011) v študiji, kjer je preverjal vpliv odmerjanja 70 g na uro kombinacije glukoze in fruktoze ali galaktoze v primerjavi z odmerjanjem same glukoze na hitrost obnov zaloga jetrnega glikogena. Po 6,5 urah odмора je kombiniran vnos OH poskrbel za hitrejšo obnovo zaloga jetrnega glikogena (Décombaz idr., 2011), dodatek fruktoze k vnosu glukoze pa na ta način kaže svojo učinkovitost pri obnovi zaloga jetrnega glikogena.

Na podlagi raziskovalnega načrta Wallisa in sodelavcev (2008) so nizozemski raziskovalci želeli z večjim odmerkom kombinacije glukoze in fruktoze preveriti vpliv na hitrost obnove vsebnosti mišičnega glikogena. Po vadbi so preiskovancem vsako uro odmerjali kombinacijo 1,2 g glukoze in 0,3 g fruktoze ali 1,5 g glukoze, 0,9 glukoze in 0,6 g saharoze na kg telesne mase (Trommelen idr., 2016). Podobno kot v predhodni študiji Wallisa in sodelavcev (2008) tudi nizozemski raziskovalci niso uspeli dokazati značilnejšega vpliva kombiniranega vnosa glukoze in fruktoze na vsebnost mišičnega glikogena po vadbi. Kljub vsemu se je kombiniran vnos OH izkazal kot učinkovit pri zmanjšanju gastrointestinalnih težav zaradi posledično hitrejšega prehajanja sladkorjev preko sistema različnih celičnih prenašalcev (Trommelen idr., 2016).

Nedavno je študija Fuchsa in sodelavcev (2016) preučevala učinkovitost kombiniranega vnosa glukoze in fruktoze na obnovo glikogenskih zalog v jetrih. Po predhodnem zmanjšanju glikogenskih zalog z vadbo so preiskovanci uživali 1,5 g/kg telesne mase glukoze ali saharoze vsako uro, nakar so jim raziskovalci izmerili spremembe v vsebnosti mišičnega in jetrnega glikogena. Rezultati študije sovpadajo z rezultati predhodnih študij, ki niso dokazale značilnih razlik v vsebnosti mišičnega glikogena v času obnove izčrpanih zalog. Med drugim je kombiniran vnos glukoze in saharoze vodil do obnove večjih zalog glikogena v jetrih (Fuchs, idr., 2016). Ni pa znano v kolikšni meri bi se te spremembe izražale v večji zmogljivosti, saj to ni bil predmet omenjene študije. Spremembe po vadbi so v poznejši študiji testirali Maunder, Podlogar in Wallis (2018) in uspeli potrditi vpliv kombiniranega vnosa 90 g glukoze in fruktoze v odmoru na izboljšanje časa teka do utrujenosti. Ali to pomeni tudi boljšo zmogljivost na vnaprej določeni razdalji (npr. dirka na čas), je zaenkrat še odprto vprašanje.

Raziskave so poleg kombinacije vnosa glukoze in fruktoze preverjale tudi posamičen vpliv glukoze in fruktoze, vendar nedavna študija ni zabeležila pozitivnega učinka na obnovo zaloga mišičnega glikogena (Rosset idr., 2017). Po izčrpanju zaloga mišičnega glikogena so preiskovanci ločeno 24 ur uživali odmerke fruktoze in glukoze. Kljub podobnemu izčrpanju zaloga mišičnega glikogena je vnos glukoze povzročil višjo vsebnost glukoze v krvi in vsebnost insulina. Raziskovalci so obenem ugotovili višjo porabo energije in celokupno oksidacijo OH po vnosu fruktoze, kar nakazuje na nižjo stopnjo zapolnjenosti jetrnega glikogena. Po oceni vsebnosti mišičnega glikogena so morali preiskovanci vsaj tri ure kolesariti pri 50 % predhodne izračunane maksimalne moči. Delež preiskovancev po vnosu fruktoze ni uspel dokončati triurnega kolesarjenja, ob koncu pa so bili ti udeleženci hipoglikemični (<4 mmol/L), kar najverjetneje kaže na izčrpanost zaloga jetrnega glikogena. V celoti gledano rezultati zgornje študije postavljajo pod vprašaj minule študije, ki so dokazale povečanje vsebnosti glikogena v jetrih po vnosu fruktoze (Nilsoon in Hultman, 1974). Za boljše razumevanje dosedanjih rezultatov pa še vedno potrebujemo sveže znanstvene dokaze.

Iz trenutno dostopnih raziskav lahko sklepamo, da ima kombinacija glukoze in fruktoze v času po vadbi pozitiven učinek, ki se odraža kot povečano shranjevanje jetrnega glikogena, zmanjšanje gastrointestinalnih težav in izboljšano vadbeno kapaciteto (Fuchs in sodelavci, 2016; Maunder, Podlogar in Wallis, 2018).

■ Vpliv vrste mišičnega krčenja na sintezo glikogena

Ekscentrična vadba v večjem obsegu poškoduje mišično tkivo kot koncentrična vadba (Proske in Morgan, 2001). Ekscentrična vadba s težkimi bremenimi negativno vpliva na sintezo mišičnega tkiva, saj podaljša čas obnove mišičnega glikogena v mišičnih vlaknih tipa 1 in 2 tudi za več kot 10 dni (O'Reilly idr., 1987). V kasnejši študiji so uspeli podpreti predhodne ugotovitve in so dokazali negativen učinek ekscentrične vadbe na hitrost sinteze glikogena (Costill idr., 1990). V študiji Widricka in sodelavcev (1992) so spremljali vsebnost glikogena 6 ur, 24 ur, 48 ur in 72 ur po vadbi, istočasno pa so v času odmora preiskovanci dnevno

Tabela 1

Praktična prehranska priporočila glede na čas odmora med dvema vadbenima enota

Čas odmora	Priporočila
Med dvema vadbenima enotama je manj kot 8 ur časa za regeneracijo.	• Športnik naj začne z vnosom OH ob prvi priložnosti. • Športnik naj uživa 1,0–1,2 g OH na kilogram telesne mase na uro. • OH naj bodo s srednjim oziroma visokim GI. • Tip ogljikovih hidratov naj bo skladen s športnikovimi željami in preferencami. Športnik naj nikakor ne eksperimentira novega načina prehranjevanja v času tekmovanj. • Športnik naj doda beljakovine v količini ~0,35 g na kg telesne mase kot del prvega obroka in vsake ~3–4 ure v nadaljevanju. Količina OH se v obroku, ki vsebuje beljakovine, od priporočene vrednosti zmanjša za količino beljakovin. • Priporočena je kombinacija OH, ki so sestavljeni iz glukočnih in fruktoznih molekul v kombinaciji ~2:1 v prid glukozi).
Med vadbenima enotama je več kot 8 ur časa za regeneracijo.	• Športnik naj stremi k temu, da je njegov dnevni vnos OH zadosten, kar pomeni: a) 5–7 g/kg telesne mase za primer srednje intenzivne vadbe, b) 6–10 g/kg telesne mase za primer visoko intenzivne vadbe in c) 8–12 g/kg telesne mase za primer ekstremno naporne in dolgotrajne vadbe. • Časovnica vnosa OH naj bo skladna s športnikovimi željami in praktičnimi možnostmi. • OH naj bodo sestavljeni iz raznovrstnih živil, z različnim GI ter različno sestavo (torej kombinacijo glukoze in fruktoze ali galaktoze). • Dnevni vnos beljakovin naj bo skladen s trenutno priporočenimi vrednostmi (Podlogar, Kolar in Goršek, 2017; Jäger in sodelavci, 2017).

uživali 7g/kg telesne teže OH. Iz njihovih rezultatov je razvidno zmanjševanje sinteze mišičnega glikogena šele 6–24 ur po vadbi, natančneje so značilne razlike v vsebnosti mišičnega glikogena zabeležili šele 24 ur po vadbi (Widrick, idr., 1992). Precej daljši čas do pojavnosti zmanjšanja obnove zaloga mišičnega glikogena (48 ur) po ekscentrični vadbi pa so ugotovili Doyle, Sherman in Strauss (1993).

Mehanizmi, ki vodijo do tovrstnih sprememb, še vedno niso v celoti pojasnjeni, vendar nekateri raziskovalci te spremembe pripisujejo zmanjšani vsebnosti prenašalca GLUT-4 (Asp, Dugaard in Richter, 1995), drugi temu nasprotujejo (Asp, Rohde in Richter, 1997), medtem pa tretji menijo, da je zmanjšana privzem glukoze povezan z zmanjšano občutljivostjo na inzulin (Asp, Dugaard, Kristiansen, Kiens in Richter, 1996).

■ Zaključek

Vsebnost mišičnega in jetrnega glikogena je visoko povezana s točko pojava utrujenosti, zato se kaže pomembnost takojšnje in čim bolj učinkovite obnove glikogenskih zalog pri vrhunskih športnikih. Za zagotavljanje optimalne obnove zaloga glikogena svetujemo vnos 1,2 g/kg telesne teže na uro OH z visokim GI. Za izboljšanje mišične prilagoditve po vadbi in preprečevanje

upada sinteze glikogena svetujemo, da se v obstoječi odmere OH dodajo tudi beljakovine. Pri tem naj skupen odmerik ne presega 1,2 g/kg telesne teže. V primeru krajšega odmora med dvema naporoma (manj kot 8 ur) svetujemo športnikom takojšnjo obnovo zaloga mišičnega glikogena (Tabela 1). S stališča vadbenih zmogljivosti in sinteze jetrnega ter mišičnega glikogena predstavlja kombiniran vnos glukoze in fruktoze najučinkovitejšo prehransko strategijo.

■ Zahvala

Tim Podlogar se zahvaljuje Javnemu štipendijskemu, razvojnemu, invalidskemu in preživninskemu skladu Republike Slovenije za financiranje njegovega doktorskega študija na Univerzi v Birminghamu. Tim Kambič se zahvaljuje Mestni občini Ljubljana za podporo pri študiju in raziskovanju.

■ Literatura

1. Ahlborg, G. in Björkman, O. (1990). Splanchnic and muscle fructose metabolism during and after exercise. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 69, 1244–51.
2. Alghannam, A., Gonzalez, J. in Betts, J. (2018). Restoration of Muscle Glycogen and Functional Capacity: Role of Post-Exercise Carbohydrate and Protein Co-Ingestion. *Nutrients*, 10, 253.

3. Asp, S., Dugaard, J. R., Kristiansen, S., Kiens, B. in Richter, E. a. (1996). Eccentric exercise decreases maximal insulin action in humans: muscle and systemic effects. *The Journal of physiology*, 494, Pt 3, 891–898.
4. Asp, S., Dugaard, J. R. in Richter, E. A. (1995). Eccentric exercise decreases glucose transporter GLUT4 protein in human skeletal muscle. *The Journal of physiology*, 482, Pt 3, 705–12.
5. Asp, S., Rohde, T. in Richter, E. a. (1997). Impaired muscle glycogen resynthesis after a marathon is not caused by decreased muscle GLUT-4 content. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 83, 1482–1485.
6. Bergström, J., Hermansen, L., Hultman, E. in Saltin, B. (1967). Diet, Muscle Glycogen and Physical Performance. *Acta Physiologica Scandinavica*, 71, 140–150.
7. Blom, P. C., Høstmark, A. T., Vaage, O., Kardel, K. R. in Maehlum, S. (1987). Effect of different post-exercise sugar diets on the rate of muscle glycogen synthesis. *Medicine and science in sports and exercise*.
8. Brewer, J., Williams, C. in Patton, A. (1988). The influence of high carbohydrate diets on endurance running performance. *European Journal of Applied Physiology & Occupational Physiology*, 57, 698–706.
9. Burke, L. M., Collier, G. R., Beasley, S. K., Davis, P. G., Fricker, P. A., Heeley, P., ... Hargreaves, M. (1995). Effect of coingestion of fat and protein with carbohydrate feedings on muscle glycogen storage. *J Appl Physiol*, 78, 2187–2192.

10. Burke, L. M., Collier, G. R., Davis, P. G., Fricker, P. A., Sanigorski, A. J. in Hargreaves, M. (1996). Muscle glycogen storage after prolonged exercise: effect of the frequency of carbohydrate feedings. *The American journal of clinical nutrition*, 64, 115–9.
11. Burke, L. M., Collier, G. R. in Hargreaves, M. (1993). Muscle glycogen storage after prolonged exercise: effect of the glycemic index of carbohydrate feedings. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 75, 1019–23.
12. Burke, L. M., Kiens, B. in Ivy, J. L. (2004). Carbohydrates and fat for training and recovery. *Journal of Sports Sciences*, 22, 15–30.
13. Burke, L. M., van Loon, L. J. C. in Hawley, J. A. (2017). Postexercise muscle glycogen resynthesis in humans. *Journal of Applied Physiology*, 122, 1055–1067.
14. Casey, A., Mann, R., Banister, K., Fox, J., Morris, P. G., Ian, a., ... Green, P. L. (2012). Effect of carbohydrate ingestion on glycogen resynthesis in human liver and skeletal muscle, measured by ¹³C metabolism Effect of carbohydrate ingestion on glycogen resynthesis in human liver and skeletal muscle, measured by ¹³C MRS, 65–75.
15. Cogan, K. E., Evans, M., Iuliano, E., Melvin, A., Susta, D., Neff, K., ... Egan, B. (2017). Co-ingestion of protein or a protein hydrolysate with carbohydrate enhances anabolic signaling, but not glycogen resynthesis, following recovery from prolonged aerobic exercise in trained cyclists. *European Journal of Applied Physiology*, 118, 1–11.
16. Costill, D. L., Pascoe, D. D., Fink, W. J., Robergs, R. A., Barr, S. I. in Pearson, D. (1990). Impaired muscle glycogen resynthesis after eccentric exercise. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 69, 46–50.
17. Costill, D. L., Sherman, W. M., Fink, W. J., Maresch, C., Witten, M. in Miller, J. M. (1981). The role of dietary carbohydrates in muscle glycogen resynthesis after strenuous running. *The American journal of clinical nutrition*, 34, 1831–6.
18. Coyle, E. F. (1991). Timing and method of increased carbohydrate intake to cope with heavy training, competition and recovery. *Journal of Sports Sciences*, 9, 29–51.
19. Daniel, H. in Zietek, T. (2015). Taste and move: Glucose and peptide transporters in the gastrointestinal tract. *Experimental Physiology*, 100, 1441–1450.
20. Décombaz, J., Jentjens, R., Ith, M., Scheurer, E., Buehler, T., Jeukendrup, A. in Boesch, C. (2011). Fructose and galactose enhance postexercise human liver glycogen synthesis. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 43, 1964–1971.
21. Doyle, J. A., Sherman, W. M. in Strauss, R. L. (1993). Effects of eccentric and concentric exercise on muscle glycogen replenishment. *Journal of Applied Physiology*, 74, 1848–1855.
22. Enoka, R. M. in Stuart, D. G. (1992). Neurobiology of muscle fatigue. *Journal of Applied Physiology*, 72, 1631–1648.
23. Fuchs, C. J., Gonzalez, J. T., Beelen, M., Cermak, N. M., Smith, F. E., Thelwall, P. E., ... van Loon, L. J. C. (2016). Sucrose ingestion after exhaustive exercise accelerates liver, but not muscle glycogen repletion compared with glucose ingestion in trained athletes. *Journal of Applied Physiology*, 120, 1328–1334.
24. Gejl, K. D., Ørtenblad, N., Andersson, E., Plomgaard, P., Holmberg, H.-C. in Nielsen, J. (2017). Local depletion of glycogen with supramaximal exercise in human skeletal muscle fibres. *The Journal of Physiology*, 595, 2809–2821.
25. Gladden, L. B. (2016). The basic science of exercise fatigue. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 48, 2222–2223.
26. Gonzalez, J. T., Fuchs, C. J., Betts, J. A. in van Loon, L. J. C. (2016). Liver glycogen metabolism during and after prolonged endurance-type exercise. *American Journal of Physiology - Endocrinology And Metabolism*, 311, E543–E553.
27. Hill, A. V. (1925). THE Physiological Basis OF ATHLETIC RECORDS. *The Lancet*, 206, 481–486.
28. Howarth, K. R., Moreau, N. A., Phillips, S. M. in Gibala, M. J. (2009). Regulation of Protein Metabolism in Exercise and Recovery Coingestion of protein with carbohydrate during recovery from endurance exercise stimulates skeletal muscle protein synthesis in humans. *J Appl Physiol*, 106, 1394–1402.
29. Ivy, J. L., Katz, a L., Cutler, C. L., Sherman, W. M. in Coyle, E. F. (1988). Muscle glycogen synthesis after exercise: effect of time of carbohydrate ingestion. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 64, 1480–5.
30. Ivy, J. L., Lee, M. C., Brozinick, J. T. in Reed, M. J. (1988). Muscle glycogen storage after different amounts of carbohydrate ingestion. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 65, 2018–2023.
31. Jäger, R., Kerkick, C. M., Campbell, B. I., Cribb, P. J., Wells, S. D., Skwiat, T. M., ... Antonio, J. (2017). International Society of Sports Nutrition Position Stand: protein and exercise. *Journal of the International Society of Sports Nutrition*, 14, 20.
32. Jenkins, D. J., Wolever, T. M., Taylor, R. H., Barker, H., Fielden, H., Baldwin, J. M., ... Goff, D. V. (1981). Glycemic index of foods: a physiological basis for carbohydrate exchange. *The American journal of clinical nutrition*, 34, 362–6.
33. Jensen, T. E. in Richter, E. A. (2012). Regulation of glucose and glycogen metabolism during and after exercise. *The Journal of Physiology*, 590, 1069–1076.
34. Jentjens, R. L. P. G. in Jeukendrup, A. E. (2003). Determinants of post-exercise glycogen synthesis during short term recovery. *Sports Medicine*, 33, 117–144.
35. Jentjens, R. L. P. G., Moseley, L., Waring, R. H., Harding, L. K. in Jeukendrup, A. E. (2004). Oxidation of combined ingestion of glucose and fructose during exercise. *Journal of Applied Physiology*, 96, 1277–1284.
36. Jentjens, R. L., van Loon, L. J., Mann, C. H., Wagenmakers, a J. in Jeukendrup, a E. (2001). Addition of protein and amino acids to carbohydrates does not enhance postexercise muscle glycogen synthesis. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 91, 839–846.
37. Jones, H. F., Butler, R. N. in Brooks, D. A. (2011). Intestinal fructose transport and malabsorption in humans. *AJP: Gastrointestinal and Liver Physiology*, 300, G202–G206.
38. Joyner, M. J. (2016). Fatigue: where did we come from and how did we get here? *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 48, 2224–2227.
39. Keizer, H., Kuipers, H., van Kranenburg, G. in Geurten, P. (1987). Influence of Liquid and Solid Meals on Muscle Glycogen Resynthesis, Plasma Fuel Hormone Response, and Maximal Physical Working Capacity*. *International Journal of Sports Medicine*, 8, 99–104.
40. Kent, J. A., Ørtenblad, N., Hogan, M. C., Poole, D. C. in Musch, T. I. (2016). No Muscle Is an Island: Integrative Perspectives on Muscle Fatigue. *Medicine and science in sports and exercise*, 48, 2281–2293.
41. Maehlum, S. in Hermansen, L. (1978). Muscle glycogen concentration during recovery after prolonged severe exercise in fasting subjects. *Scandinavian journal of clinical and laboratory investigation*, 38, 557–60.
42. Marchand, I., Chorneyko, K., Tarnopolsky, M., Hamilton, S., Shearer, J., Potvin, J. in Graham, T. E. (2002). Quantification of subcellular glycogen in resting human muscle: granule size, number, and location. *Journal of Applied Physiology*, 93, 1598–1607.
43. Maund, E., Podlogar, T. in Wallis, G. A. (2018). Postexercise Fructose-Maltodextrin Ingestion Enhances Subsequent Endurance Capacity. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 50(5):1039-1045.
44. Nilsson, L. H. in Hultman, E. (1974). Liver and Muscle Glycogen in Man after Glucose and Fructose Infusion. *Scandinavian Journal of Clinical and Laboratory Investigation*, 33, 5–10.
45. O'Reilly, K. P., Warhol, M. J., Fielding, R. A., Frontera, W. R., Meredith, C. N. in Evans, W. J. (1987). Eccentric exercise-induced muscle damage impairs muscle glycogen repletion. *Journal of Applied Physiology*, 63, 252–256.
46. Parkin, J. A., Carey, M. F., Martin, I. K., Stojanovska, L. in Febbraio, M. A. (1997). Muscle glycogen storage following prolonged exer-

- cise: effect of timing of ingestion of high glycemic index food. *Medicine and science in sports and exercise*, 29, 220–4.
47. Philp, A., Hargreaves, M. in Baar, K. (2012). More than a store: regulatory roles for glycogen in skeletal muscle adaptation to exercise. *AJP: Endocrinology and Metabolism*, 302, E1343–E1351.
 48. Podlogar, T., Kolar, J. in Goršek, T. (2017). Beljakovine, esencialno hranilo za človeka. Kdaj, kaj in koliko?. *Šport: revija za teoretična in praktična vprašanja športa*, 65(1/2), 87–94.
 49. Proske, U. in Morgan, D. L. (2001). Muscle damage from eccentric exercise: mechanism, mechanical signs, adaptation and clinical applications. *The Journal of physiology*, 537, 333–45.
 50. Reed, M. J., Brozinick, J. T., Lee, M. C. in Ivy, J. L. (1989). Muscle glycogen storage postexercise: effect of mode of carbohydrate administration. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 66, 720–726.
 51. Rikmenspoel, R. in Caputo, R. (1966). The Michaelis-Menten constant for fructose and for glucose of hexokinase in bull spermatozoa. *Journal of reproduction and fertility*, 12, 437–444.
 52. Rosset, R., Lecoultré, V., Egli, L., Cros, J., Dokumaci, A. S., Zwygart, K., ... Tappy, L. (2017). Postexercise repletion of muscle energy stores with fructose or glucose in mixed meals. *American Journal of Clinical Nutrition*, 105, 609–617.
 53. St Clair Gibson, A., Swart, J. in Tucker, R. (2018). The interaction of psychological and physiological homeostatic drives and role of general control principles in the regulation of physiological systems, exercise and the fatigue process – The Integrative Governor theory. *European Journal of Sport Science*, 18, 25–36.
 54. Sun, S. Z. in Empie, M. W. (2012). Fructose metabolism in humans – what isotopic tracer studies tell us. *Nutrition & Metabolism*, 9, 89.
 55. Tappy, L. in Le, K.-A. (2010). Metabolic Effects of Fructose and the Worldwide Increase in Obesity. *Physiological Reviews*, 90, 23–46.
 56. Thomas, D. T., Erdman, K. A. in Burke, L. M. (2016). Nutrition and Athletic Performance. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 48, 543–568.
 57. Trommelen, J., Beelen, M., Pinckaers, P. J. M., Senden, J. M., Cermak, N. M. in Van Loon, L. J. C. (2016). Fructose Coingestion Does Not Accelerate Postexercise Muscle Glycogen Repletion. *Medicine and science in sports and exercise*, 48, 907–12.
 58. van Hall, G., Shirreffs, S. M. in Calbet, J. A. (2000). Muscle glycogen resynthesis during recovery from cycle exercise: no effect of additional protein ingestion. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 88, 1631–6.
 59. Van Loon, L. J. C., Greenhaff, P. L., Constantin-Teodosiu, D., Saris, W. H. M. in Wagenmakers, A. J. M. (2001). The effects of increasing exercise intensity on muscle fuel utilisation in humans. *Journal of Physiology*, 536, 295–304.
 60. van Loon, L. J., Saris, W. H., Kruijshoop, M. in Wagenmakers, A. J. (2000). Maximizing postexercise muscle glycogen synthesis: carbohydrate supplementation and the application of amino acid or protein hydrolysate mixtures. *The American journal of clinical nutrition*, 72, 106–11.
 61. Wallis, G. A., Hulston, C. J., Mann, C. H., Roper, H. P., Tipton, K. D. in Jeukendrup, A. E. (2008). Postexercise muscle glycogen synthesis with combined glucose and fructose ingestion. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 40, 1789–1794.
 62. Wasserman, D. H. (2009). Four grams of glucose. *American journal of physiology. Endocrinology and metabolism*, 296, E11–21.
 63. Wee, S.-L., Williams, C., Tsintzas, K. in Boobis, L. (2005). Ingestion of a high-glycemic index meal increases muscle glycogen storage at rest but augments its utilization during subsequent exercise. *Journal of Applied Physiology*, 99, 707–714.
 64. Widrick, J. J., Costill, D. L., McConnell, G. K., Anderson, D. E., Pearson, D. R. in Zachwieja, J. J. (1992). Time course of glycogen accumulation after eccentric exercise. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 72, 1999–2004.
 65. Zachwieja, J. J., Costill, D. L., Pascoe, D. D., Robergs, R. A. in Fink, W. J. (1991). Influence of muscle glycogen depletion on the rate of resynthesis. *Medicine and science in sports and exercise*, 23, 44–8.

Tim Podlogar, magister vadbenih in športnih znanosti
Študent doktorskega študija športnih in vadbenih znanosti
University of Birmingham, School of Sport, Exercise and Rehabilitation Sciences
119 Durley Dean Road
B29 6RY, Selly Oak
tim@kineziolog.si