



ENTRENAMIENTO DEL INTESTINO PARA ATLETAS

Asker Jeukendrup, PhD | School of Sport Exercise and Health Sciences | Loughborough University
Leicestershire | UK

PUNTOS CLAVE

- Durante el ejercicio prolongado, el tracto gastrointestinal (GI) tiene un papel crítico en el suministro de carbohidratos y líquidos hacia la sangre. Por lo tanto, el GI puede ser un factor determinante en el rendimiento.
- Los problemas GI son frecuentes en los atletas de resistencia y pueden prevenirse adaptando al intestino durante el entrenamiento a las condiciones específicas a las que será expuesto durante las competencias.
- El “entrenamiento del intestino” puede mejorar la comodidad estomacal y reducir los síntomas de malestar GI.
- Existe una cantidad considerable de evidencias que respaldan el hecho de que el tracto GI es altamente adaptable.
- El tracto GI, y las proteínas transportadoras en él, se ajustan a los cambios en la alimentación y específicamente a los nutrientes.
- El llamado “entrenamiento nutricional” puede incrementar el vaciamiento gástrico, la absorción, y posiblemente reducir la posibilidad de problemas GI severos, mejorando así el rendimiento de resistencia y creando una mejor experiencia para el atleta.

INTRODUCCIÓN

El funcionamiento del tracto gastrointestinal (GI) puede tener un efecto importante en el rendimiento de resistencia por dos razones principales, 1) el tracto GI es el responsable del suministro de carbohidratos y líquidos hacia la sangre durante el ejercicio prolongado, y se ha demostrado que el aporte de ambos puede retardar la fatiga y aumentar el rendimiento de resistencia, 2) existe una alta incidencia de problemas GI en atletas que participan en deportes de resistencia, sugiriendo que la función del sistema GI puede comprometerse en algunos atletas bajo estas condiciones.

Con frecuencia los atletas subestiman la importancia del tracto GI. Invierten mucho tiempo pensando en cómo preparar sus músculos para la competencia, pero no piensan, o lo hacen muy poco, acerca del acondicionamiento del tracto GI. El suministro de líquidos y carbohidratos de fuentes exógenas puede ser crítico para el rendimiento, especialmente durante el ejercicio prolongado (Jeukendrup, 2011). Además, los síntomas GI como llenura abdominal, calambres, diarreas y vómitos son comunes en muchos deportes, especialmente en los de resistencia (de Oliveira et al., 2014). Sin un adecuado funcionamiento del sistema GI, el suministro de nutrientes puede comprometerse y producirse un rango amplio de síntomas GI.

Está claro que el tracto intestinal es un órgano altamente adaptable y se ha propuesto que un entrenamiento enfocado en él puede mejorar el aporte de nutrientes durante el ejercicio y a la vez aliviar algunos (o todos) los síntomas de malestar GI (Jeukendrup & McLaughlin, 2011). A este proceso algunas veces se le denomina como “entrenamiento del intestino” y ha recibido relativamente poca atención en las publicaciones científicas. Este artículo de Sports Science Exchange aportará un breve resumen de las evidencias que sugieren que el sistema GI se adapta al entrenamiento nutricional y discutirá cómo este conocimiento puede usarse en la práctica.

VACIAMIENTO GÁSTRICO

La principal barrera del aporte de carbohidratos y líquidos exógenos hacia la sangre y finalmente a los músculos en contracción es el estómago. El

estómago es el portero del intestino y el vaciamiento gástrico determinará el suministro de nutrientes y líquidos hacia el intestino. Anecdóticamente, los atletas se quejan de la acumulación de bebidas en el estómago y de sentirse llenos, especialmente durante el ejercicio de alta intensidad o el ejercicio prolongado en condiciones de calor (Neufer et al., 1989). La deshidratación puede contribuir a este fenómeno y hacer que los síntomas empeoren (Neufer et al., 1989; Rehrer et al., 1990). También existe evidencia anecdótica de que el estómago puede adaptarse a la ingesta de grandes volúmenes de líquidos, sólidos o sus combinaciones. Por ejemplo, se sabe que los concursantes serios en las competencias de comida “entrenan” su estómago para soportar, con menos malestar, grandes volúmenes de alimentos en un período de tiempo corto. A través de un entrenamiento regular son capaces de consumir volúmenes de comida que resultan impensables para una persona desentrenada promedio. El récord actual de todos los tiempos es de 69 hot dogs (con pan) en 10 minutos. Para alcanzar esto, los competidores entrenan usando varios métodos: masticando grandes pedazos de goma de mascar por periodos de tiempo prolongados, la extensión del estómago a través de la ingesta de líquidos o por el consumo de los alimentos de la competencia. Los volúmenes se incrementan progresivamente y toma varias semanas alcanzar el nivel donde estos comedores pueden ser competitivos. Esto demuestra la adaptabilidad del estómago. Realizar este “entrenamiento estomacal” tiene principalmente dos efectos, 1) expandir el estómago para contener más alimentos, y 2) un estómago lleno puede tolerarse mejor ya que no se percibe como lleno. Ambos aspectos son relevantes ante una situación de ejercicio.

Las recomendaciones actuales de ingesta de líquidos durante el ejercicio sugieren prevenir la pérdida de 2% de la masa corporal (deshidratación moderada). Especialmente en atletas entrenados en condiciones de calor, cuando las tasas de sudoración son elevadas, las recomendaciones de ingesta de líquidos son altas. Tales consumos pueden producir malestar estomacal y en algunos casos problemas GI. Por lo tanto, los atletas generalmente manejan el confort GI por un lado y la administración de líquidos y carbohidratos por otro. Nosotros hemos recomendado entrenar con ingestas elevadas para que haya menos malestar y menos posibilidad de malestar GI (Jeukendrup, 2013; 2014; Jeukendrup & McLaughlin, 2011). Sin embargo, hay muy pocos estudios que hayan investigado

directamente los efectos del “entrenamiento nutricional del estómago”.

Lambert et al. (2008) pidieron a un grupo de corredores correr 5 veces mientras consumían una solución de carbohidratos y electrolitos a un volumen similar a su tasa de sudoración durante 90 min a 65% de su VO_2 máx en un ambiente de $\sim 25^\circ\text{C}$ y 30% de humedad relativa (HR). Este volumen de líquidos fue elevado y produjo un gran malestar durante la primera carrera. De manera interesante, ellos observaron que el confort estomacal mejoraba significativamente con el paso del tiempo tras la práctica de estas ingestas elevadas, y en la cuarta y quinta carrera, los corredores fueron capaces de tolerar estos grandes volúmenes.

Debe señalarse que la mejora del confort ocurrió sin cambios medibles en la tasa de vaciamiento gástrico (Lambert et al., 2008). Posiblemente, el estómago se adaptó extendiendo sus paredes permitiendo un mayor espacio para los líquidos. Esto probablemente reduciría las sensaciones de malestar estomacal y el estímulo de un vaciamiento gástrico más rápido. Especialmente en aquellos atletas que experimentan malestares GI, incluso con volúmenes relativamente pequeños de líquidos, entrenar la ingesta de volúmenes mayores puede ser una estrategia efectiva para evitar estos problemas en las carreras.

Los estudios también han demostrado que el vaciamiento gástrico de carbohidratos puede acelerarse incrementando su ingesta. Cunningham et al. (1991) suplementaron la alimentación de dos grupos de voluntarios con 400 g de glucosa al día durante tres días. El tiempo para vaciar la mitad de la glucosa en la comida de prueba fue significativamente más rápido después que la alimentación usual fue suplementada con glucosa comparada con sólo la dieta estándar (promedios [rangos] 20.7 [4.6-36.8] vs. 29.1 [19.8-38.4] min). Es interesante que el vaciamiento gástrico de una bebida con proteínas no se modificó (promedio [rangos] 18.0 [12.5-23.6] vs. 16.1 [9.6-22.7] min). Los autores concluyeron que puede ocurrir una adaptación rápida y específica de los mecanismos regulatorios del intestino delgado sobre el vaciamiento gástrico de soluciones de nutrientes en respuesta a los incrementos de la carga alimentaria. Otro estudio demostró que la suplementación de la alimentación usual con 440 g de glucosa al día durante cuatro a siete días acelera el vaciamiento gástrico tanto de la glucosa como de la fructosa (tiempo medio de 82 ± 8 vs. 106 ± 10 min para glucosa y 73 ± 9 vs. 106 ± 9 min para fructosa), (Horowitz et al., 1996). Un tercer y más reciente estudio mostró que la ingesta de 120 g de fructosa durante tres días aceleró el vaciamiento gástrico de la fructosa pero no de la glucosa (Yau et al., 2014). En estos estudios parece que una manipulación alimentaria de una duración relativamente corta (tres días) fue suficiente para producir adaptaciones en el vaciamiento gástrico.

En resumen, desafíos nutricionales específicos producen adaptaciones del vaciamiento gástrico específicas, y se observan efectos sólo después de tres días de manipulaciones alimentarias. A pesar de que muy pocos estudios han entrenado particularmente al intestino para mejorar su tolerancia y el vaciamiento gástrico durante el ejercicio, en aquellos que se han realizado, los resultados lucen generalmente prometedores.

TRANSPORTE INTESTINAL DE AZÚCAR

Una vez vaciados del estómago, la mayor absorción de los líquidos y el azúcar ocurre en el duodeno y el yeyuno. Los líquidos siguen el gradiente osmótico, pero los azúcares necesitan ser transportados a través de la membrana epitelial del intestino. Los monosacáridos glucosa y galactosa son transportados a través de la membrana luminal de los enterocitos por el transportador de glucosa SGLT1 dependiente de sodio (Figura 1). La absorción de glucosa (y galactosa) está acoplada al transportador de sodio y al gradiente electroquímico asociado. La Na^+/K^+ ATP-asa, localizada

en la membrana basolateral es responsable de mantener el gradiente electroquímico.

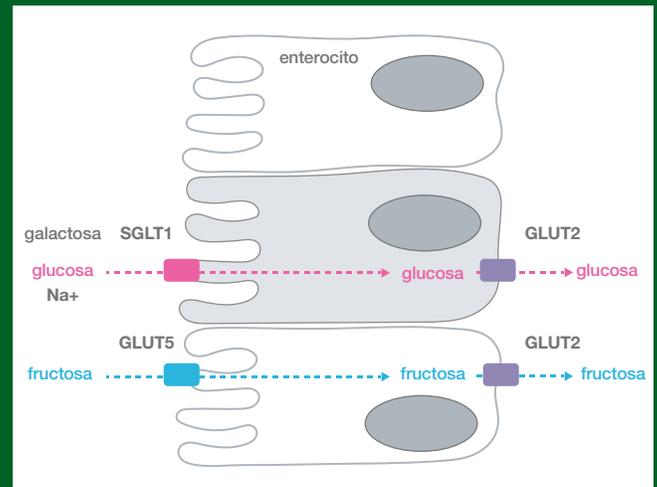


Figura 1. Absorción de glucosa y fructosa en el intestino. La glucosa y fructosa son absorbidas a través de vías diferentes que involucran a la SGLT1 y la GLUT5, respectivamente.

La absorción del monosacárido fructosa ocurre a través de un transportador diferente (GLUT5) que no es dependiente de sodio y es altamente específico a la fructosa. Desde el enterocito hasta la circulación sistémica, los azúcares necesitan pasar a través de la membrana basolateral. Para lograr esto, los tres monosacáridos usan el transportador bidireccional GLUT2 el cual también es independiente de sodio. Se cree que la capacidad del GLUT2 para transportar glucosa a través del gradiente de concentración es muy grande (Kellett et al., 2008). Por lo tanto, la SGLT1 y la GLUT5 son los transportadores más importantes en relación a la absorción de carbohidratos. Su abundancia y actividad determinarán las tasas de absorción de los monosacáridos.

TRANSPORTADORES DE CARBOHIDRATOS Y TRANSPORTE DE GLUCOSA DURANTE EL EJERCICIO

En condiciones de reposo, la regulación de las proteínas transportadoras es esencial para el suministro de glucosa al cuerpo. Igualmente durante el ejercicio, cuando el aporte de carbohidratos es importante para el rendimiento, los transportadores son responsables del suministro de glucosa a los músculos en movimiento. Los estudios en ejercicio han aportado evidencias indirectas pero fuertes de que el suministro de carbohidratos está limitado por la capacidad de transporte del SGLT1 (para profundizar revise Jeukendrup, 2011; 2013; 2014; Jeukendrup & McLaughlin, 2011).

Con tasas de ingesta entre 60 a 70 g de carbohidratos/hora (glucosa, sacarosa, maltosa, maltodextrina, almidones) la oxidación de carbohidratos exógenos alcanza un pico a los $\sim 60\text{g/hora}$ (Jeukendrup, 2011; 2013; 2014; Jeukendrup & McLaughlin, 2011). Se piensa que esto es debido a que los transportadores SGLT1 se saturan. Debido a que la fructosa usa diferentes mecanismos transportadores, la ingesta combinada de fructosa y glucosa produce una tasa de oxidación exógena mucho mayor (Jentjens et al., 2004). También parece haber una relación dosis respuesta entre la ingesta de carbohidratos y el rendimiento (Smith et al., 2010; 2013; Vandenbogaerde & Hopkins, 2011). Esto unido a la probabilidad de que la relativa baja capacidad del intestino para absorber carbohidratos, en combinación con una alta ingesta, pueda producir malestar GI (de Oliveira et al., 2014). La búsqueda de maneras para incrementar la absorción de los carbohidratos continúa. Se ha propuesto entrenar al intestino como

un método para aumentar el número o la actividad de los transportadores SGLT1, pero la evidencia en humanos, hasta ahora, es limitada (Jeukendrup, 2013).

REGULACIÓN INTESTINAL DEL TRANSPORTE DE GLUCOSA

Para poder desarrollar recomendaciones prácticas es importante entender la regulación intestinal del transporte de glucosa. Se ha demostrado que la regulación de la absorción de glucosa está directamente relacionada a la expresión de la proteína SGLT1. En el año 1960, el Dr. Bob Crane propuso la existencia del co-transportador Na⁺/glucosa en el simposio sobre "Metabolismo y transporte de membrana" realizado en Praga (Kleinzeller, 1961). Pero el transportador actual no fue identificado sino hasta el inicio de los años 80 (Hosang et al., 1981). Los estudios de los años 60 también observaron que la ingesta de carbohidratos a través de la alimentación puede influir sobre la capacidad de absorber glucosa (Ginsburg & Heggeness, 1968). En 1983, se demostró que los transportadores intestinales se ajustaban dependiendo de la composición de la alimentación (Karasov et al., 1983). Los trabajos con roedores sugieren que los cambios en la alimentación no tienen que ser extremos para producir efectos sobre la absorción, que estos efectos se presentan tanto para azúcares como para aminoácidos y que los incrementos en la absorción se observaron en tan sólo 0,5 días (Karasov et al., 1983).

En los años 80, cuando se identificaron los transportadores de azúcar en el intestino, los estudios comenzaron a medir los cambios en el contenido y la actividad de la SGLT1 en respuesta a la alimentación. En diferentes modelos de roedores se ha demostrado que tanto la actividad como la abundancia de la SGLT1 son reguladas por la ingesta de carbohidratos a través de la dieta (Dyer et al., 2009). Está claro que las proteínas SGLT1 responden a las concentraciones de glucosa en la luz del intestino. Sin embargo, cuando se emplearon análogos de glucosa impermeables a la membrana, la SGLT1 se estimuló en la misma proporción (Dyer et al., 2009). Esto sugiere que los sensores de glucosa también detectan a sus análogos iniciando la regulación de los transportadores SGLT1.

TIEMPO DE ADAPTACIÓN DE LOS TRANSPORTADORES

En ratones, la proteína intestinal SGLT1 en vesículas de la membrana con borde en cepillo del intestino delgado medio aumentó 1,9 veces después de dos semanas con una alimentación alta en carbohidratos (Margolskee et al., 2007). En un estudio en caballos, en los cuales se cree que se adaptan lentamente a los aumentos de la ingesta de carbohidratos, se encontró que la expresión de la proteína SGLT1 de las biopsias intestinales aumentó después de sólo una semana de alimentación alta en carbohidratos y que su presencia aumentó aún más después de uno o dos meses con la misma dieta (Dyer et al., 2009). En cerdos que recibieron una alimentación alta en carbohidratos durante tres días, se demostró un aumento tanto de la proteína SGLT1 como de la absorción de glucosa (Moran et al., 2010).

A pesar de que no existen estudios directos en humanos, un gran número de estudios animales sugieren que los cambios en la expresión de la SGLT1 son relativamente rápidos. Varios estudios han observado cambios significativos después de sólo pocos días de cambios en la alimentación. Por lo tanto, parece razonable sugerir que varios días de una ingesta de carbohidratos alta puede aumentar el contenido de la SGLT1 y la capacidad para absorber glucosa, pero una exposición más prolongada a esta alimentación puede producir adaptaciones mayores.

REGULACIÓN DE LA ABSORCIÓN DE CARBOHIDRATOS EN ATLETAS

La gran mayoría de la evidencia presentada hasta el momento proviene de estudios en animales. Sin embargo, en humanos también hay cierta

evidencia convincente. Un estudio elegante de Cox et al. (2010) nos ofreció las pautas más importantes de que la manipulación de la alimentación puede aumentar el suministro de carbohidratos durante el ejercicio. Dieciséis ciclistas de fondo entrenados fueron divididos en dos grupos, uno alto en carbohidratos y otro control. Durante 28 días todos entrenaron (16 h/semana) y en consecuencia, su rendimiento mejoró. Durante este tiempo, ambos grupos recibieron una alimentación con un contenido moderado en carbohidratos (5 g/kg/día). El grupo alto en carbohidratos fue suplementado diariamente con 1,5 g/kg por cada hora de ejercicio realizado. Este suplemento de carbohidratos fue principalmente una bebida de glucosa. Además, recibieron alimentos ricos en carbohidratos para cubrir las demandas del ejercicio. El grupo control también recibió un suplemento nutricional, pero este estaba compuesto de alimentos ricos en grasas y proteínas con un contenido limitado de carbohidratos. Los sujetos del grupo alto en carbohidratos consumieron los suplementos antes, durante e inmediatamente después del ejercicio. En promedio, el grupo suplementado con carbohidratos tuvo una ingesta diaria de 8,5 g/kg/día, mientras que el grupo control consumió 5,3 g/kg/día.

Antes y después del período de 28 días de entrenamiento todos los sujetos realizaron unas pruebas de ejercicio a la misma intensidad en la cual recibieron una solución al 10% de carbohidratos (Cox et al., 2010). Se emplearon marcadores de isótopos para medir la oxidación de los carbohidratos exógenos. Se observó que la oxidación de los carbohidratos exógenos aumentó después de la dieta suplementada con carbohidratos. La explicación más probable es un incremento en la habilidad para absorber carbohidratos como resultado de la regulación positiva de los transportadores SGLT1. Se concluyó que para los atletas que compiten en eventos de resistencia, en los cuales los carbohidratos exógenos son una fuente importante de energía y donde existe una amplia oportunidad para ingerir carbohidratos, este consumo elevado de carbohidratos puede ser beneficioso (Cox et al., 2010; Jeukendrup, 2013; 2014).

Queda claro que el incremento en la ingesta alimentaria de carbohidratos aumenta la cantidad y la actividad de los transportadores SGLT1 intestinales y que esto origina un incremento en la capacidad para absorber carbohidratos. Lo opuesto también es cierto. Con la restricción de carbohidratos a través de la limitación de su ingesta con dietas altas en grasa e incluso cetogénicas, o reduciendo la ingesta total de energía, la ingesta diaria de carbohidratos puede ser muy baja, lo cual puede tener efectos atenuantes en el vaciamiento gástrico y la absorción intestinal.

PROBLEMAS GASTROINTESTINALES

Los problemas gastrointestinales son muy comunes en los atletas y entre 30 a 50% los experimentan regularmente (de Oliveira et al., 2014). Las causas aún son bastante desconocidas, pero parecen ser genéticamente determinadas y muy individuales. Los mecanismos parecen diferir entre los problemas gastrointestinales altos o bajos. También es más probable que los síntomas ocurran y sean exacerbados por condiciones ambientales calurosas y la deshidratación (de Oliveira et al., 2014). A pesar de que no siempre se relacionan a la ingesta nutricional, se ha encontrado que ciertas prácticas se vinculan a la incidencia de problemas GI, la ingesta de fibra, la ingesta de grasas y la de soluciones altamente concentradas en carbohidratos aumentan la prevalencia de problemas GI.

Diferentes tipos de problemas GI pueden tener causas diferentes pero generalmente se considera que, 1) la sensación de llenura está relacionada con la reducción del vaciamiento gástrico durante el ejercicio prolongado, 2) la diarrea es el resultado de grandes cambios osmóticos, y 3) muchos problemas GI pueden estar relacionados a la redistribución del flujo sanguíneo, donde la sangre es desviada lejos del intestino hacia los músculos y la piel. Se piensa que "entrenar el intestino" puede aliviar

o alterar esta fisiología y reducir algunos de los síntomas asociados. Posiblemente mejorando el vaciamiento gástrico, la sensación de llenura (reduciendo la inflamación), aumentando la tolerancia a volúmenes mayores y una absorción más rápida, produciendo menos volumen residual y cambios osmóticos más pequeños.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES PRÁCTICAS

En la Figura 2 se despliega un resumen de las aplicaciones prácticas. Fue necesario hacer algunas extrapolaciones de los estudios en animales, pero es muy probable que las adaptaciones en el intestino humano sean tan rápidas como aquellas vistas en otros mamíferos. Esto significa que varios días y ciertamente dos semanas de una alimentación alta en carbohidratos pueden producir un incremento significativo en el contenido de SGLT1 en la luz intestinal. Basados en datos de estudios con animales, un incremento en la ingesta de carbohidratos de 40 a 70% podría originar la duplicación de los transportadores SGLT1 en un período de dos semanas. No necesariamente recomendaríamos tener una ingesta alta de carbohidratos todos los días, por lo que los períodos de adaptación podrían ser más largos. Hasta que tengamos datos más confiables, se sugiere que el entrenamiento con una ingesta elevada de carbohidratos una vez a la semana pueda aumentar la tolerancia entre 6 a 10 semanas.

Además del aumento en la capacidad de absorción, es esencial asegurarse que una mayor ingesta de carbohidratos pueda ser tolerada y a la vez vaciada del estómago. A pesar de que es generalmente aceptado que el vaciamiento gástrico no es un factor limitante, es probable que cuando una combinación de factores coincide (por ejemplo el calor, una alta ingesta de carbohidratos y una elevada intensidad del ejercicio), el vaciamiento gástrico se comprometa. Por lo tanto, es importante practicar las estrategias nutricionales de las carreras en los entrenamientos y acostumbrarse a beber volúmenes mayores o a consumir más carbohidratos.

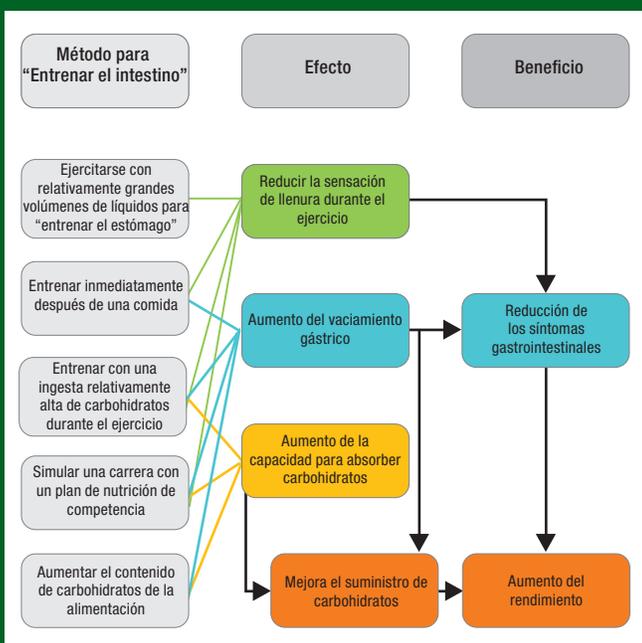


Figura 2. Resumen de los métodos para "Entrenar el intestino", las adaptaciones que pueden ocurrir en el intestino y sus implicaciones en el rendimiento.

Cuando los atletas tienen una restricción de carbohidratos porque siguen una dieta alta en grasas, dietas cetogénicas o disminuyen su ingesta

de energía con el fin de perder peso, la reducción en la ingesta total de carbohidratos puede reducir la capacidad de absorberlos durante la competencia. Esta puede ser una razón por la cual anecdóticamente ellos reportan más problemas GI. A estos atletas también se les debe recomendar incluir algunos días de alimentación alta en carbohidratos.

Las pautas actuales para un ejercicio que dure hasta 2 horas, recomiendan la ingesta de carbohidratos hasta 60 g/h. Cuando el ejercicio es de más de 2 h, se recomiendan cantidades ligeramente mayores de carbohidratos (90 g/h). Estos carbohidratos deben estar formados por una mezcla de carbohidratos de transporte múltiple (ej. glucosa:fructosa o maltodextrina:fructosa). Para obtener una ingesta de carbohidratos de 90 g/h el atleta puede combinar y mezclar diferentes productos para satisfacer sus preferencias personales y considerar su tolerancia (Jeukendrup, 2013; 2014).

Debido a que el intestino es altamente adaptable, parece inteligente ingerir carbohidratos regularmente durante el ejercicio (al menos una vez a la semana) y simular las estrategias de alimentación que serán empleadas en la competencia. El intestino puede ser "entrenado" a absorber más carbohidratos, produciendo unas tasas mayores de oxidación de carbohidratos exógenos, menor estrés GI y muy posiblemente un mejor rendimiento.

REFERENCIAS

- Cox, G.R., S.A. Clark, A.J.Cox, S.L. Halson, M. Hargreaves, J.A. Hawley, N. Jeacocke, R.J., Snow, W.K. Yeo, and L.M. Burke (2010). Daily training with high carbohydrate availability increases exogenous carbohydrate oxidation during endurance cycling. *J. Appl. Physiol.* 109: 126-134.
- Cunningham, K.M., M. Horowitz, and N.W. Read (1991). The effect of short-term dietary supplementation with glucose on gastric emptying in humans. *Br. J. Nutr.* 65: 15-19.
- de Oliveira, E.P., R.C. Burini, and A.E. Jeukendrup (2014) Gastrointestinal complaints during exercise: prevalence, etiology, and nutritional recommendations. *Sports Med.* 44: S79-S85.
- Dyer, J., Al-Rammahi M, Waterfall L, Salmon KS, Geor RJ, Bouré L, Edwards GB, Proudman CJ, Shirazi-Beechey SP (2009). Adaptive response of equine intestinal Na⁺/glucose co-transporter (SGLT1) to an increase in dietary soluble carbohydrate. *Pflugers Arch* 458, 419-430.
- Ginsburg, J.M., and F.W. Heggeness (1968). Adaptation in monosaccharide absorption in infant and adult rats. *J. Nutr.* 96: 494-498.
- Horowitz, M., K.M. Cunningham, J.M. Wishart, K.L. Jones, and N.W. Read (1996). The effect of short-term dietary supplementation with glucose on gastric emptying of glucose and fructose and oral glucose tolerance in normal subjects. *Diabetologia* 39: 481-486.
- Hosang, M., E.M. Gibbs, D.F. Diedrich, and G. Semenza (1981). Photoaffinity labeling and identification of (a component of) the small-intestinal Na⁺,D-glucose transporter using 4-azidophlorizin. *FEBS Lett.* 130: 244-248.
- Jentjens, R.L., J. Achten, and A.E. Jeukendrup (2004). High oxidation rates from combined carbohydrates ingested during exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.* 36: 1551-1558.
- Jeukendrup, A.E. (2011). Nutrition and endurance sports: running, cycling, triathlon. *J. Sports Sci.* 29: S91-S99.
- Jeukendrup, A.E. (2013). The new carbohydrate intake recommendations. *Nestle Nutr. Inst. Workshop* 75: 63-71.
- Jeukendrup, A.E. (2014). A step towards personalized sports nutrition: carbohydrate intake during exercise. *Sports Med.* 44: S25-S33.
- Jeukendrup, A.E., and J. McLaughlin (2011). Carbohydrate ingestion during exercise: effects on performance, training adaptations and trainability of the gut. *Nestle Nutr. Inst. Workshop* 69: 1-12. (discussion 13-17).
- Karasov, W.H., R.S. Pond 3rd, D.H. Solberg, and J.M. Diamond (1983). Regulation of proline and glucose transport in mouse intestine by dietary substrate levels. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 80: 7674-7677.

- Kellett, G.L., E. Brot-Laroche, O.J. Mace, and A. Leturque (2008). Sugar absorption in the intestine: the role of GLUT2. *Annu. Rev. Nutr.* 28: 35-54.
- Kleinzeller A, and A. Kotyk (eds.) (1961). *Membrane transport and metabolism*. Prague: Academy of Sciences.
- Lambert, G.P., J. Lang, A. Bull, J. Eckerson, S. Lanspa, and J. O'Brien (2008). Fluid tolerance while running: effect of repeated trials. *Int. J. Sports Med.* 29: 878-882.
- Margolskee, R.F., J. Dyer, Z. Kokrashvili, K.S. Salmon, E. Ilegems, K. Daly, E.L. Maillet, Y. Ninomiya, B. Mosinger, and S.P. Shirazi-Beechey (2007). T1R3 and gustducin in gut sense sugars to regulate expression of Na⁺-glucose cotransporter. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104: 15075-15080.
- Moran, A.W., M.A. Al-Rammahi, D.K. Arora, D.J. Batchelor, E.A. Coulter, C. Ionescu, D. Bravo, and S.P. Shirazi-Beechey (2010). Expression of Na⁺/glucose co-transporter 1 (SGLT1) in the intestine of piglets weaned to different concentrations of dietary carbohydrate. *Br. J. Nutr.* 104: 647-655.
- Neufer, P.D., A.J. Young, A.J. and M.N. Sawka (1989). Gastric emptying during exercise: effects of heat stress and hypohydration. *Eur. J. Appl. Physiol.* 58: 433-439.
- Rehrer, N.J., E.J. Beckers, F. Brouns, F. ten Hoor, and W.H.M. Saris (1990). Effects of dehydration on gastric emptying and gastrointestinal distress while running. *Med. Sci. Sports Exerc.* 22: 790-795.
- Smith, J.W., J.J. Zachwieja, F. Péronnet, D.H. Passe D, Massicotte, C. Lavoie, and D.D. Pascoe (2010). Fuel selection and cycling endurance performance with ingestion of [13C]glucose: evidence for a carbohydrate dose response. *J. Appl. Physiol.* 108: 1520-1529.
- Smith, J.W., D.D. Pascoe, D.H. Passe, B.C. Ruby, L.K. Stewart, L.B. Baker, and J.J. Zachwieja (2013). Curvilinear dose-response relationship of carbohydrate (0-120 g.h⁻¹) and performance. *Med. Sci. Sports Exerc.* 45: 336-341.
- Vandenbogaerde, T.J., and W.G. Hopkins (2011). Effects of acute carbohydrate supplementation on endurance performance: a meta-analysis. *Sports Med.* 41: 773-792.
- Yau, A.M., J. McLaughlin, R.J. Maughan, W. Gilmore, and G.H. Evans (2014). Short-term dietary supplementation with fructose accelerates gastric emptying of a fructose but not a glucose solution. *Nutrition* 30: 1344-1348.

TRADUCCIÓN

Este artículo ha sido traducido y adaptado de: Asker Jeukendrup. Training the gut for athletes. *Sports Science Exchange* (2017) Vol .28, No. 178, 1-5. por Pedro Reinaldo García M.Sc.