

Glykogeenimetabolia ja urheilu

LuK-tutkielma
Turun yliopisto
Bioteknologian laitos
Biokemian kandidaatti
Helmikuu 2024
Emmi Niskanen

TURUN YLIOPISTO

Biokemian laitos

EMMI NISKANEN: Glykokeenimetabolia ja urheilu

Kandidaatin tutkielma 21 s

Biokemia

Helmikuu 2024

Turun yliopiston laatujärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä

Tiivistelmä

Glykokeeni on glukoosin varastomuoto lihaksissa ja maksassa. Glykokeenimetaboliaa tapahtuu urheilusuorituksen aikana, jossa sen katabolia tuottaa ATP-energiaa, kun suoritus on kovatehoinen tai pitkäkestoinen kestävyysasuoritus. Kestävyysurheilu on jatkuvaa ja pitkäkestoista liikuntaa, joka voi olla aerobista tai anaerobista. Kestävyyslajeihin kuuluu esimerkiksi juoksu, pyöräily ja hiihto.

Tutkielman tavoitteena on selvittää, kuinka glykokeenimetabolia tapahtuu urheilusuorituksen aikana ja sen jälkeen sekä miten hiilihydraattien käytöllä on vaikutusta suorituskykyyn. Syvennyn hiilihydraattien saatavuuteen suoritusta ennen, glykokeenitankkaukseen, hiilihydraattien syömiseen suorituksen aikana sekä lopulta hiilihydraattien sekä proteiinien vaikutukseen palautumisessa.

Kirjallisuuskatsauksen tulokset viittaavat siihen, että runsas hiilihydraattien käyttö parantaa kestävyysasuorituksia ja on suositeltavaa kestävyysurheilijoille. Kestävyysurheilijat pystyvät varastoimaan suuria määriä glykokeenia tankkauksen avulla, hiilihydraattien käyttö suorituksen aikana parantaa suoritusta yli tunnin suorituksessa ja palautumiseen on merkitystä hiilihydraattien käytön määrällä, mutta myös proteiinista voidaan saada lisähyötyä palautumiseen.

Avainsanat: Glykokeeni, Hiilihydraatit, Kestävyysurheilu

Sisällysluettelo

Tiivistelmä	2
1. Johdanto	2
2. Glykogeenimetabolia	3
2.1 Lihaksen glykogeenimetabolia	3
2.2 Maksan glykogeenimetabolia	5
2.3 Glykogeenimetabolian säätely	6
3. Glykogeeni urheilusuorituksen energianlähteenä	8
3.1 Hiilihydraattien saatavuuden vaikutukset urheilusuoritukseen	8
3.2 Glykogeenitankkaus	11
3.3 Hiilihydraattien käyttö suorituksen aikana	12
4. Glykogeeni ja palautuminen	14
4.1 Glykogeenimetabolia urheilusuorituksen jälkeen	14
4.2 Proteiinin vaikutus glykogeenimetaboliaan	16
5. Yhteenveto	17
6. Lähteet	19

1. Johdanto

Glykogeeni on glukoosista muodostunut polymeeri ja sitä löytyy pääasiassa lihaksista ja maksasta. Glykogeenin varastoiminen sekä käyttö lihaksessa ja maksassa on periaatteiltaan samanlaista, mutta niitä säätelevät eri entsyymit. Lihaksissa olevaa glykogeeniä käytetään pääasiassa lihasten toimintaan ja maksassa oleva glykogeeni ylläpitää veren glukoosin tasapainoa. (Nelson ja muut 2021.)

Glykogeeni sisältää glukoosin lisäksi pieniä määriä fosfaattia sekä glukosamiinia. Glukoosiyksiköt ovat kiinni toisissaan α -1,4-glykosididoksilla ja α -1,6-glykosididoksilla. (Adeva-Andany ja muut 2016.)

Ihmisen elimistössä hiilihydraatit ovat pääasiassa varastoituneet glykogeeniksi. Glykogeeniä on maksassa noin 100 g ja lihaksessa noin 400 g, mutta lihaksen glykogeenin määrä voi vaihdella esimerkiksi ruuasta nautittujen hiilihydraattien määrän sekä kuntotason mukaan. Lisäksi glukoosia on verenkierrossa noin 5 g. (Hearris ja muut 2018.) Elimistön endogeeniset hiilihydraattivarastot maksassa ja lihaksissa ovat melko pienet, jonka takia hiilihydraattien saatavuus on kestävyysuoritusta rajoittava tekijä. (Gonzalez ja muut 2016.) Siksi urheilijan on tärkeää syödä harjoitteluun sopiva määrä hiilihydraatteja.

Urheilusuorituksen aikana lihaksen glykogeeni hajoaa vapauttaen glukoosia, joka aerobisten tai anaerobisten prosessin kautta tuottaa ATP:tä eli adensiinitrifosfaattia. ATP:tä tarvitaan lihaksen energianlähteeksi. Glykogeenivarastojen tyhjeneminen riippuu suorituksen kestosta ja intensiteetistä. Lihaksen glykogeeniä ja verenkierron glukoosia käytetään ensisijaisena energianlähteenä, kun urheilusuorituksen intensiteetti on yli 60 % maksimaalisesta hapenottokyvystä eli VO_{2max} :ista. ATP:tä voidaan muissa tapauksissa myös tuottaa hapettamalla rasvahappoja. (Murray ja Rosenbloom 2018.)

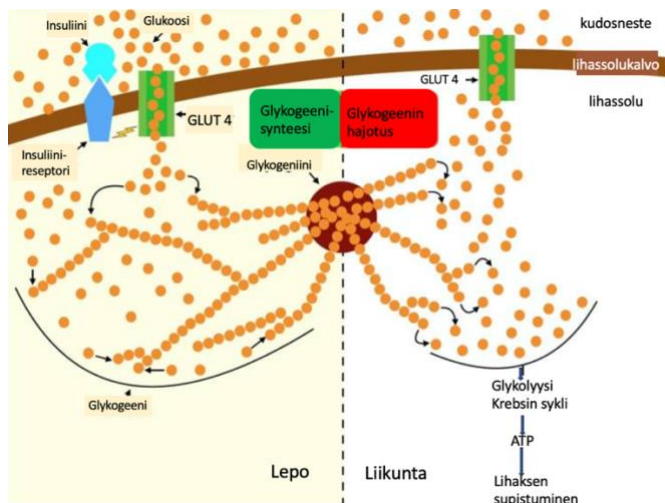
Tutkielman tarkoituksena on selvittää, kuinka lihaksen ja maksan glykogeenimetabolia toimii urheilusuorituksen aikana sekä miten eri ravintoaineet, pääasiassa hiilihydraatit eri tilanteissa vaikuttavat urheilijan suorituskykyyn. Käsittelen hiilihydraattien käyttöä urheilusuoritusta ennen, urheilusuorituksen aikana sekä sen jälkeen ja pyrin selvittämään metabolista taustaa, miksi hiilihydraattien saatavuus on tärkeää kestävyysurheilun näkökulmasta.

2. Glykogeenimetabolia

2.1 Lihaksen glykogeenimetabolia

Luustoliuksen glykogeeni on tärkeässä merkityksessä energianlähteenä lihastyössä. (Areta ja Hopkins 2018). Jotta voidaan ymmärtää, miten glykogeenimetabolia vaikuttaa urheiluasuoritukseen, on tarkasteltava glykogeenin pilkkoutumista glukoosiksi ja lopulta aineenvaihduntaa ATP:ksi. Myös glykogeenin synteesiä urheiluasuorituksen jälkeen on tärkeä ymmärtää, sillä glykogeenivarastojen täyttyminen liikunnan jälkeen on oleellinen osa palautumista.

Glykogeenin synteesin aktiivisuus riippuu glukoosin siirrosta verestä lihassoluihin. Lihassolukalvo (engl. *sarcolemma*) erottaa lihassolun solunulkoisesta kudosteesta. Insuliini aktivoi glukoosin otton lihassolujen sisään, kun hiilihydraatteja nautitaan levon aikana. (Kuva 1) Lihassolussa glukoosi fosforyloidaan glukoosi-6-fosfaatiksi heksokinaasin katalysoimana. Glukoosi-6-fosfaatista voidaan sitten metaboloida ATP:tä glykolyysin ja Krebsin syklin kautta. (Kuva 1) Jos glykogeenisyntaasi aktivoituu, muodostuu glukoosimolekyyleistä glykogeeniä varastoitavaksi. (Murray ja Rosenbloom 2018.)



Kuva 1. Lihaksen glykogeenimetabolia levossa ja urheilun aikana. Kuvassa näkyy lihassolu, jossa lihassolukalvo erottaa sen solunulkoisesta kudosteesta. Levossa (kuvan vasen puoli) hiilihydraattien nauttiminen saa aikaan insuliinin erittymisen ja insuliinin kiinnittyminen insuliinireseptoriin saa aikaan GLUT-4-transporttereiden liikkeen solun ulkopuolelta lihassolukalvolle. Kun glukoosi on päässyt lihassoluun sisään GLUT-4-transportterin avulla, voidaan siitä tuottaa glykogeeniä. Glykogeniini katalysoi glykogeenin muodostumista alussa. Urheiluasuorituksen aikana (kuvan oikea puoli) GLUT-4-transportterit siirtyvät lihassolukalvolle ilman insuliinin reagoitua. Tämä lisää glukoosin ottoa soluun ja samalla glykogeenin hajottaminen lisääntyy. Veren glukoosia ja glykogeenistä hajotettua glukoosia siirretään glykolyysiin ja Krebsin sykliin, jossa muodostetaan ATP:tä lihaksen supistumisen energianlähteeksi. Muokattu kuvasta Murray ja Rosenbloom (2018).

Lukuisat entsyymit katalysoivat glykogeenin synteesiä lihaksessa. Glukoosi pääsee solun sisälle glukoositransporttereiden avulla. (Adeva-Andany ja muut 2016.) Kuten mainittua, insuliinin erityis aktivoi glukoosin siirtoa soluun. Insuliini aktivoi GLUT-4-glukoositransportterien liikettä, jolloin ne siirtyvät solun ulkopuolelta lihassolukalvolle. Glukoosia otetaan sitten lihassolun sisään GLUT-4-transportterin kautta. (Nelson ja muut 2021; Murray ja Rosenbloom 2018.) (Kuva 1)

Kun glukoosi fosforyloituu glukoosi-6-fosfaatiksi, fosfoglukomutaasi-1 isomerisoi sen glukoosi-1-fosfaatiksi. Glukoosi-1-fosfaatista muodostuu UDP-glukoosi eli uridiini-5'-difosfaatti-glukoosi (UDP) pyrofosforylaasin katalysoimana, jonka jälkeen tapahtuu synteesi lyhyiksi glukoosipolymeereiksi. (Adeva-Andany ja muut 2016.) Glykogeniini (engl. *glycogenin*) syntetisoi glykogeenin muodostumisen alun ottamalla glukoosiyksiköitä UDP-glukoosilta. Kun glykogeniini on muodostanut kahdeksan glukoosiyksikön pätkän, glykogeenisyntaasi voi jatkaa glykogeenin muodostamista. (Nelson ja muut 2021.) α -1,4-glykosididokset sekä α -1,6-glykosididokset muodostuvat glukoosimolekyylien välille (Adeva-Andany ja muut 2016). Reaktiota kutsutaan glykogeneesiksi (engl. *glycogenesis*) (Nelson ja muut 2021).

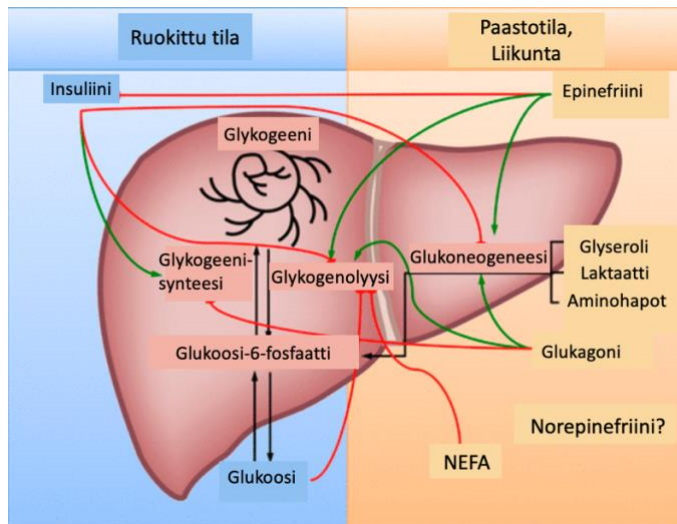
Glykogenolyysi (engl. *glycogenolysis*) tarkoittaa reaktioita, jossa glykogeeni pilkkoutuu glukoosi-1-fosfaatiksi (Nelson ja muut 2021). Tätä reaktiota tapahtuu liikunnan aikana lihassoluissa. Liikunnan aikana GLUT-4-transportterit liikkuvat lihassolukalvolle ilman insuliinin aktivointia. Glukoosinotto lihassoluun lisääntyy ja glykogeenia hajotetaan glukoosiksi. (Murray ja Rosenbloom 2018.) (Kuva 1) Kun glykogeeni on saatu hajotettua glukoosi-1-fosfaatiksi, siitä muodostuu glukoosi-6-fosfaattia fosfoglukomutaasin katalysoimana. Glukoosi-6-fosfaatti kulkeutuu glykolyysiin, jossa se tuottaa ATP-energiaa lihaksen käyttöön. (Nelson ja muut 2021.) Lihaksen glykogenolyysiin sekä glukoosin oksidaatioon eli hapettamiseen vaikuttaa moni tekijä urheilusuorituksessa. Urheilusuorituksen intensiteetillä, kestolla sekä glykogeenimetaboliaan liittyvien substraattien saatavuudella on vaikutusta siihen, kuinka aktiivista glykogenolyysi sekä glukoosin oksidaatio ovat. (Harris ja muut 2018.)

2.2 Maksan glykogeenimetabolia

Lihaksen glykogeenimetabolian lisäksi, maksan glykogeenimetabolian toimintaa on myös tärkeää ymmärtää. Liikunnan tutkimuksessa on keskitytty pääasiassa lihaksen glykogeenimetaboliaan (Gonzalez ja muut 2016), mutta yhtäläillä maksan glykogeenimetabolialla olisi tärkeää tutkia urheilunäkökulmasta. Maksan glykogeenia voidaan syntetisoida joko suoran tai epäsuoran reaktiotien kautta. Suorassa reaktiotiessä glykogeeni muodostuu glukoosista glukoosi-6-fosfaatin, glukoosi-1-fosfaatin sekä UDP-glukoosin kautta samaan tapaan kuin lihaksen glykogeenisynteesissä. (Gonzalez ja muut 2016.) Epäsuorassa reaktiotiessä glukoosin lähde saadaan glukoneogeenisistä (Adeva-Andany ja muut 2016). Glukoneogeneesi on reaktio, jossa glukoosia syntetisoidaan lähtöaineista, jotka eivät ole hiilihydraatteja. Lähtöaineena voi olla pyruvaatti, laktaatti tai jotkin aminohapot. (Nelson ja muut 2021.) Glukoosinotto maksan sisään tapahtuu GLUT-2-transportterin avulla. Tämä kuljettaja mahdollistaa glukoosin siirtymisen verestä kudokseen. (Adeva-Andany ja muut 2016.)

Glykogeeniä pilkotaan maksassa, kun veren glukoosipitoisuus madaltuu. Tällöin glykogeenistä pilkottua glukoosia voidaan siirtää verenkiertoon. Glukoosi-6-fosfataasi katalysoi reaktion, jossa glukoosi-6-fosfaatista tulee glukoosia. (Nelson ja muut 2021.) Maksan glykogeenimetaboliolla on tärkeä merkitys elimistön normaalin glukoositasapainon ylläpitämiseksi sekä paaston aikana että aterian jälkeen. Glykogeenin määrää maksassa siis säätelee pitkälti, onko elimistö ruokitussa tilassa, paastotilassa tai liikuntasuorituksessa. (Gonzalez ja muut 2016.)

Maksan glykogeeniä säätelee insuliinin ja epinefriinin lisäksi tärkeänä glukagoni sekä lisäksi jossain määrin norepinefriini. Glykogeenin synteesiä aktivoi insuliini ja vähentää glukagoni, kun taas glykogenolyysiä aktivoi glukagoni sekä epinefriini ja vähentää insuliini, glukoosi sekä esteröitymättömät rasvahapot (engl. *nonesterified fatty acids*, NEFA). Glukoneogeneesiä aktivoi glukagoni sekä epinefriini ja vähentää insuliini. (Gonzalez ja muut 2016.) (Kuva 2) Ruokitussa tilassa insuliini aktivoi glykogeenin muodostumista glukoosista eli tapahtuu glykogeenin synteesiä. Paastotilassa tai urheilusuorituksen aikana glukagoni ja epinefriini stimuloivat glykogenolyysiä. Myös glukoneogeneesiä tapahtuu samoissa olosuhteissa. (Gonzalez ja muut 2016.) Kohtalaisessa tai kovassa kestävyysarjoituksessa (60–80 % VO_{2max} :sta), epinefriini lisää glukoosin tuottoa 2,5–kertaisesti maksan glykogenolyysin kautta. Glukoneogeneesi aktivoitui vasta myöhemmin, 60 minuutin jälkeen. (Dufour ja muut 2009.)



Kuva 2. Maksan glykogeenimetabolia ruokitus- tilassa, paastotilassa sekä liikunnan aikana. Kuvassa vihreillä nuolilla on merkitty, kun tekijä aktivoi reaktiota ja punaisella nuolella on merkitty, kun tekijä inhiboi reaktiota. Epinefriini ja glukagoni aktivoi glukoneogeneesiä sekä glykogenolyysiä. Näitä reaktioita insuliini inhiboi. Glykogeenin synteesiä aktivoi insuliini ja inhiboi glukagoni. Lisäksi glukoosi ja esteröitymättömät rasvahapot (NEFA) inhiboi glykogenolyysiä. Ruokitus- tilassa metabolian säätelyyn osallistuu erityisesti insuliini. Paastotilassa ja liikunnan aikana epinefriini, glukagoni sekä NEFA säätelevät reaktioita. Norepinefriinin merkitys maksan glykogeenimetaboliaan on melko pieni. Muokattu Gonzalez ja muut (2016).

2.3 Glykogeenimetabolian säätely

Glykogeenimetabolian säätelyä vaikuttaa kovalenttinen modifikaatio sekä allosterinen säätely, jotka tapahtuvat lihaksen supistumisen yhteydessä muodostuvien signaalimolekyylien, kuten adenosinimonofosfaatin (AMP), inosiinimonofosfaatin (IMP), epäorgaanisen fosfaatin (Pi), kalsiumionin (Ca^{2+}) ja vetyionin (H^+) avulla. Kuten mainittua glykogeenin pilkkoutuminen alkaa glykogeenin pilkkoutumisesta glukoosi-1-fosfaatiksi eli glykogenolyysistä. (Harris ja muut 2018.)

Reaktiota katalysoi glykogeenifosforylaasi ja siihen tarvitaan glykogeenin lisäksi Pi substraatiksi. Glykogeenifosforylaasi esiintyy aktiivisessa α - sekä inaktiivisessa β -muodossa. Kun lihas on levossa, glykogeenifosforylaasi esiintyy β -muodossa, lihaksen supistuessa se muuntuu aktiiviseen α -muotoon. Todennäköistä on, että glykogenolyysin aktiivisuuden lisääntyminen liikunnan aikana johtuu siitä, että epinefriini aktivoi fosforylaasin, jolloin se muuttuu β -muodosta α -muotoon. (Harris ja muut 2018.)

Tärkeä lihaksen glykogeenimetabolian säätelijä on siis insuliinin lisäksi epinefriini. Kun epinefriiniä erittyy, PKA aktivoituu cAMP:n sekä fosforylaattien lisääntymisen takia. PKA on proteiinkinaasi, joka fosforyloi tiettyjä aminohappoja cAMP:n läsnä ollessa. cAMP toimii siis PKA:n allosteerisena aktivaattorina. PKA saa aikaan fosforylaasikinaasin aktivoitumisen, joka sitten aktivoi glykogeenifosforylaasin reaktiota inaktiivisesta muodosta aktiiviseen. (Murray ja Rosenbloom 2018; Hearn ja muut 2018.) Epinefriinin erittyminen tapahtuu korkeassa stressitilassa ja sitä aktivoi Ca^{2+} -tasojen nousu lihaksen supistusten yhteydessä. Kalsiumionit aktivoivat fosforylaasikinaasin kalmoduliiniyksikön kautta. (Nelson ja muut 2021.) Näin ollen voidaan olettaa, että kun liikunnan intensiteetti lisääntyy, elimistön stressitaso nousee, joka saa aikaan epinefriinin aktivoitumisen ja glykogeenin pilkkoutumisen lisääntymisen.

3. Glykogeeni urheilusuorituksen energianlähteenä

3.1 Hiilihydraattien saatavuuden vaikutukset urheilusuoritukseen

Glykogeenin määrän säätelyllä on vaikutusta urheilusuoritukseen sekä harjoittelun vasteeseen, sillä lihaksen glykogeeni on merkittävä energianlähde sekä vastaa monista metabolisista vasteista liikunnassa. Isoimmat tekijät, jotka vaikuttivat lihaksen glykogeenikonsentraatioon, olivat liikunnan intensiteetti, lähtötilanteen glykogeenikonsentraatio lihaksessa sekä kuntotaso (Gonzalez ja muut 2016). Yleisesti henkilöt, joilla on korkeampi hapenotto- ja kestävyyskyky, ovat vähemmän riippuvaisia glykogeenista urheilun aikana. (Areta ja Hopkins 2018.) Glykogeenimetaboliaa on erityisesti tutkittu kestävyysurheilussa, sillä kestävyysurheilusuorituksissa glykogeenin saatavuus on merkittävä suoritukseen vaikuttava tekijä.

Glykogeenin väheneminen lihaksessa ja maksassa on pääasiallinen syy väsymykseen kestävyysurheilussa sekä korkean intensiteetin urheilussa (Hearris ja muut 2018). Väsymys johtuu pääasiassa glykogeenin liian vähäisestä saatavuudesta ATP-synteesin käyttöön (Knuiman ja muut 2015). Hawley ja Leckey (2015) totesivat katsausartikkelissaan, että kilpailevat kestävyysurheilijat valitsevat usein korkeahiilihydraattisen ruokavalion. Suurin osa harjoittelusta tapahtuu intensiteetillä, joka on riippuvaista hiilihydraattien saannista. Erityisesti kilpailusuorituksessa lihakset saavat energiaa hiilihydraateista eikä rasvasta, jolloin glykogeenin saatavuus on suoritusta rajoittava tekijä.

Glykogeenin väheneminen lihaksessa johtaa Ca^{2+} -ionien vapautumisen vähenemiseen, jotka toimivat lihaksen aktivoinnin signaloinnissa. Lihaksen väsyminen saattaa johtua tästä. Ørtenblad ja muut (2011) selvittivät tutkimuksessaan sarkoplasmakalvoston eli SR:n Ca^{2+} -ionien toimintaa, kun hiilihydraattien saantia rajoitettiin lihaksen glykogeeniä vähentävän kestävyysurituksen jälkeen. Todettiin, että käsilihaksissa SR:n Ca^{2+} -erittyminen oli pienempää, kun hiilihydraattia ei ollut palautumisessa saatavilla. SR:n Ca^{2+} :n arvot palautuivat normaaliin 22 tunnin jälkeen, kun hiilihydraatteja ei ollut nautittu ja 18 tunnin jälkeen, kun hiilihydraatteja nautittiin. Jalkalihasten SR:n Ca^{2+} ja lihaksen glykogeenipitoisuus eivät taas olleet merkittävästi sidoksissa toisiinsa. Kuitenkin tutkimuksessa todettiin, että matala glykogeenipitoisuus lihaksissa johtaa SR:n Ca^{2+} :n vähenemiseen ja näin ollen lihaksen väsymiseen. (Ørtenblad ja muut 2011.)

Tutkimuksessa, jossa verrattiin korkean ja matalan hiilihydraattisen ruokavalion vaikutusta kevyeen (45 % VO_{2max}) ja kovatehoiseen harjoitukseen (70 % VO_{2max}), todettiin, että korkea glykogeenipitoisuus lihaksessa sai aikaan suuremman glykogeenin käytön sekä suuremman hiilihydraattien kokonaiskulutuksen. Lisäksi havaittiin, että korkea glykogeenipitoisuus lihaksissa lisäsi hiilihydraattien hapetusta enemmän kuin liikuntasuorituksen intensiteetin nostaminen. (Arkinstall ja muut 2004.) Näiden tutkimustulosten perusteella voidaan todeta, että hiilihydraattien syöminen ennen harjoittelua lisää glykogeenin hajottamista liikunnan aikana.

Meta-analyysissä tutkittiin lihaksen glykogeenikonsentraatioita ja siihen vaikuttavia tekijöitä. Tutkimukseen valittiin juoksusta ja pyöräilystä tehtyjä tutkimuksia. Korkea hiilihydraattien saatavuus oli yhteydessä korkeampaan lihaksen glykogeenikonsentraatioon levossa sekä korkeampaan kuntotasoon. Normaali tai alhainen hiilihydraattien saatavuus puolestaan johti pieniin negatiivisiin vaikutuksiin kuntotasossa. Glykogeenin alkukonsentraatio (engl. *baseline glycogen*) ja liikunnan intensiteetti vaikuttivat glykogeenin käyttöön enemmän kuin kuntotaso. (Areta ja Hopkins 2018.)

Myös nautittujen hiilihydraattien laadulla voi olla merkitystä liikuntasuoritukseen. Eri tutkimuksissa saatiin ristiriitaisia tuloksia miten eri glykeemisten indeksien (GI) omaavat hiilihydraatit vaikuttavat suoritukseen, kun niitä nautitaan suoritusta ennen. Glykeeminen indeksi kertoo ruuan glukoosivasteesta veressä. Siinä ruuan glukoosin aiheuttamaa veren glukoosivastetta verrataan puhtaan glukoosin tai valkoisen leivän aiheuttamaan veren glukoosivasteeseen. Korkean glykeemisen indeksin ruoka aiheuttaa nopean nousun veren glukoosipitoisuudessa ja matalan GI:n hitaamman nousun veren glukoosipitoisuudessa. (Jentjens ja Jeukendrup 2003.) Tutkimuksessa matalan ja keskinkertaisen glykeemisen indeksin ravintopatkoiden nauttiminen, eli ylipäättään hiilihydraattien saanti paransi kestävyysuoritusta verrattuna siihen, kun niitä ei nautittu. Kuitenkaan hiilihydraattien glykeemisellä indeksillä ei havaittu merkittävää eroa metaboliseen vasteeseen. (Kaviani ja muut 2019.)

Toisessa tutkimuksessa, jossa verrattiin korkean ja matalan glykeemisen indeksin hiilihydraattien käyttöä ennen urheilusuoritusta, todettiin, että korkean glykeemisen indeksin aterian jälkeen oli lihaksen glykogeenivarastot täydemmät ja hiilihydraattien saatavuus oli parempi. Kuitenkin matalan GI:n aterian nauttimisen jälkeen glykogeenin käyttö väheni ja rasvan hapettaminen lisääntyi 30 minuutin urheilusuorituksen aikana. On vaikeaa arvioida, onko matalan GI:n aterian nauttimisella vaikutus glykogeenin käytön säästämiseen ja näin ollen parempaan kestävyysurheilusuoritukseen. (Wee ja muut 2005.) Kun keskinkertaisen ja matalan glykeemisen indeksin omaavaa ruokavaliota vertailtiin kolmen viikon ajan, todettiin, että suurta eroa ei ollut hiilihydraattien tai rasvahappojen hapetukseen. Korkeahiilihydraattinen ruokavalio yleisesti vähensi rasvahappojen hapetusta. (Durkalec-Michalski ja muut 2018.) Glykeemisen indeksin vaikutuksesta ennen suoritusta ei siis näiden tutkimusten perusteella ole mahdollista tehdä johtopäätöksiä, sillä tulokset ovat hajanaisia.

Korkeahiilihydraattisen ruokavalion sijaan, myös korkean rasvapitoisuuden sisältävä ruokavalio on herättänyt kiinnostusta kestävyysurheilijoiden ruokavaliona. Burke ja muut (2017) tutkivat alhaisen hiilihydraattipitoisuuden ja korkean rasvapitoisuuden sisältävän ruokavalion vaikutusta 3 viikon ajan kilpikävelijöiden suorituskykyyn. Tulokseksi saatiin, että vaikka korkean rasvapitoisuuden ruokavalio sai aikaan enemmän rasvahappojen hapettamista ja näin ollen vaihtoehtoisen lähtöaineen käyttöä energiantuotantoon, urheilijoiden suorituskyky ei parantunut. Toisaalta kun hiilihydraatteja käytettiin paljon tai jaksoitetusti, parani urheilijoiden suorituskyky. Hawley ja Leckey (2015) totesivat myös katsausartikkelissaan, että rasvapitoinen ruokavalio ei paranna suorituskykyä, eikä säästä lihaksen glykogeenin käyttöä. Sen sijaan korkean rasvapitoisuuden ja alhaisen hiilihydraattipitoisuuden ruokavalio vähentää glykogenolyysiä ja energian siirtoa, jolloin kapasiteetti korkean intensiteetin harjoitteluun laskee.

3.2 Glykogeentankkaus

Glykogeenin saatavuus parantaa kestävyys suorituskykyä, jolloin myös normaalia korkeammat glykogeenimäärät voisivat parantaa suorituskykyä. Glykogeentankkaus kehitettiin jo 1960-luvulla, jolloin korkeahiilihydraattista ruokavaliota ylläpidettiin useita päiviä väsyttävän harjoituksen jälkeen (Hearris ja muut 2018). Ensimmäinen glykogeentankkauksen malli oli 7-päivän pituinen ja siihen kuului ehtymisvaihe (engl. *depletion phase*) 3–4 päivän ajan, jossa harjoiteltiin kovaa ja oltiin matalahiilihydraattisella ruokavaliolla. Tankkausvaihe (engl. *loading phase*) suoritettiin tämän jälkeen 3–4 päivän aikana, jossa hiilihydraatteja syötiin paljon ja harjoittelua kevennettiin. (Burke ja muut 2017.)

Myöhemmin tuli yleisesti tietoon, että urheilijat pystyvät varastoimaan normaalia korkeampia pitoisuuksia glykogeeniä lihaksiin 3 päivän korkeahiilihydraattisen ruokavaliolla. Tutkimuksessa kuitenkin todettiin, että jopa 24 tunnin korkeahiilihydraattisella ruokavaliolla voidaan päästä maksimaalisiin glykogeenivarastoihin. Tankkaus suoritettiin niin, että normaalia harjoittelua jatkettiin eikä ennen glykogeentankkausta tarvinnut suorittaa väsyttävää harjoitusta, jossa glykogeenivarastot ensin tyhjentyvät. Tämän tutkimuksen mallin mukainen glykogeentankkaus toimii niin, ettei urheilijoiden tarvitse muuttaa normaalia harjoittelua ennen kilpailua ja päivän tankkaus voidaan suorittaa päivää ennen kilpailua tai vaihtoehtoisesti jo aikaisemmin. Jos glykogeentankkaus suoritetaan joitain päiviä etukäteen, levon ja normaalin hiilihydraatin saannin avulla glykogeenivarastot pysyvät täysinä. (Bussau ja muut 2002.)

Yleiset suositukset glykogeentankkaukselle ovat kuitenkin 36–48 tunnin ajan $10\text{--}12\text{ g/kg}^{-1}$ päivässä (Burke ja muut 2011), vaikka Bussau ja muut (2002) tutkimuksessa todettiin, että jo 24 tunnin tankkauksen avulla saataisiin glykogeenin superkompensaatio aikaiseksi. Uudemmassa tutkimuksessa selvitettiin, onko glykogeentankkausta mahdollista toteuttaa putkeen neljän päivän palautumisjakson aikana. Tulokseksi saatiin, että neljän päivän korkealla hiilihydraattiruokavaliolla saavutettiin toistuvasti glykogeenin superkompensaatio eli glykogeenin normaalia korkeampi määrä. (Doering ja muut 2019.) Glykogeenin superkompensaatio on siis mahdollista saavuttaa, vaikka kilpailusuorituksia olisi muutaman päivän välein.

3.3 Hiilihydraattien käyttö suorituksen aikana

Hiilihydraattien käyttö pitkien kestävyysuorituksen aikana parantaa suorituskykyä (Newell ja muut 2018). Jo tunnin mittaisessa maksimaalisessa suorituksessa pieni määrä hiilihydraatteja voi parantaa suorituskykyä (Jeukendrup 2014). Suorituskyvyn paraneminen johtuu endogeenisten glykogeenivarastojen, todennäköisesti maksan glykogeenivarastojen säilyttämisestä korkealla. Lisäksi hiilihydraattien hapetuksen ylläpitäminen korkealla vapaiden rasvahappojen (engl. *free fatty acids*, FFA) käytön vähentämisen avulla, vaikuttaa suorituskykyyn. (Newell ja muut 2018.)

Kun tutkittiin pyöräilijöiden aika-ajoa (engl. *time trial*, TT), havaittiin, että hiilihydraattien nauttiminen paransi suoritusta riippumatta siitä, aloitettiin urheilu paastotilassa vai hiilihydraattipitoisen aamupalan jälkeen. Hiilihydraattien hapettaminen oli korkeampaa tilanteessa, jossa hiilihydraatteja oli syöty ennen suoritusta, riippumatta siitä käytettiinkö hiilihydraatteja suorituksen aikana. Kun hiilihydraatteja käytettiin suorituksen aikana, oli veren glukoosipitoisuus sekä glukoosin hapettaminen suurempaa. (Lears ja muut 2019.)

Tutkimuksessa todettiin, että hiilihydraattien nauttiminen kovatehoisen juoksusuorituksen aikana, paransi suoritusta. Testattiin kahta ryhmää, joista molemmat olivat olleet suorittaneet 2 päivän glykogeenitankkauksen. Toinen ryhmä käytti juoksutestin aikana hiilihydraattielektrolyyttiravintolisää ja toinen ryhmä sai placeboa, jossa hiilihydraattia ei ollut. Hiilihydraattien käyttö 90 minuutin jaksoitetun suorituksen aikana pidensi juoksusuorituskykyä, mutta ei vaikuttanut glykogeenin käyttöön. Väsymys havaittiin saman kaltaisissa glykogeenikonsentraatioissa molemmilla testiryhmillä, mutta hiilihydraattia käyttäneet juoksivat noin 21 % pidempään. Tutkimuksessa siis havaittiin, että vaikka urheilusuorituksen edeltävät glykogeenikonsentraatiot ovat korkeita lihaksissa, oli silti hyötyä kestävyysurheilusuoritukseen hiilihydraattien nauttimisesta suorituksen aikana. Parempi suorituskyky johtui todennäköisesti veren korkeammista insuliinipitoisuuksista sekä glukoosipitoisuuksista erityisesti suorituksen loppupuolella. (Foskett ja muut 2008.)

Hiilihydraattien nauttiminen estää maksan glykokeenivarastojen tyhjenemistä urheilusuorituksen aikana riippumatta siitä mitä hiilihydraattia nautitaan. Tutkimuksessa käytettiin sakkaroosia tai glukoosia pyöräilysuorituksessa. Kun jompaakumpaa hiilihydraateista ($102 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1}$) käytettiin, ei maksan glykokeenikonsentraatio madaltunut. Lihaksen glykokeenin vähenemistä ei pystytty estämään glukoosin tai sakkaroosin käytöllä, vaikka niitä käytettiin suuri määrä. Maksan glykokeenikonsentraation ylläpitäminen on siis todennäköisesti yksi mekanismi, miksi suorituskyky paranee, kun hiilihydraatteja käytetään suorituksen aikana. (Gonzalez ja muut 2015.)

Optimaalista hiilihydraattimäärää kestävyysuorituksen parantamiseksi yritetään selvittää. Yksittäistä hiilihydraattia voidaan hapettaa $60 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1}$ asti ja sitä pidetään suosituksena 2–3 tunnin kestävyysuorituksessa. Tätä vielä pidemmissä suorituksissa suositus on $90 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1}$. (Jeukendrup 2014.) Kuitenkin tuoreemmassa tutkimuksessa todettiin, että $39 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1}$ hiilihydraatteja auttaa suorituskyvyn parantamiseen kahden tunnin maksimaalisessa kestävyysuorituksessa. Jos hiilihydraatteja käytetään vähemmän ($20 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1}$) ei merkittävää vaikutusta suorituskykyyn ole ja jos $64 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1}$ verran, ei saada lisähyötyä verrattuna $39 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1}$. Asiasta on tehtävä lisää tutkimusta selvittämään, onko korkeammasta hiilihydraattimäärästä oikeasti hyötyä pidemmässä suorituksessa. (Newell ja muut 2018.)

4. Glykogeeni ja palautuminen

4.1 Glykogeenimetabolia urheilusuorituksen jälkeen

Glykogeenimetaboliolla on vaikutusta myös urheilusuorituksen jälkeen. Urheilusuorituksen jälkeen on tärkeää palautua, jolloin harjoituksesta voidaan saada haluttu hyöty irti. Erityisesti kun harjoituksia tai kilpailusuorituksia on useita päivän aikana, on tärkeää panostaa glykogeenivarastojen täyttymiseen aikaisessa harjoituksen jälkeisessä palautumisen vaiheessa. (Jentjens ja Jeukendrup 2003.)

Urheilusuorituksen jälkeen lihassolujen glykogeenikonsentraatio on pienentynyt ja lihassolut valmistautuvat glykogeneesiin. Kun hiilihydraatteja käytetään suorituksen jälkeen, erittyy insuliinia, joka saa aikaan lihassolujen insuliiniherkkyyden lisääntymisen. Tämän jälkeen glukoosi otetaan lihassoluihin ja glykogeenisyntaasin aktiivisuus lisääntyy. (Murray ja Rosenbloom 2018.) Heti urheilusuorituksen jälkeen noin 0–4 tunnin kohdalla, glykogeenin ehtyminen lihaksessa aktivoi sen synteesiä. Noin 1 g/kg hiilihydraattien saantia optimoi glykogeenin synteesiä tässä vaiheessa. Glykogeenin synteesiä voi tapahtua pienissä määrin myös ilman hiilihydraattien nauttimista, mutta hiilihydraatteja nautittua glykogeenin synteesi on suurempaa lihaksessa ja maksassa. (Burke ja muut 2017.)

Hiilihydraattien saannin ajoituksella harjoituksen jälkeen voi olla merkitystä palautumiseen. Glykogeenin synteesi on aktiivisempaa 2 tunnin ajan, sillä glykogeenisyntaasi sekä insuliiniherkkyys ovat aktiivisempia ja lisäksi lihassolujen membraani on läpäisevämpi glukoosin sisäänottoon (Burke ja muut 2017.) Myös GLUT-4-transportterien määrän lisääntyminen liikunnan jälkeen vaikuttaa lihaksen glykogeenisynteesin aktiivisempaan toimintaan (Jentjens ja Jeukendrup 2003). Jo 80-luvulla tutkimuksessa on todettu, että glykogeenin synteesi on jäänyt matalalle tasolle ennen, kun hiilihydraattien syöminen on aloitettu. Kun hiilihydraatteja saatiin vasta 2 tunnin päästä harjoittelusta, lihaksen glykogeenin synteesi oli 45 % alhaisempaa verrattuna heti harjoituksen jälkeen. (Ivy ja muut 1988.) Voidaan siis ohjeistaa, että hiilihydraatteja kannattaa nauttia heti kun mahdollista, jotta glykogeenivarastojen palautuminen alkaa urheilun jälkeen.

Myöhäisemmässä palautumisen vaiheessa noin 4–24 tuntia harjoituksen jälkeen, on hiilihydraattien saanti oltava sopivaa harjoitteluun nähden. Hiilihydraattien kokonaismäärä on tällöin tärkeämpää kuin esimerkiksi missä muodossa niitä nautitaan. (Burke ja muut 2017.) Jos hiilihydraatteja ei nautita useisiin tunteihin harjoituksen jälkeen, voi lihaksen glykogeenisynteesi alentua jopa 50 %:lla (Jentjens ja Jeukendrup 2003).

Tutkimuksissa selvitettiin myös, vaikuttaako nautittujen hiilihydraattien laatu suorituskykyyn. Tutkimuksessa vertailtiin fruktoosin ja glukoosin nauttimista verrattuna pelkän glukoosin nauttimiseen aikaisen palautumisen vaiheessa (0–4 h) harjoituksesta. Tulokseksi saatiin, että aika-ajoissa ei ollut vaikutusta, oliko aikaisemmin palautumisessa käytetty glukoosia vai glukoosi-fruktoosi-yhdistelmää. Kuitenkin havaittiin, että glukoosi-fruktoosi-yhdistelmän nauttiminen harjoituksen jälkeen lisäsi hiilihydraattien hapettamista seuraavassa harjoituksessa. (Podlogar ja Wallis 2020.)

Podlogar ja muut (2023) tutkivat glukoosin, galaktoosin ja niiden yhdistelmän vaikutuksia glykogeenisynteesiin lihaksessa glykogeenivarastot tyhjentävän kestävyysuorituksen jälkeen aikaisen palautumisen vaiheessa (0–4 h). Tulokseksi saatiin, että glukoosi-galaktoosi-yhdistelmän käyttö johti alhaisempaan glykogeenisynteesiin kuin glukoosin käyttö pelkästään. Kuitenkin myös pelkän galaktoosin käyttö johti samaan määrään glykogeenisynteesiä kuin glukoosin ja galaktoosin yhdistelmä. Todettiin myös, että plasman insuliinipitoisuus oli matalampi glukoosi-galaktoosi-yhdistelmässä verrattuna pelkkään glukoosiin. Kuitenkaan ei havaittu eroa glykogeenisynteesin aktiivisuudessa, joten ei voida täysin tietää mekanismia, miten insuliinilla olisi vaikutus vähäisempään glykogeenisynteesiin galaktoosilla.

Eri hiilihydraattien käyttöä urheilusuorituksen jälkeen on myös tutkittu maksan glykogeenimetabolian näkökulmasta, sillä myös maksan glykogeenivarastojen kannalta on tärkeää syödä hiilihydraatteja. Kun tutkimuksessa verrattiin fruktoosin, galaktoosin ja glukoosin vaikutusta, todettiin, että maltodekstriinin yhdistelmä fruktoosin tai galaktoosin kanssa kaksinkertaisti maksan glykogeenin määrän verrattuna maltodekstriinin yhdistelmään glukoosin kanssa. Maksan glykogenolyysi estää verensokerin liiallista laskemista, jonka takia korkeammat maksan glykogeenikonsentraatiot voisivat olla hyödyllisiä. (Décombaz ja muut 2011.)

4.2 Proteiinin vaikutus glykogeenimetaboliaan

Proteiinin tai tiettyjen aminohappojen nauttiminen hiilihydraattien kanssa voi lisätä lihaksen glykogeenisynteesiä urheilusuorituksen jälkeen (Jentjens ja Jeukendrup 2003). Näin ollen myös proteiinin syöminen voi olla myös merkittävää palautumisen ja glykogeenivarastojen täyttymisen kannalta. Proteiinin vaikutus glykogeenimetaboliaan johtuu todennäköisesti insuliinin voimakkaammasta erittymisestä. Kuitenkaan proteiinin tai aminohappojen avulla ei voida kohottaa insuliinin pitoisuuksia, jos hiilihydraattien saanti on korkea (yli 1,2 g/kg/h) ja säännöllistä. Jos hiilihydraatteja saadaan liian vähän (alle 1,2 g/kg/h), proteiinista tai aminohapoista voi olla hyötyä lihaksen glykogeenin synteesiin. (Jentjens ja Jeukendrup 2003.)

Meta-analyysin tulokseksi saatiin, että proteiinilla on vaikutusta glykogeenin synteesiin käytettynä yhdessä hiilihydraattien kanssa silloin, kun sitä käytetään lisäksi eikä hiilihydraatin sijaan. Eri tutkimuksissa aiheesta saatiin tuloksia, jossa proteiinin saanti ei vaikuttanut tai se vaikutti positiivisesti glykogeenin synteesiin. Meta-analyysin tulokset viittaavat siihen, että glykogeenin synteesin lisääntyminen johtuu kokonaisenergian lisääntymisestä. Myös tässä tutkimuksessa todettiin, että hiilihydraatti-proteiiniyhdistelmän nauttiminen harjoituksen jälkeen, ei lisännyt glykogeenin synteesiä verrattuna korkeaan määrään hiilihydraatteja. Proteiinilla voi kuitenkin olla muitakin hyviä vaikutuksia palautumiseen. Proteiinin nauttiminen lisää lihaksen proteiinisynteesiä, jolla on vaikutusta lihaksen kokonaispalautumiseen. Sopiva hiilihydraattien määrä olisi tällöin noin 0,9 g/kg/h, jonka lisäksi proteiinia 0,3 g/kg/h. (Margolis ja muut 2021.)

Toisessa meta-analyysissä selvitettiin palautumisessa käytetyn proteiinin ja hiilihydraattien yhteiskäytön vaikutusta suorituskykyyn. Tulokseksi saatiin, että proteiinin käyttö vaikutti positiivisesti suorituksiin aika-ajossa sekä pidensi suorituksen aikaa uupumukseen (engl. *time to exhaustion*, TTE). Proteiinilla oli merkittävää vaikutusta suorituskykyyn TTE:ssä vain pitkäaikaisessa palautumisessa (≥ 8 h) eikä merkittävää vaikutusta lyhytaikaisessa palautumisessa (<8 h). (Kloby Nielsen ja muut 2020.) Proteiinien käytöllä on siis vaikutusta glykogeenimetaboliaan urheilusuorituksen jälkeen sekä näin ollen suorituskykyyn.

5. Yhteenveto

Kirjallisuuskatsauksen tulokset antavat vastauksia tutkimuskysymyksiin, miksi erityisesti hiilihydraattien käyttö on tärkeää kestävyysurheilijalle ja miten se liittyy glykogeenimetaboliaan. Tutkielman tulokset viittaavat siihen, että hiilihydraattien runsas käyttö parantaa kestävyysurheilusuorituksia.

Glykogeenin väheneminen on pääsiallinen syy väsymiseen liikunnan aikana, joten on tärkeää, että glykogeeniä on saatavilla. Tämä tarkoittaa käytännössä tarpeeksi suurta määrää hiilihydraattien saantia harjoitteluun nähden. Korkean rasvapitoisuuden ja matalan hiilihydraattipitoisuuden ruokavalio ei parantanut suorituskykyä. Tutkielmassani kuitenkin keskityin pääasiassa näkökulmaan korkean hiilihydraattipitoisuuden ruokavaliosta, joten tutkielma ei ole kattava otos matalahiilihydraattisen ruokavaliion vaikutuksista metaboliaan ja suorituskykyyn.

Glykogeenitankkaus on jo pitkän aikaa tunnettu menetelmä, joka parantaa suorituskykyä. Doering ja muut (2019) totesivat, että glykogeenitankkaus oli mahdollista suorittaa toistuvasti neljän päivän tankkauksella. Tästä voisi olla apua, jos useita kilpailusuorituksia on lyhyen ajan sisällä.

Hiilihydraattien nauttiminen suorituksen aikana myös parantaa suorituskykyä. Optimaalisen hiilihydraattimäärän selvittämiseksi on kuitenkin tehtävä lisää tutkimusta, sillä jos korkeammasta hiilihydraattimäärästä ei ole hyötyä suorituskykyyn ei silloin kannata isompaa määrää käyttää mahdollisten vatsavaivojen ehkäisemiseksi. Mahdollisten vatsavaivojen takia korkeammasta hiilihydraattimäärästä ei välttämättä ole tällöin suorituskyvylle hyötyä, vaan vaikutus voi kääntyä negatiiviseksi.

Hiilihydraattien käytön ajoituksella sekä hiilihydraattien laadulla on merkitystä glykogeenin palautumiseen normaalille tasolle ja urheilusuorituksesta palautumiseen. Voidaan siis todeta, että urheilijan on kannattavaa syödä hiilihydraatteja heti kun mahdollista suorituksen jälkeen, jotta palautuminen käynnistyy. Myöhemässä palautumisen vaiheessa on tärkeää, että hiilihydraattien määrä on riittävällä tasolla. Proteiinin käytöstä hiilihydraatin ohella on myös hyötyä, mutta niillä ei voi korvata täysin hiilihydraatteja.

Tavoitteellisesti harjoittelevien kestävyysurheilijoiden on siis syötävä riittävä määrä hiilihydraatteja. Tutkielma antaa kattavan käsityksen menetelmistä, joita voidaan käyttää suorituksen parantamisen keinoina. Lisää tutkimusta on tulevaisuudessa kuitenkin tehtävä eri hiilihydraattien vaikutuksista eri suorituksen vaiheissa, glykeemisen indeksin vaikutuksista sekä mekanismeista miten eri hiilihydraatit vaikuttavat metaboliaan.

6. Lähteet

- Adeva-Andany, M. M., González-Lucán, M., Donapetry-García, C., Fernández-Fernández, C. & Ameneiros-Rodríguez, E. (2016) Glycogen metabolism in humans. *BBA Clin* **5**:85–100.
- Areta, J. L. & Hopkins, W. G. (2018) Skeletal Muscle Glycogen Content at Rest and During Endurance Exercise in Humans: A Meta-Analysis. *Sports Med* **48**:2091–2102.
- Arkininstall, M. J., Bruce, C. R., Clark, S. A., Rickards, C. A., Burke, L. M. & Hawley, J. A. (2004) Regulation of fuel metabolism by preexercise muscle glycogen content and exercise intensity. *J Appl Physiol* **97**:2275–2283.
- Burke, L. M., Hawley, J. A., Wong, S. H. S. & Jeukendrup, A. E. (2011) Carbohydrates for training and competition. *J Sports Sci* **29**:S17–S27.
- Burke, L. M., Ross, M. L., Garvica-Lewis, L. A., Welvaert, M., Heikura, I. A., Forbes, S, G., Mirtschin, J. G., ... Hawley, J. A. (2017) Low carbohydrate, high fat diet impairs exercise economy and negates the performance benefit from intensified training in elite race walkers. *The Journal of Physiology* **595**: 2785-2807
- Burke, L. M., Van Loon, L. J. C. & Hawley, J. A. (2017) Postexercise muscle glycogen resynthesis in humans. *J Appl Physiol* **122**:1055–1067.
- Bussau, V., Fairchild, T., Rao, A., Steele, P. & Fournier, P. (2002) Carbohydrate loading in human muscle: An improved 1 day protocol. *Eur J Appl Physiol* **87**:290–295.
- Décombaz, J., Jentjens, R., Ith, M., Scheurer, E., Buehler, T., Jeukendrup, A. & Boesch, C. (2011) Fructose and Galactose Enhance Postexercise Human Liver Glycogen Synthesis. *Med Sci Sports Exerc* **43**:1964–1971.
- Doering, T. M., Cox, G. R., Areta, J. L. & Coffey, V. G. (2019) Repeated muscle glycogen supercompensation with four days' recovery between exhaustive exercise. *J Sci Med Sport* **22**:907–911.
- Dufour, S., Lebon, V., Shulman, G. I. & Petersen, K. F. (2009) Regulation of net hepatic glycogenolysis and gluconeogenesis by epinephrine in humans. *Am J Physiol-Endocrinol Metab* **297**:E231–E235.
- Durkalec-Michalski, K., Zawieja, E. E., Zawieja, B. E., Podgórski, T., Jurkowska, D. & Jeszka, J. (2018) Influence of low versus moderate glycemic index of diet on substrate oxidation and energy expenditure during incremental exercise in endurance athletes: A randomized counterbalanced cross-over trial. *Int J Food Sci Nutr* **69**:741–752.
- Foskett, A., Williams, C., Boobis, L. & Tsintzas, K. (2008) Carbohydrate Availability and Muscle Energy Metabolism during Intermittent Running. *Med Sci Sports Exerc* **40**:96–103.

Gonzalez, J. T., Fuchs, C. J., Betts, J. A. & Van Loon, L. J. C. (2016) Liver glycogen metabolism during and after prolonged endurance-type exercise. *Am J Physiol-Endocrinol Metab* **311**:E543–E553.

Gonzalez, J. T., Fuchs, C. J., Smith, F. E., Thelwall, P. E., Taylor, R., Stevenson, E. J., ... Van Loon, L. J. C. (2015) Ingestion of glucose or sucrose prevents liver but not muscle glycogen depletion during prolonged endurance-type exercise in trained cyclists. *Am J Physiol-Endocrinol Metab* **309**:E1032–E1039.

Hawley, J. A., Leckey, J. J. (2015) Carbohydrate Dependence During Prolonged, Intense Endurance Exercise. *Sports Medicine*. **45**: 5–12.

Harris, M., Hammond, K., Fell, J. & Morton, J. (2018) Regulation of Muscle Glycogen Metabolism during Exercise: Implications for Endurance Performance and Training Adaptations. *Nutrients* **10**:298.

Ivy, J. L., Katz, A. L., Cutler, C. L., Sherman, W. M. & Coyle, E. F. (1988) Muscle glycogen synthesis after exercise: Effect of time of carbohydrate ingestion. *J Appl Physiol* **64**:1480–1485.

Jentjens, R. & Jeukendrup, A. E. (2003) Determinants of Post-Exercise Glycogen Synthesis During Short-Term Recovery: *Sports Med* **33**:117–144.

Jeukendrup, A. (2014) A Step Towards Personalized Sports Nutrition: Carbohydrate Intake During Exercise. *Sports Med* **44**:25–33.

Kaviani, M., Chilibeck, P. D., Jochim, J., Gordon, J. & Zello, G. A. (2019) The Glycemic Index of Sport Nutrition Bars Affects Performance and Metabolism During Cycling and Next-Day Recovery. *J Hum Kinet* **66**:69–79.

Kloby Nielsen, L. L., Tandrup Lambert, M. N. & Jeppesen, P. B. (2020) The Effect of Ingesting Carbohydrate and Proteins on Athletic Performance: A Systematic Review and Meta-Analysis of Randomized Controlled Trials. *Nutrients* **12**:1483.

Knuiman, P., Hopman, M. T. E. & Mensink, M. (2015) Glycogen availability and skeletal muscle adaptations with endurance and resistance exercise. *Nutr Metab* **12**:59.

Learsi, S. K., Ghiarone, T., Silva-Cavalcante, M. D., Andrade-Souza, V. A., Ataide-Silva, T., Bertuzzi, R., ... Lima-Silva, A. E. (2019) Cycling time trial performance is improved by carbohydrate ingestion during exercise regardless of a fed or fasted state. *Scand J Med Sci Sports* **29**:651–662.

Margolis, L. M., Allen, J. T., Hatch-Mcchesney, A. & Pasiakos, S. M. (2021) Coingestion of Carbohydrate and Protein on Muscle Glycogen Synthesis after Exercise: A Meta-analysis. *Med Sci Sports Exerc* **53**:384–393.

Murray, B. & Rosenbloom, C. (2018) Fundamentals of glycogen metabolism for coaches and athletes. *Nutr Rev* **76**:243–259.

Nelson, D. L., Cox, M. M, Hoskins A. A. (2021) Lechninger Principles of Biochemistry. 8. painos, s.557-569. W. H. Freeman and Company.

Newell, M., Wallis, G., Hunter, A., Tipton, K. & Galloway, S. (2018) Metabolic Responses to Carbohydrate Ingestion during Exercise: Associations between Carbohydrate Dose and Endurance Performance. *Nutrients* **10**:37.

Podlogar, T., Shad, B. J., Seabright, A. P., Odell, O. J., Lord, S. O., Civil, R., ... Wallis, G. A. (2023) Postexercise muscle glycogen synthesis with glucose, galactose, and combined galactose-glucose ingestion. *Am J Physiol-Endocrinol Metab* **325**:E672–E681.

Podlogar, T. & Wallis, G. A. (2020) Impact of Post-Exercise Fructose-Maltodextrin Ingestion on Subsequent Endurance Performance. *Front Nutr* **7**:82.

Wee, S.-L., Williams, C., Tsintzas, K. & Boobis, L. (2005) Ingestion of a high-glycemic index meal increases muscle glycogen storage at rest but augments its utilization during subsequent exercise. *J Appl Physiol* **99**:707–714.

Ørtenblad, N., Nielsen, J., Saltin, B. & Holmberg, H. (2011) Role of glycogen availability in sarcoplasmic reticulum Ca²⁺ kinetics in human skeletal muscle. *J Physiol* **589**:711–725.