



Tim Podlogar,
Tim Kambič

Vpliv vadbe z zmanjšano vsebnostjo glikogena na športno uspešnost

Izveček

Tradicionalno se je športnikom priporočalo, da ves čas trenirajo z visoko dostopnostjo ogljikovih hidratov, saj jim to omogoča doseg zastavljenega volumna treninga in jim omogoča trening pri visokih intenzivnosti. Nedavno se je pojavil nov pristop, imenovan prehranska periodizacija, ki predvideva, da športnik določene vadbene enote opravi z zmanjšano količino mišičnega glikogena z namenom povečanja adaptacij. Akutne raziskave so pokazale, da tak način treninga poveča aktivacijo določenih encimov, faktorjev in kofaktorjev, ki sodelujejo pri mitohondrijski biogenezi. A rezultati dolgoročnih trenažnih študij ne kažejo enoličnih rezultatov o učinkovitosti takšnega pristopa na športno zmogljivost. Pričujoči članek pregleda in ovrednoti literaturo s tega področja ter na koncu poda smernice za trenerje in športnike.

Ključne besede: prehranska periodizacija, mišični glikogen, ogljikovi hidrati, zmogljivost.



<https://roadcyclinguk.com/sportive/rcuks-essential-guide-road-cycling-mallorca.html#sitRfYeqkDaZGfvV.97>

Effects of training with reduced muscle glycogen stores on athletic performance

Abstract

Traditional advice to athletes is to train with high carbohydrate availability at all times as this allows them to achieve high training volumes and enables them to train at the high intensities. However, recently a new approach has been introduced termed as carbohydrate periodization that involves performing certain training sessions with reduced muscle glycogen in order to augment training adaptations. Acute studies have shown that training strategy results in enhanced activation of certain enzymes, factors and co-factors that are responsible for mitochondrial biogenesis. However, results of long term training studies do not show unanimous results about effectiveness of such approach on endurance performance. This article summarises evidence for and against use of this approach and provides some recommendations for coaches and athletes.

Keywords: nutritional periodization, muscle glycogen, carbohydrates, performance.

■ Uvod

Cilj vsakega vrhunškega športnika kot tudi njegovega trenerja je izboljšanje tekmovalne zmogljivosti, kar dosežemo tekom trenažnega procesa, v katerem manipuliramo vadbene količine, kot so intenzivnost, trajanje in frekvenca vadbe (Tønnessen idr., 2014). Koncept načrtovanja trenažnega procesa se počasi evolucijsko spreminja, a kljub temu ostajajo osnovni principi načrtovanja vadbe enaki; poudarek je še vedno na manipulaciji vadbenih količin na posamezni vadbeni enoti z namenom doseganja športno specifičnih ciljev (Loturco in Nakamura, 2016).

V današnjem vrhunskem športu se največjo pozornost namenja učinku trenažnega procesa na povečanje zmogljivosti športnika. Po drugi strani pa raziskovalce v večji meri zanimajo mehanizmi, ki stojijo za izraženimi spremembami v telesni zmogljivosti. Znanstveniki so na primer ugotovili, da se s povečanjem velikosti in izboljšanjem funkcije mitohondrijev poveča posameznikova oksidativna kapaciteta (Irrcher idr., 2003); da vadba vzpodbudi razvejanje ožilja, kar se odrazi v izboljšanjem krvnem pretoku (Kiens idr., 1993), ter da vadba pozitivno učinkuje na vsebnost in delovanje nekaterih metaboličnih encimov (Gollnick idr., 1985; Kiens idr., 1993), ki s svojim učinkovanjem vplivajo na izboljšanje športnikove zmogljivosti (npr. večji privzem kisika in večja poraba maščob). Kljub opisanim znanstvenim odkritjem pa večina trenažnih procesov temelji tako na znanstvenih dognanjih kot tudi na preteklih izkušnjah športnikov in njihovih trenerjev.

Prehrana je za športnika izjemno pomembna komponenta trenažnega procesa. Asker Jeukendrup, eden izmed najbolj znanih športnih nutricionistov, je izjavil, da neustrezna prehrana lahko naredi odličnega športnika zelo slabega, povprečnega športnika pa ne more narediti vrhunškega. Prehrana športnika je tako v osnovi namenjena temu, da športniku omogoči izvajanje zastavljenega trenažnega procesa. V zadnjih desetletjih so znanstveniki ugotovili, da je visoka dostopnost ogljikovih hidratov (OH) med naporom ključna (Thomas, Erdman in Burke, 2016; Helge, 2017), zato se tradicionalno športnikom priporoča, da je prisotnost OH v prehrani ves čas visoka. Nedavno pa so na dan prišle ugotovitve raziskav, ki nakazujejo, da visoka dostopnost OH morda ni vedno najbolj optimalna (Baar in McGee, 2008). Tako se je

v zadnjem času pojavil pojem prehranska periodizacija, ki temelji na dnevnem prilaganju vnosa OH glede na potrebe športnika in cilj vadbe ter med drugim vključuje tudi izvajanje določenih vadbenih enot z zmanjšanimi zalogami mišičnega glikogena (Jeukendrup, 2017).

Prav manipulacija glikogenskih zalog v mišici je v zadnjem času naletela na pozornost velikega števila znanstvenikov (Philp, Hargreaves in Baar, 2012). Ti so v svojih raziskavah pokazali, da je vadba, ki se začne z zmanjšanimi zalogami glikogena, bolj učinkovita kakor vadba, ki se začne z popolnjenimi zalogami glikogena. Pokazali so, da tak način treninga poveča aktivacijo kinaz AMP, p38 MAP (Wojtaszewski idr., 2003; Chan idr., 2004) in fosforilacijo kinaze p53 (Saleem, Adihetty in Hood, 2009). Kinazi p38 MAP in AMP lahko fosforilirata transkripcijski koaktivator PGC-1 α , ki ga poznamo tudi pod izrazom "glavni regulator mitohondrijske biogeneze" (Akimoto idr., 2005; Jager idr., 2007). Raziskave so pokazale, da je dejavnost PGC-1 α dejansko povečana kot posledica treninga z zmanjšanimi zalogami mišičnega glikogena (Psilander idr., 2013). Vse skupaj to nakazuje na to, da bi trening z zmanjšanimi zalogami glikogena lahko pozitivno vplival na zmogljivost v vzdržljivostnih športih, saj bi povečana zmogljivost mitohondrijev lahko pomenila povečano proizvodnjo energije z aerobnimi procesi ter večji delež porabe maščob in tako varčevanje z omejenimi glikogenskimi zalogami. O podrobnejših učinkih vadbe z zmanjšanimi glikogenskimi zalogami (ZGZ) na molekularno fiziologijo naj bralec poišče druge odlične pregledne članke (Philp, Hargreaves in Baar, 2012; Bartlett, Hawley in Morton, 2015).

Poleg zgoraj opisanih akutnih molekularnih odzivov na vzdržljivostno vadbo z ZGZ se podobni učinki kažejo tudi na drugih fizioloških sistemih. Vadba z ZGZ ali nočni post imata pomemben vpliv na metabolizem energentov, saj se zaradi manjših zalog glikogena poveča oksidacija maščobnih kislin (Coyle idr., 1985; Hargreaves, McConnell in Proietto, 1995). Kljub temu pa lahko tovrstna oblika prehranskega načrtovanja vpliva na zmanjšano vadbena zmogljivost (Bergström idr., 1967).

Pričujoči članek predstavlja pregled trenažnih študij, ki so preiskovale dolgotrajne (≥ 1 teden) vplive dnevne periodizacije vnosa ogljikovih hidratov, kamor po definiciji tega članka spadajo raziskave, v katerih so v trenažni program vključili treninge, ki so

jih sodelujoči izvedli z zmanjšano količino mišičnega glikogena.

Raziskovalno delo na področju dnevno načrtovanega vnosa OH se je začelo leta 2005 s prvo študijo, ki jo je izvedel Hansen s sodelavci (2005) pod mentorstvom slovitega Bengta Saltina. V tej študiji so netrenirani preiskovanci 10 tednov izvajali enonožne upogibe kolka. Vadbena intervencija je bila oblikovana tako, da so vadeči z eno nogo izvajali vadbo z ZGZ. To metabolično stanje so dosegli z dvema vadbenima enotama dnevno. V prvi dopoldanski enoti so naprej na eni nogi izčrpali glikogenske zaloge. Po vmesnem dvournem premoru brez uživanja OH so izvedli še drugo vadbena enoto na isti nogi. Druga noga je služila v kontrolo in je izvajala enak vadbeni režim kot eksperimentalna noga, vendar s polnimi glikogenskimi zalogami in zgolj eno dnevno vadbena enoto. Vadba je na kontrolni nogi potekala dan po opravljeni vadbi na eksperimentalni nogi. Vadba z ZGZ je vplivala na precejšnje izboljšanje v času do utrujenosti pri 90 % maksimalne vadbene obremenitve (+294 %) eksperimentalne noge v primerjavi s kontrolno (+125 %). Poleg poročanih sistemskih fizioloških prilagoditev so avtorji ugotovili tudi pozitivne odzive nekaterih biokemičnih označevalcev neposredno v mišičnih vlaknih (citratna sintaza (CS) in beta-hidroksiacil koencim A dehidrogenaza (β -HAD)). Kljub obetavnim rezultatom je tu potrebno izpostaviti nekaj praktičnih omejitev zgornje študije. Med njih zagotovo spadajo neobičajna vadbena intervencija, unilateralni trening in netrenirani preizkušanci (Hansen idr., 2005).

V zadnjih desetih letih je bilo na tem raziskovalnem področju izvedenih precej študij, ki so preverjale učinek vadbe z ZGZ na telesno zmogljivost v daljšem časovnem obdobju. Raziskovalci so pri tem uporabljali raznolike vadbene intervencije in njihov učinek preverjali na različno treniranih preizkušancih (Tabela 1). Za lažjo primerjavo merjencev z različnih študij, smo le te razvrstili glede na njihovo stopnjo treniranosti v pet razredov v skladu z najnovejšimi priporočili (De Pauw idr., 2013), kar omogoča medsebojno primerjavo študij.

■ Trenažni status

Dolgo je veljalo dejstvo, da je učinek vadbe z ZGZ večji pri slabše treniranih posameznikih. Ta teza je bila do nedavnega podprta s strani številnih študij na netreniranih preizkušancih, ki so bili uvrščeni v kategorijo 1

ali 2 (Hansen idr., 2005; Cochran idr., 2015). Kljub temu je nedavno Marquet s sodelavci (2016) poročala o izboljšanju telesne zmogljivosti zmerno treniranih preizkušancev po enem ali treh tednih vadbe (Marquet, Brisswalter idr., 2016; Marquet, Hausswirth idr., 2016). V primeru obeh študij so se preizkušanci uvrstili v tretji razred glede na stopnjo treniranosti (De Pauw idr., 2013). V nasprotju s temi ugotovitvami pa ostali raziskovalci na podobno treniranih posameznikih niso zabeležili podobnih pozitivnih vadbenih prilagoditev (Yeo idr., 2008; Morton idr., 2009; Hulston idr., 2010; Burke idr., 2017; Gejl idr., 2017). Še vedno primanjkuje študij, ki bi omenjen prehransko-vadbeni režim testirale na visoko zmogljivih športnikih (> 71 ml O₂/kg TT), ki bi se uvrščali v 4 ali 5 stopnjo treniranosti (De Pauw idr., 2013). A neskladnost ugotovitev študij ni nujno posledica neučinkovitosti vadbe z ZGZ, temveč je lahko posledica različnih metodoloških pristopov v posamezni raziskavi. Kljub vsemu pa je mogoče zaključiti, da je trening z ZGZ vsaj enako učinkovit kakor običajni pristop k treningu, saj nobena študija ni poročala o zmanjšanem napredku v zmogljivosti po intervenciji, ki je vključevala trening z ZGZ. Ali je trening z ZGZ učinkovitejši kot tradicionalni pristop, pa je potrebno še dokončno ovrednotiti.

■ Vadbena intenzivnost in zmanjšanje vsebnosti mišičnega glikogena

Večina študij je vadbeno enoto, ki naj bi zmanjšala količino mišičnega glikogena, zasnovala po podatkih študije Stepta in sodelavcev (2001), kjer so z osmimi serijami 5-minutnega kolesarjenja pri 85 % največje aerobne moči zmanjšali zaloge mišičnega glikogena treniranih kolesarjev za 50 %. Tak model vadbe je uporabila večina študij, ki je preučevala učinkovitost treninga z ZGZ (Yeo idr., 2008; Hulston idr., 2010; Marquet, Brisswalter idr., 2016; Marquet, Hausswirth idr., 2016; Gejl idr., 2017). Ostale študije so uporabljale različne protokole intervalnega kolesarjenja (Morton idr., 2009; Cochran idr., 2015; Burke idr., 2017) pri intenzivnosti podobni zgornjih študijam. Kljub podobnemu protokolu treninga pa vse študije niso dosegle enakega zmanjšanja mišičnega glikogena, kar je lahko razlog za to, da trening ZGZ ni bil bistveno učinkovitejši od tradicionalnega. Razlog za različne stopnje

zmanjšanja mišičnega glikogena gre najverjetneje pripisati prehrani pred samim treningom ali pa nekoliko spremenjenemu protokolu. Nedavno so raziskovalci iz Liverpoola (Impey idr., 2018) postavili hipotezo, da mora biti koncentracija mišičnega glikogena na začetku vadbene enote ZGZ v razponu med 100 in 300 mmol/kg suhe mišične mase. Avtorji ugibajo, da študije, ki niso pokazale pozitivnih učinkov vadbe z ZGZ, niso dosegle tega razpona. Za lažjo predstavo, vrednosti koncentracije mišičnega glikogena v mirovanju so lahko med 350 in tudi 800 mmol/kg suhe mišične mase in so višje pri treniranih športnikih. To bi lahko pomenilo, da je pri treniranih posameznikih potreben veliko bolj naporen trening, da se doseže potrebna izpraznitev glikogenskih zalog. A ker je količino glikogena razen s pomočjo tehnike mišične biopsije skorajda nemogoče izmeriti, bo tudi to hipotezo zelo težko preveriti, še težje pa jo uporabiti v praksi.

■ Vadba z izpraznjenimi zalogami mišičnega glikogena

Skozi leta raziskovanja načrtovanega odmerjanja OH za povečanje telesne zmogljivosti se je vzporedno razvijalo tudi področje vadbenih intenzivnosti ob pomanjkanju ali zmanjšanih zalogah glikogena. Začetne študije na tem področju so uporabljale enak vadbeni režim za namen zmanjšanja zalog glikogena kot tudi za kasnejšo vadbo v tem spremenjenem metaboličnem stanju. Večina študij je kot vadbeno sredstvo uporabljala visoko intenzivni intervalni trening z ZGZ. Trening je bil zasnovan na podlagi zmogljivosti posameznika, tako da si je preiskovanec bodisi sam izbral hitrost in tempo med naporom ali pa je bila intenzivnost fiksno določena (Yeo idr., 2008; Hulston idr., 2010; Cochran idr., 2015). Med vadbo se zaradi zmanjšane dostopnosti glikogena sorazmerno zmanjša tudi proizvedena mišična moč, kar se v daljšem obdobju kaže v izgubi načrtanega obsega vadbe, ki je ena izmed najpomembnejših vadbenih količin v vrhunskem športu. Zmanjšana količina treninga in/ali večji stres na telo kot posledica treninga z ZGZ bi lahko potencialno vplivala na rezultate študij.

Kljub akutnemu upadu proizvedene mišične moči v posamezni vadbeni enoti in zmanjšanem celokupnem obsegu vadbe pa zadnje študije kažejo, da lahko tovrstna

vadba vodi do povečanja (Cochran idr., 2015) ali podobnega napredka v telesni zmogljivosti (Yeo idr., 2008; Hulston idr., 2010) kot vadba pri normalnih ali povečanih zalogah glikogena. Ta izboljšanja se po vadbi z ZGZ zgodijo pri manjšem celokupnem vadbenem obsegu glede na vadbo pri normalnih zalogah glikogena. Tako so se zaradi odstopanj pojavile špekulacije, da lahko vadba z ZGZ izrazitejše učinkuje na telesno zmogljivost kot normalna vadba, vendar samo v primeru enakega obsega vadbe pri obeh vrstah prehransko-vadbenega režima.

Pomembna značilnost vseh študij, ki so vključevale visoko intenzivni intervalni trening, je odmor med vadbenimi enotami, ki se je razlikoval med raziskovalnimi skupinami z normalnimi ali ZGZ (Yeo idr., 2008; Morton idr., 2009; Hulston idr., 2010; Cochran idr., 2015). Pri vadbi z ZGZ se namreč navadno izvedeta dve vadbeni enoti v razmaku nekaj ur. Poudarek prve vadbene enote je izčrpanje zalog glikogena za namen druge vadbe. Vadba pri normalnih zalogah glikogena pa se običajno izvaja naslednji dan, ko so zaloge glikogena spet v celoti napolnjene. Opisano vadbeno zaporedje je velik omejitveni dejavnik študij, saj lahko na rezultat vpliva že sama dnevna količina vadbe in količina počitka med vadbenimi enotami. Visokointenzivna vadba tudi sicer ni značilna za trenajni proces vrhunskih športnikov, ki večino časa trenirajo pri nižji vadbeni intenzivnosti (Tønnessen idr., 2014).

Zaradi zgornjih pomislekov glede vpliva vadbenih količin na izboljšanje telesne zmogljivosti po vadbi z ZGZ je večina nedavnih študij uporabila daljše neprekinjene oblike aerobne vadbe za preučevanje enakega učinka (Marquet, Brisswalter idr., 2016; Marquet, Hausswirth idr., 2016; Burke idr., 2017; Gejl idr., 2017), torej trenutno priporočen način treninga z izpraznjenimi zalogami glikogena (Bartlett, Hawley in Morton, 2015). Med njimi sta le dve študiji uspeli dokazati večji napredek po vadbi z ZGZ v primerjavi z napredkom po vadbi z normalnimi zalogami glikogena (Marquet, Brisswalter idr., 2016; Marquet, Hausswirth idr., 2016). Čeprav so bili raziskovalni načrti tovrstnih študij precej podobni, ne moremo iz obstoječih rezultatov povleči enotne zaključke.

Nedavno so raziskovalci v treh študijah uporabili nadgrajen vadbeni protokol, ki je bil sestavljen iz popoldanskega visoko intenzivnega treninga, ki mu je sledil prehran-

ski post do jutranje vadbe z ZGZ (Marquet, Brisswalter idr., 2016; Marquet, Hausswirth idr., 2016; Burke idr., 2017). V tuji znanstveni literaturi boste podobne vadbene režime našli pod izrazom »*sleep low training*«. Na drugi strani pa je bila kontrolna skupina vključena v enak vadbeni protokol, z izjemo vnosa OH po pozno popoldanskem treningu. Za drugačen vadbeni protokol pa se je odločil Gejl s sodelavci (2017), kjer so merjenci v enem dnevu opravili obe vadbeni enoti. Prva dopoldanska vadba je bila postavljena z namenom zmanjšanja glikogenskih zalog, nato so v popoldanski vadbi pod oteženimi pogoji opravili še drugo vadbo (Gejl idr., 2017). Če so Marquet in sodelavci v obeh študijah dosegli večje izboljšanje kot posledica treninga z ZGZ, pa to ne velja za študije Gejla s sodelavci (2017) in Burke s sodelavci (2017). V prvi študiji so izmerili zaloge glikogena po drugi vadbeni enoti in ugotovili, da se zaloge mišičnega glikogena med obema eksperimentalnima skupinama niso razlikovale in so bile občutno višje od že omenjenega razpona, ki ga priporočajo Impey in sodelavci (2018). Podobno bi lahko veljalo tudi za drugo študijo.

Vadbena intenzivnost pomembno vpliva na kasnejše molekularne odzive po vadbi (Egan idr., 2010). Čeprav so vse novejšie raziskave kot osnovno vadbeno sredstvo uporabljale podobne oblike dolgotrajno-nizko intenzivnega napora, je bilo moč zaslediti odstopanja v intenzivnosti in trajanju vadbenih enot med študijami, ki so med drugim lahko vplivala na končne rezultate. Dober primer pomembnosti intenzivnosti vadbe lahko najdemo v raziskavi Gejla s sodelavci (2017). Sprva so v svoji študiji implementirali vadbeno enoto, ki je bila sestavljena z dvournega kolesarjenja pri 75 % najvišjega srčnega utripa (max. SU), vendar so kmalu ugotovili, da je bila obremenitev postavljena previsoko, saj večina njihovih preizkušancev ni uspela dokončati vadbe. Zaradi tega so intenzivnost znižali na raven (65 % max. SU), ki je še omogočala izvajanje dolgotrajnega napora z ZGZ. Pri višji intenzivnosti (65 % VO_2 max), izraženi v maksimalni porabi kisika (VO_2 max), so vadili preizkušanci v dveh raziskavah Marqueta in sodelavcev (Marquet, Brisswalter idr., 2016; Marquet, Hausswirth idr., 2016). Študija se na žalost ne more primerjati z nedavnimi študijama (Gejl idr., 2017; Burke idr., 2017), saj avtorji niso poročali vrednosti SU ali subjektivnih ocen napora. Intenzivnost, ki so jo po modifikaciji zbrali v študiji Gejla in sodelavcev (2017), bi lahko podaljšali, o če-

mer govorijo rezultati ene izmed starejših študij (Bergström idr., 1967), kar nakazuje na dejstvo, da morda dražljaj ni bil dovolj velik. Burke in sodelavci (2017) na žalost niso poročali o intenzivnosti vadbe med treningom, zato je nemogoče predvidevati njeno ustreznost in dejansko količino mišičnega glikogena.

Na podlagi zgornjih dokazov lahko zaključimo, da je učinkovitost vadbe z ZGZ neodvisna od intenzivnosti vadbe. Najverjetneje je priporočljivo izvajanje v območju nižje do srednje intenzivnosti, saj vadba pri visoki intenzivnosti v stanju zmanjšanih zalog mišičnega glikogena ni možna. Zmanjšanje količine treninga pri visokih intenzivnostih pa lahko vodi v zmanjšanje zmogljivosti, čemur pravimo tudi efekt detreninga (ang. *detraining effect*).

■ Merjenje sprememb v zmogljivosti in porabe goriv

Za športnike je bistveno, da trenažni proces izboljša njegovo zmogljivost. Pri testiranjih zmogljivosti mora predhodno vsak raziskovalec zagotoviti zanesljivost, veljavnost in občutljivost merskega postopka (Currell in Jeukendrup, 2008). Raziskave, ki so predstavljene v našem pregledu literature, so uporabljale različne merske protokole, ki so bili v večini športno specifični, zato jih je večino težje primerjati med seboj. Poleg tega se potrebe posameznih športov med seboj razlikujejo, zato lahko izbrano vadbeno sredstvo v nekem športu deluje v večji meri kot v drugem.

Morton je s sodelavci (2009) v svoji študiji uporabil nogometno specifičen intervalni tek Yo-Yo IR2, ki so mu predhodno dokazali visoko zanesljivost (Krustrup idr., 2006). Gre za zelo visoko intenziven intervalni tekalni test, ki v večini primerov traja manj kot 15 minut (Krustrup idr., 2006). Podobno precej športno nespecifično vadbeno sredstvo je uporabil Hansen v svoji študiji, kjer so preiskovanci izvajali vadbeni program dvigovanja nog pri 90 % maksimalne moči (P max) (Hansen idr., 2005). Medtem so avtorji ostalih študij (Tabela 1) uporabljali teste, kjer so morali preiskovanci v določenem časovnem intervalu izvajati izbrano vadbeno nalogo s ciljem simulacije napora na vrhunski ravni športa. Zaradi raznolikosti zasnov predstavljenih vadbenih intervencij je nemogoče izpostaviti tisto, ki bi vsebovala najučinkovitejše vadbene količine in/

ali sredstva za doseg optimalnega cilja po vadbi z ZGZ.

Nekatere študije so preučevale tudi spremembe v oksidaciji OH in maščobnih kislin pri različnih intenzivnostih vadbe. Večina je odkrila statistično značilno povečanje oksidacije maščob in zmanjšano oksidacijo OH. Dodatno so nekatere študije, ki so uporabljale metodo izotopskih sledilcev, ugotovile povečano porabo znotrajmišičnega triacilglicerola v primerjavi s tradicionalnim treningom (Yeo idr., 2008; Hulston idr., 2010; Gejl idr., 2017). V nasprotju pa nekatere študije niso ugotovile pomembnejših razlik med eksperimentalnimi in kontrolnimi skupinami (Marquet, Brisswalter idr., 2016; Marquet, Hausswirth idr., 2016; Burke idr., 2017).

■ Trajanje vadbenih intervencij

Raziskave so se med seboj kar precej razlikovale v trajanju vadbenih intervencij, najdaljše so trajale 10 tednov, najkrajše pa zgolj teden dni. Kljub temu dolžina vadbene intervencije ne igra ključne vloge, saj so bili pozitivni učinki vadbe dokazani tako pri krajših (Marquet, Hausswirth idr., 2016) kot pri daljših študijah (Hansen idr., 2005).

■ Prehranski režimi

Preiskovanci omenjenih študijah so v času vadbenih intervencij dnevno zaužili visok vnos OH (med 5 in 9 g/kg). Z izjemo študije Gejla in sodelavcev (2017) so se podobnega prehranskega režima držali tudi v vadbenem obdobju z ZGZ. V času omejenega vnosa OH so preiskovanci v vadbeni skupini lahko zaužili le majhen beljakovinski obrok, medtem pa je kontrolna skupina zaužila normalen obrok z visokim vnosom OH. Po koncu vadbe so lahko preiskovanci v eksperimentalni skupini zaužili preostanek dnevno predvidenega vnosa OH, ki je bil količinsko enak kontrolni skupini. Tu je moč opaziti neujemanje v časovni razporeditvi obrokov med skupinama, kar lahko vpliva na končne rezultate. To dejstvo je v svoji študiji upošteval Gejl s sodelavci (2017) in vadbeni skupini dopustil vnos izokaloričnega obroka, ki je bil sestavljen z visokega vnosa maščob. S tem je povzročil, da je prišlo do razlik v dnevnem vnosu OH. A visoka vsebnost maščobe v prehrani športnika po vadbi lahko negativno vpliva na regulacijo sinteze beljakovin (Hammond idr., 2016) in

posledično na različno remodeliranje mišičnih vlaken. To kaže na to, da visok vnos maščob po vadbi z namenom ohranjanja izokaloričnosti prehrane, najbrž ni najboljša izbira.

■ Izguba telesne teže

S strani širše športne javnosti je možno dostikrat slišati dejstvo, da vadba in zmanjšan vnos OH vplivajo na izgubo telesne teže. Brez potrjene znanstvene osnove to dejstvo izhaja s strani samooklicanih prehranskih strokovnjakov, ki menijo, da lahko na povečanje telesne teže vpliva zgolj vnos OH in ne tudi maščob (Howell in Kones, 2017). Če omenjeno problematiko pustimo ob strani, je v našem primeru samo ena študija uspela dokazati izgubo telesne teže vadbene skupine z ZGZ v primerjavi s kontrolno skupino (Marquet, Brisswalter idr., 2016). Do razlik med skupinama je lahko prišlo zaradi nenatančnega spremljanja dnevnega vnosa hranil, ki je bil v domeni preiskovancev in ne raziskovalcev. V nasprotju s temi ugotovitvami pa druge študije s precej natančnejšim beleženjem dnevnega vnosa niso dokazale podobnih razlik med obema prehranskima intervencijama (Burke idr., 2017; Gejl idr., 2017).

■ Molekularne prilagoditve

Kot smo že v uvodnem delu tega prispevka omenili, vadba z ZGZ značilno poveča odzive pomembnih signalnih molekul v procesu mitohondrijske biogeneze. V skladu s temi ugotovitvami so nekatere vadbene intervencije odkrile pozitivne spremembe na celičnem nivoju. Nekatere študije so po končani vadbeni intervenciji z ZGZ dokazale povečano aktivnost CS (Hansen idr., 2005; Yeo idr., 2008), HAD (Yeo idr., 2008; Hulston idr., 2010), medtem ko druge študije niso ugotovile pomembnih razlik v aktivnosti CS (Cochran idr., 2015; Gejl idr., 2017) in HAD (Hansen idr., 2005; Gejl idr., 2017) med obema prehranskima strategijama.

■ Mišični glikogen v mirovanju

Mišični glikogen je pomemben dejavnik telesne zmogljivosti (Burke, van Loon in Hawley, 2017). Dolgo je namreč znano, da višja vsebnost mišičnega glikogena vpliva na boljšo vzdržljivostno zmogljivost (Karl-

son in Saltin, 1971), zato se športniki v glavnem nekaj dni pred tekmovanjem poslužujejo povečanega vnosa OH z namenom povečanja glikogenskih zalog (Burke, van Loon in Hawley, 2017). Zmožnost telesa za večji privzem mišičnega glikogena je ključen dejavnik za povečanje zmogljivosti med vzdržljivostnim naporom.

Nekatere študije so poročale povečano vsebnost glikogena v mirovanju po vadbi z ZGZ (Hansen idr., 2005; Yeo idr., 2008), vendar podobnega napredka ne poročajo tudi ostale študije (Cochran idr., 2015; Gejl idr., 2017), kjer je bil napredek v primerjavi s kontrolno skupino precej nižji, vendar še vseeno pomemben.

Vadba z ZGZ vpliva na povečano oksidacijo maščobnih kislin in na manjšo porabo mišičnega glikogena, katerega znižane vrednosti so v veliki meri povezane z utrujenostjo (Bergström idr., 1967). S tem delovanjem podrobno opisana prehranska strategija predstavlja pomemben potencialen dodatek k obstoječim strategijam treninga dolgotrajnega napora (npr. večurno kolesarjenje).

■ Zaključek

Kljub temu da so raziskave s področja akutne molekularne fiziologije napora pokazale, da je trening z ZGZ učinkovitejši od treninga z zapolnjenimi zalogami mišičnega glikogena, se to v trenažnih študijah, ki so trajale več tednov, ni vedno izkazalo za resnično. Obstaja več razlogov za pojavnost tega odstopanja med različnimi trajajočimi raziskavami. Primarno je mogoče, da prehranski režim sam po sebi sploh ni vplival na izboljšanje zmogljivosti, ampak je prvotno na to vplival vadbeni proces pri normalni vsebnosti glikogena. Možno je tudi, da so v večini študij testirali telesno zmogljivost s premalo občutljivimi testi, ki niso natančno zaznali potencialnih učinkov dane prehranske strategije ali pa trening z ZGZ ni bil izveden z zadostnim zmanjšanjem mišičnega glikogena.

Navkljub mešanemu rezultatom je začel velik del športnikov vključevati ta prehranski režim v sklop svojega trenažnega procesa, saj večina zaznava njeno učinkovitost (Stellingwerff, 2012; Stellingwerff, 2013). Novejša literatura dokazuje, da vadba z ZGZ ne zmanjša vadbenih prilagoditev, temveč jih lahko celo poveča. Predvsem vsem vzdržljivostnim športnikom svetujemo upora-

bo vadbe z ZGZ za doseg optimalnega rezultata.

V zaključku je potrebno poudariti, da še vedno primanjkuje močnih dokazov o učinkovitosti opisane kombinacije treninga in spremenjenega prehranskega režima. Kljub vsemu metoda ne vpliva negativno na vadbene prilagoditve in lahko v nekaterim primerih celo izboljša izbrane parametre vadbene zmogljivosti. V prihodnje se kaže potreba po nadgradnji obstoječih dokazov z novimi študijami, ki bi natančneje opredelile najučinkovitejše strategije vadbe z ZGZ.

■ Priporočila

Športnikom in trenerjem, ki se odločijo, da v trenažni proces vpeljejo trening z zmanjšanimi zalogami glikogena, se svetuje:

- Da je vadbeni enota, katere namen je zmanjšanje zaloge mišičnega glikogena, kar se da intenzivna, da se doseže zadostno zmanjšanje zalog mišičnega glikogena.
- Da se v času, ko je vnos ogljikovih hidratov zmanjšan, torej po prvi vadbeni enoti, športniku zagotovi zadosten vnos beljakovin, ki bodo pomagale pri adaptacijah na celični ravni ter preprečile ali vsaj omilile lakoto.
- Da športnik pred vadbeno enoto, katere namen je trening z zmanjšanimi zalogami mišičnega glikogena, zaužije 20–25 gramov beljakovin, da se prepreči preveliko razgradnjo mišičnih vlaken med naporom.
- Da je vadbeni enota, katere namen je trening z zmanjšanimi zalogami mišičnega glikogena, srednje intenziven.
- Da se ob izvajanju vadbene enote doda ergogena sredstva, npr. kofein in namakanje ust s sladko tekočino (ang. mouth rinsing).

Tabela 1

Pregled raziskav, ki so preučevale vpliv vadbe z zmanjšanimi zalogami glikogena na telesno zmogljivost (1. del)

Raziskava	Stopnja telesne zmogljivosti (DePauw idr., 2013)	Trajanje študije	Vadba in prehranska intervencija	Parametri telesne zmogljivosti	Biokemijski označevalci
Hansen idr., 2005	Zdravi posamezniki (n = 7) RZ: 2 ¹	10 tednov	2 eksperimentalna pogoja: Posamezniki so eno nogo trenirali (iztegovanje kolena) v pogojih ZG in drugo v NG – ZG: 1. dan: dva treninga, drugi v pogojih ZG; 2. uri odmora, 2. dan počitek. – NG: 1. In 2. dan po en trening, oba v pogojih NG.	Čas do utrujenosti pri 90 % največje obremenitve: ↑ v obeh nogah, ZG (+294 %), NG (+125 %)	↑ HAD aktivnost le v ZG ↑ CS aktivnost v obeh nogah, večji prirastek v ZG
Yeo idr., 2008	Moški kolesarji in triatlonci (n = 14) RZ: 3	3 tedni	2 eksperimentalna pogoja: – NG: dva treninga dnevno; 100 minut kolesarjenja zjutraj in HIIT uro kasneje (8 x 5 min na največji možni intenzivnosti). – NG: en dnevni trening, dan 1 100 minut kolesarjenja in drugi dan HIIT (oboje enako kot zgoraj).	Vzdržljivostna zmogljivost (60 min pri 70 % VO ₂ peak, čemur je sledila 60 min TT: – Podoben ↑ v moči med TT v obeh skupinah (+10.2 % in 12.2 % za ZG in NG). – ↑ Poraba maščob pri ZG. ↓ največja moč med HIIT pri ZG v primerjavi z	↑ mišični glikogen v mirovanju pri ZG = mitoDNA v obeh skupinah ↑ CS v ZG ↑ HAD v ZG → PGC-1α v obeh skupinah ↑ COX IV v ZG → COX II v obeh skupinah → PGC-1α količina beljakovine → AMPK fosforilacija
Morton idr., 2009	Moški kolesarji (n = 23) RZ: 3	6 tednov	3 Eksperimentalni pogoji: ZG: Dva dnevna treninga HIIT (5 x 3 min pri hitrosti 70 % VO ₂ max), sledil 3–4 urni odmor brez vnosa OH. ZG+OH: Enako kot zgoraj, z dodatkom ogljikovih hidratov tik pred in med drugim HIIT. – NG: Trening enkrat dnevno, OH vnos tudi med vadbo.	↑ VO ₂ max (podobno vseh skupinah) ↑ čas do utrujenosti YoYo test (podobno v vseh skupinah).	↑ HSP70, HSP60, MnSOD, COXIV, PGC-1α (brez statistično značilnih razlik, čeprav je tendenca k bolj-šemu odzivu pri ZG).

Tabela 2

Pregled raziskav, ki so preučevale vpliv vadbe z zmanjšanimi zalogami glikogena na telesno zmogljivost (2. del)

Raziskava	Stopnja telesne zmogljivosti (DePauw idr., 2013)	Trajanje študije	Vadba in prehranska intervencija	Parametri telesne zmogljivosti	Biokemijski označevalci
Hulston idr., 2010	Moški kolesarji (n = 14) RZ: 3 in 4 razred	3 tedni	2 eksperimentalni skupini: – ZG: 2 dnevna treninga, prvi aerobni (@90 % VO ₂ max, 90 min) in eno uro kasneje HIIT (8 x 5 min), drugi dan prosto. – NG: 1 trening dnevno, enkrat aerobni trening, drugi dan HIIT (enako kot zgoraj).	60 min kolesarjenja pri 70 % VO ₂ max, čemur je sledil TT, ki naj bi trajal 60 minut: ↓ čas TT (-10.2 % v NG in -10.5 % v ZG) – ↑ poraba maščob pri ZG – ↓ moč med HIIT pri ZG	↑ količina mišičnega glikogena v obeh skupinah ↑ poraba notrajmišičnih maščob pri ZG ↓ poraba mišičnega glikogena pri ZG ↑ CD36 v obeh skupinah ↑ HAD v ZG in ↓ v NG → COXII in COXV v obeh skupinah
Cochran idr., 2015	Zdravi posamezniki (n = 18) RZ: 1/2	2 tedna	2 eksperimentalni skupini. Treningi so bili HIIT (5 x 4 min pri 60 % največje moči). – ZG so trenirali dvakrat dnevno s 3 urami odmora, drugi dan so počivali. – NG so trenirali enkrat dnevno.	250-kJ TT ↑ v povprečni moči, večji prirastek pri ZG v primerjavi z NG (+16 % proti + 7 %)	↑ aktivnost CS (+30 % v obeh skupinah) ↑ količina beljakovin CS in COXIV v obeh skupinah

Raziskava	Stopnja telesne zmogljivosti (DePauw idr., 2013)	Trajanje študije	Vadba in prehranska intervencija	Parametri telesne zmogljivosti	Biokemijski označevalci
Marquet, Hauswirth idr., 2016	Moški kolesarji (n = 11) RZ: 3 (zgornji razred)	Teden dni	2 eksperimentalni skupini: – ZG: Zvečer 1 ura pri 6 5% največje moči, zjutraj HIIT (8 x 5 min pri 85 % največje moči). – NG enako kot zgoraj, le z dodatkom OH med obema treningoma.	20km kolesarski TT ↓ čas pri ZG (-3.23 %) → čas pri NG (-1.04 %)	
Marquet, Brisswalter idr., 2016	Moški triatlonci (n = 21) RZ: 3	3 tedni	2 eksperimentalni skupini: – ZG: Zvečer 1 ura pri 65 % največje moči, zjutraj HIIT (8 x 5 min pri 85 % največje moči). – NG enako kot zgoraj, le z dodatkom OH med obema treningoma.	Supramaksimalen test pri 150 % največje aerobne moči ↑ čas do utrujenosti pri ZG (+12.5 %) → čas do utrujenosti pri NG (+1.63 %)	↓ masa pri ZG ↓ poraba OH pri ZG pri 70 % največje aerobne moči
				Simulacija triatlonske dirke (10 km teka) ↓ čas pri ZG (-3 %) → čas pri NG (-0.1 %)	

Tabela 3

Pregled raziskav, ki so preučevale vpliv vadbe z zmanjšanimi zalogami glikogena na telesno zmogljivost (3. del)

Raziskava	Stopnja telesne zmogljivosti (DePauw idr., 2013)	Trajanje študije	Vadba in prehranska intervencija	Parametri telesne zmogljivosti	Biokemijski označevalci
Burke idr., 2017	Športniki hitre hoje (n = 21) RZ 3 in 4 ² razred	3 tedni	3 eksperimentalne skupine: – LCHF: Nizkoogljikohidratna dieta z manj kot 50 g OH/ dan – NG: Visok vnos ogljikovih hidratov ves čas (8.6 g/kg OH/dan). – ZG: periodizacija vnosa ogljikovih hidratov tako, da so bili nekateri treningi narejeni z zmanjšanimi zalogami mišičnega glikogena.	Čas zar 10 km hitre hoje: ↓ ZG (-6.6 %), NG (-4.1 %) = LCHF (-1.6 %) VO ₂ peak: ↑ NG, ZG, LCHF Ekonomija hoje pri 80% VO ₂ peak: → ZG, NG; ↓ LCHF	
Gejl idr., 2017	Vzdržljivostni športniki (n = 26) RZ: 3 in 4 razred	4 tedni	2 eksperimentalni skupini: – ZG: Zjutraj HIIT (6 x 5 min pri 85 % HRmax), čemur je čez 7 ur sledil 2 uri dolg trening pri 65 % HRmax. – NG: Enako kot zgoraj, le da je bil med odmorom vnos ogljikovih hidratov visok.	30 min TT: VO ₂ max ↑ ZG in NG (+5 % oziroma 6 %) Povprečna moč med TT: ↑ ZG in NG (+6 % oziroma 5 %)	Količina mišičnega glikogena v mirovanju ↑ ZG in NG (+18 oziroma 15 %) ↑ aktivnost CS v ZG in NG (+11 oziroma 12 %) → aktivnost HAD

Legenda. ZG – vadbena skupinama z zmanjšano vsebnostjo glikogena; NG – vadbena skupina z običajno vsebnostjo glikogena; RZ – raven telesne zmogljivosti; HIIT – visoko intenzivni intervalni trening; TT – dirka na čas; LCHF – nizkoogljikohidratna dieta; HRmax – največji srčni utrip; ¹ – VO₂max podatki niso bili na voljo, klasifikacija opravljena na podlagi največje aerobne moči; ² – Avtorji so sprva preiskovance uvrstili med vrhunske športnike zaradi udeležbe na OL, vendar smo jih kasneje na podlagi njihove nižje porabe kisika uvrstili v 3 in 4 kategorijo.

Literatura

- Akimoto, T., Pohnert, S. C., Li, P., Zhang, M., Gumbs, C., Rosenberg, P. B., Williams, R. S. and Yan, Z. (2005) 'Exercise Stimulates Pgc-1 α Transcription in Skeletal Muscle through Activation of the p38 MAPK Pathway', *Journal of Biological Chemistry*, 280(20), pp. 19587–19593. doi: 10.1074/jbc.M408862200.
- Baar, K. and McGee, S. (2008) 'Optimizing training adaptations by manipulating glycogen', *European Journal of Sport Science*, 8(2), pp. 97–106. doi: 10.1080/17461390801919094.
- Bartlett, J. D., Close, G. L., Drust, B. and Morton, J. P. (2014) 'The emerging role of p53 in exercise metabolism', *Sports Medicine*, 44(3), pp. 303–309. doi: 10.1007/s40279-013-0127-9.
- Bartlett, J. D., Hawley, J. A. and Morton, J. P. (2015) 'Carbohydrate availability and exercise training adaptation: Too much of a good thing?', *European Journal of Sport Science*, 15(1), pp. 3–12. doi: 10.1080/17461391.2014.920926.
- Bergström, J., Hermansen, L., Hultman, E. and Saltin, B. (1967) 'Diet, Muscle Glycogen and Physical Performance', *Acta Physiologica Scandinavica*, 71(2–3), pp. 140–150. doi: 10.1111/j.1748-1716.1967.tb03720.x.
- Burke, L. M., van Loon, L. J. C. and Hawley, J. A. (2017) 'Postexercise muscle glycogen re-synthesis in humans', *Journal of Applied Physiology*, 122(5), pp. 1055–1067. doi: 10.1152/jappphysiol.00860.2016.
- Burke, L. M., Ross, M. L., Garvican-Lewis, L. A., Welvaert, M., Heikura, I. A., Forbes, S. G., Mirtschin, J. G., Cato, L. E., Strobel, N., Sharma, A. P. and 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(9), pp. 2785–2807. doi: 10.1113/JP273230.
- Chan, M. H. S., McGee, S. L., Watt, M. J., Hargreaves, M. and Febbraio, M. a (2004) 'Altering dietary nutrient intake that reduces glycogen content leads to phosphorylation of nuclear p38 MAP kinase in human skeletal muscle: association with IL-6 gene transcription during contraction', *FASEB journal: official publication of the Federation of American Societies for Experimental Biology*, 18(14), pp. 1785–7. doi: 10.1096/fj.03-1039fj.
- Cochran, A. J. R., Myslik, F., MacInnis, M. J., Percival, M. E., Bishop, D., Tarnopolsky, M. A. and Gibala, M. J. (2015) 'Manipulating Carbohydrate Availability between Twice-Daily Sessions of High-Intensity Interval Training Over 2 Weeks Improves Time-Trial Performance', *International Journal of Sport Nutrition and Exercise Metabolism*, 25(5), pp. 463–470. doi: 10.1123/ijsnem.2014-2063.
- Coyle, E. F., Coggan, R., Hemmert, M. K., Lowe, R. C. and Walters, T. J. (1985) 'Substrate usage during prolonged exercise following a preexercise meal', *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 59(2), pp. 429–433. Available at: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Citation&list_uids=3897180 & article/substrate, GI and exercise/GI & exercise & substrate metabolism/1985,coyle,JAP - Substrate usage during.
- Currell, K. and Jeukendrup, A. E. (2008) 'Validity, reliability and sensitivity of measures of sporting performance.', *Sports medicine*, 38(4), pp. 297–316. doi: 10.2165/00007256-200838040-00003.
- Egan, B., Carson, B. P., Garcia-Roves, P. M., Chibalin, A. V., Sarsfield, F. M., Barron, N., McCaffrey, N., Moyna, N. M., Zierath, J. R. and O'Gorman, D. J. (2010) 'Exercise intensity-dependent regulation of peroxisome proliferator-activated receptor coactivator-1 mRNA abundance is associated with differential activation of upstream signalling kinases in human skeletal muscle.', *The Journal of physiology*, 588(Pt 10), pp. 1779–90. doi: 10.1113/jphysiol.2010.188011.
- Gejl, K. D., Thams, L., Hansen, M., Rokkedal-Lausch, T., Plomgaard, P., Nybo, L., Larsen, F. J., Cardinale, D. A., Jensen, K., Holmberg, H.-C., Vissing, K. and Ørtenblad, N. (2017) 'No Superior Adaptations to Carbohydrate Periodization in Elite Endurance Athletes', *Medicine & Science in Sports & Exercise*, (July), p. 1. doi: 10.1249/MSS.0000000000001377.
- Gollnick, P. D., Riedy, M., Quintinskie, J. J. and Bertocci, L. a (1985) 'Differences in metabolic potential of skeletal muscle fibres and their significance for metabolic control', *The Journal of experimental biology*, 115, pp. 191–9. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/4031764>.
- Hammond, K. M., Impey, S. G., Currell, K., Mitchell, N., Shepherd, S. O., Jeromson, S., Hawley, J. A., Close, G. L., Hamilton, D. L., Sharples, A. P. and Morton, J. P. (2016) 'Postexercise high-fat feeding suppresses p70S6K1 activity in human skeletal muscle', *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 48(11), pp. 2108–2117. doi: 10.1249/MSS.0000000000001009.
- Hansen, A. K., Fischer, C. P., Plomgaard, P., Andersen, J. L., Saltin, B. and Pedersen, B. K. (2005) 'Skeletal muscle adaptation: training twice every second day vs. training once daily', *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 98(1), pp. 93–9. doi: 10.1152/jappphysiol.00163.2004.
- Hargreaves, M., McConell, G. and Proietto, J. (1995) 'Influence of muscle glycogen on glycogenolysis and glucose uptake during exercise in humans.', *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)*, 78(1), pp. 288–92. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7713825>.
- Helge, J. W. (2017) 'A high carbohydrate diet remains the evidence based choice for elite athletes to optimise performance', *The Journal of Physiology*, 595(9), pp. 2775–2775. doi: 10.1113/JP273830.
- Howell, S. and Kones, R. (2017) "'Calories in, calories out" and macronutrient intake: The Hope, Hype, and Science of Calories.', *American Journal of Physiology - Endocrinology And Metabolism*, p. ajpendo.00156.2017. doi: 10.1152/ajpendo.00156.2017.
- Hulston, C. J., Venable, M. C., Mann, C. H., Martin, C., Philp, A., Baar, K. and Jeukendrup, A. E. (2010) 'Training with low muscle glycogen enhances fat metabolism in well-trained cyclists', *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 42(11), pp. 2046–2055. doi: 10.1249/MSS.0b013e3181dd5070.
- Impey, S. G., Hearn, M. A., Hammond, K. M., Bartlett, J. D., Louis, J., Close, G. L. in Morton, J. P. (2018). Fuel for the Work Required: A Theoretical Framework for Carbohydrate Periodization and the Glycogen Threshold Hypothesis. *Sports Medicine*, 1-18.
- Irrcher, I., Adhietty, P. J., Joseph, A.-M., Ljubcic, V. and Hood, D. A. (2003) 'Regulation of mitochondrial biogenesis in muscle by endurance exercise.', *Sports medicine (Auckland, N.Z.)*, 33(11), pp. 783–93. doi: 10.2165/00007256-200333110-00001.
- Jager, S., Handschin, C., St-Pierre, J. and Spiegelman, B. M. (2007) 'AMP-activated protein kinase (AMPK) action in skeletal muscle via direct phosphorylation of PGC-1', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(29), pp. 12017–12022. doi: 10.1073/pnas.0705070104.
- Jeukendrup, A. E. (2017) 'Periodized Nutrition for Athletes', *Sports Medicine*. Springer International Publishing, 47, pp. 51–63. doi: 10.1007/s40279-017-0694-2.
- Karlsson, J. and Saltin, B. (1971) 'Diet, muscle glycogen, and endurance performance.', *Journal of Applied Physiology*, 31(2), pp. 203–206.
- Kiess, B., Essen-Gustavsson, B., Christensen, N. J. in Saltin, B. (1993) 'Skeletal muscle substrate utilization during submaximal exercise in man: effect of endurance training.', *The Journal of physiology*, 469, pp. 459–78. doi: 10.1113/jphysiol.1993.sp019823.
- Krustrup, P., Mohr, M., Nybo, L., Jensen, J. M., Nielsen, J. J. in Bangsbo, J. (2006) 'The Yo-Yo IR2 test: physiological response, reliability, and application to elite soccer.', *Medicine and science in sports and exercise*, 38(9), pp. 1666–73. doi: 10.1249/01.mss.0000227538.20799.08.
- Loturco, I. and Nakamura, F. Y. (2016) 'Training Periodisation: an Obsolete Methodology?', *Aspetar sports medicine journal*, (May).
- Marquet, L. A., Brisswalter, J., Louis, J., Tiollier, E., Burke, L. M., Hawley, J. A. and Hausswirth, C. (2016) 'Enhanced endurance performance by periodization of carbohydrate intake: "Sleep Low" strategy', *Medicine and Science*

- in *Sports and Exercise*, 48(4), pp. 663–672. doi: 10.1249/MSS.0000000000000823.
30. Marquet, L. A., Hausswirth, C., Molle, O., Hawley, J. A., Burke, L. M., Tiollier, E. and Brisswalter, J. (2016) 'Periodization of Carbohydrate Intake: Short-Term Effect on Performance', *Nutrients*, 8(12), p. 755. doi: 10.3390/nu8120755.
 31. Morton, J. P., Croft, L., Bartlett, J. D., MacLaren, D. P. M., Reilly, T., Evans, L., McArdle, A. and Drust, B. (2009) 'Reduced carbohydrate availability does not modulate training-induced heat shock protein adaptations but does upregulate oxidative enzyme activity in human skeletal muscle', *Journal of Applied Physiology*, 106(5), pp. 1513–1521. doi: 10.1152/jappphysiol.00003.2009.
 32. De Pauw, K., Roelands, B., Cheung, S. S., de Geus, B., Rietjens, G. and Meeusen, R. (2013) 'Guidelines to Classify Subject Groups in Sport-Science Research', *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 8(2), pp. 111–122. doi: 10.1123/ijspp.8.2.111.
 33. Philp, A., Hargreaves, M. and Baar, K. (2012) 'More than a store: regulatory roles for glycogen in skeletal muscle adaptation to exercise', *AJP: Endocrinology and Metabolism*, 302(11), pp. E1343–E1351. doi: 10.1152/ajpendo.00004.2012.
 34. Psilander, N., Frank, P., Flockhart, M. and Sahlin, K. (2013) 'Exercise with low glycogen increases PGC-1 α gene expression in human skeletal muscle', *European Journal of Applied Physiology*, 113(4), pp. 951–963. doi: 10.1007/s00421-012-2504-8.
 35. Saleem, A., Adhietty, P. J. and Hood, D. A. (2009) 'Role of p53 in mitochondrial biogenesis and apoptosis in skeletal muscle', *Physiol Genomics*, 37(1), pp. 58–66. doi: 10.1152/physiolgenomics.90346.2008.
 36. Stellingwerff, T. (2012) 'Case Study: Nutrition and Training Periodization in Three Elite Marathon Runners', *International Journal of Sport Nutrition and Exercise Metabolism*, 22(5), pp. 392–400. doi: 10.1123/ijsnem.22.5.392.
 37. Stellingwerff, T. (2013) 'Contemporary nutrition approaches to optimize elite marathon performance.', *International journal of sports physiology and performance*, 8(5), pp. 573–8. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23579229>.
 38. Stepto, N. K., Martin, D. T., Fallon, K. E. and Hawley, J. A. (2001) 'Metabolic demands of intense aerobic interval training in competitive cyclists. / Demande metabolique d'un entrainement aerobie fractionne intensif chez des coureurs cyclistes.', *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 33(2), pp. 303–310. Available at: <http://articles.sirc.ca/search.cfm?id=5-672716%5Cnhttp://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=sph&AN=SPHS-672716&site=ehost-live%5Cnhttp://www.wilkins.com>.
 39. Thomas, D. T., Erdman, K. A. and Burke, L. M. (2016) 'Nutrition and Athletic Performance', *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 48(3), pp. 543–568. doi: 10.1249/MSS.0000000000000852.
 40. Tønnessen, E., Sylta, Ø., Haugen, T. A., Hem, E., Svendsen, I. S. and Seiler, S. (2014) 'The road to gold: training and peaking characteristics in the year prior to a gold medal endurance performance.', *PLoS one*. Public Library of Science, 9(7), p. e101796. doi: 10.1371/journal.pone.0101796.
 41. Wojtaszewski, J. F. P., MacDonald, C., Nielsen, J. N., Hellsten, Y., Hardie, D. G., Kemp, B. E., Kiens, B. and Richter, E. A. (2003) 'Regulation of 5'AMP-activated protein kinase activity and substrate utilization in exercising human skeletal muscle', *American Journal of Physiology - Endocrinology And Metabolism*, 284(4), pp. E813–E822. doi: 10.1152/ajpendo.00436.2002.
 42. Yeo, W. K., Paton, C. D., Garnham, A. P., Burke, L. M., Carey, A. L. and Hawley, J. A. (2008) 'Skeletal muscle adaptation and performance responses to once a day versus twice every second day endurance training regimens', *Journal of Applied Physiology*, 105(5), pp. 1462–1470. doi: 10.1152/jappphysiol.90882.2008.

■ Zahvala

Tim Podlogar se zahvaljuje Javnemu študentskemu, 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.

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