

# 1.2 De la teoría a la práctica

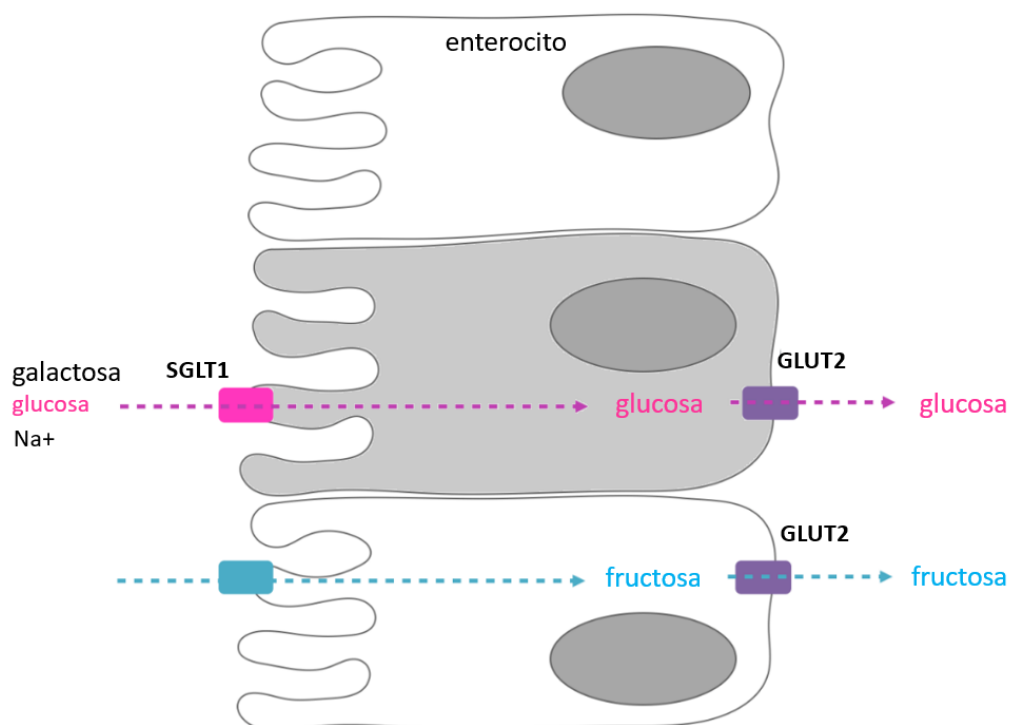
## 1.2.1 Absorción de carbohidratos

Una vez que se evacuan del estómago, la mayor parte de la absorción de líquido y azúcar ocurrirá en el duodeno y el yeyuno. La glucosa y la galactosa son transportadas a lo largo de la membrana luminal de enterocitos mediante el transportador de glucosa dependiente del sodio SGLT1 (**Figura 1**).

La absorción de glucosa (y galactosa) está acompañada del transporte de sodio y el gradiente electroquímico asociado. Una Na/K<sup>+</sup> ATPasa, ubicada en la membrana basolateral, es responsable del mantenimiento del gradiente electroquímico. (Jeukendrup, 2017, <https://bit.ly/2soS2oQ>)

En la mayoría de los estudios en mamíferos, se ha demostrado que el SGLT1 está expresado en el ribete en cepillo de los enterocitos (Batchelor et al., 2011; Dyer et al., 2009; Margolskee et al., 2007; Moran, Al-Rammahi, Arora, Batchelor, Coulter, Daly, et al., 2010; Takata, Kasahara, Kasahara, Ezaki y Hirano, 1992) (Figura 4). Los niveles de expresión generalmente son superiores en el yeyuno, seguido por el duodeno y el íleon (Balen et al., 2008). Esto está alineado con nuestra idea de que la mayor parte de la absorción ocurre en el yeyuno. El SGLT1 no se expresa en el intestino grueso (Balen et al., 2008).

**Figura 4: Absorción de glucosa y fructosa. La glucosa y la fructosa se absorben a través de distintas vías que involucran SGLT1 y GLUT5 respectivamente. (SGLT1= transportador de glucosa dependiente del sodio 1, GLUT5 = transportador de glucosa 5 (transportador de fructosa), GLUT2 = transportador de glucosa 2)**



Fuente : Jeukendrup, 2017, <https://bit.ly/2soS2oQ>

La fructosa utiliza un transportador distinto (GLUT5) hacia la glucosa que no depende del sodio y es altamente específico para la fructosa (Figura 4). La regulación del GLUT5 es más rápida que la regulación del SGLT1. Los cambios en el transporte de fructosa generalmente son análogos a cambios similares en el GLUT5 mRNA y la abundancia de proteína. En las ratas, el GLUT5 mRNA se duplica 3 horas después de la perfusión intestinal con una solución de fructosa (Kishi, Takase y Goda, 1999). Cabe notar que estos efectos solo se han demostrado en ingestas altas de fructosa antinaturales (al menos el 30 % de la energía en la dieta proviene de la fructosa, una ingesta típica en una dieta occidental es de aproximadamente un 9 %).

Desde el enterocito hasta la circulación sistémica, los azúcares necesitan pasar la membrana basolateral. Los tres monosacáridos usan el transportador bidireccional GLUT2 que también es independiente del sodio. Se cree que la capacidad

del GLUT2 para transportar glucosa a través de un gradiente de concentración es muy grande (Kellett, 2001; Kellett, Brot-Laroche, Mace y Leturque, 2008).

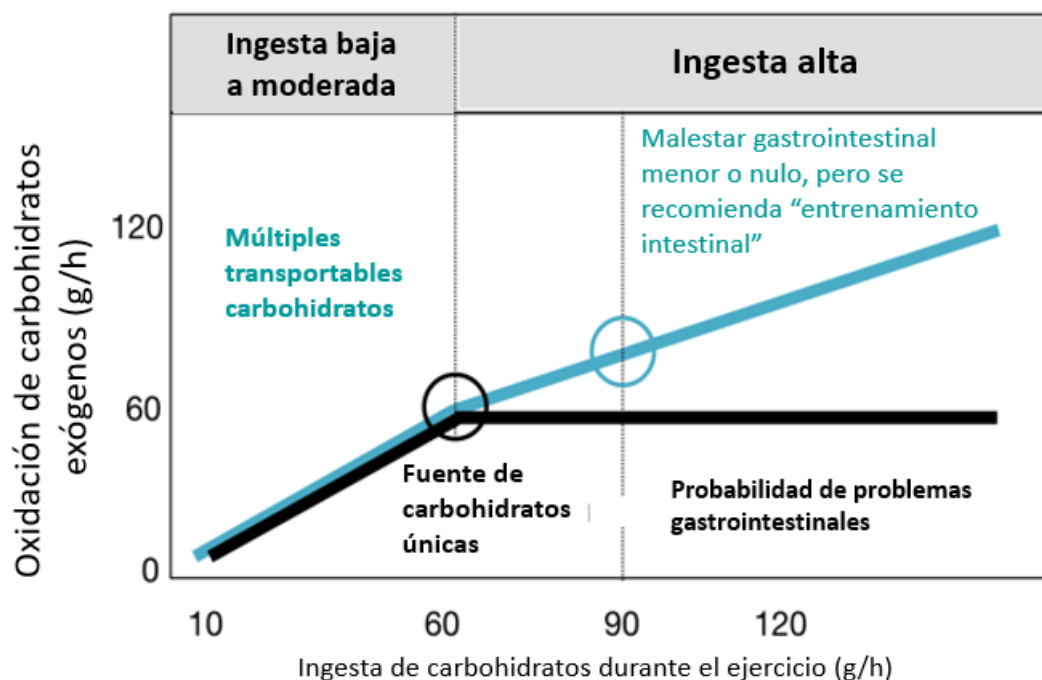
Hay pocas pruebas para otros transportadores de carbohidratos además de los transportadores SGLT1 y GLUT5 en la membrana luminal y el GLUT2 en la membrana basolateral. Se han sugerido otros transportadores pero parece que, si existieran, serían relativamente poco importantes en el transporte de carbohidratos desde un punto de vista cuantitativo. Como el GLUT2 no parece ser limitante, aquí nos enfocaremos mayormente en el SGLT1 y el GLUT5.

La regulación de las proteínas de transporte de carbohidratos es esencial para la provisión de glucosa al cuerpo en condiciones de reposo. Además, durante el ejercicio, cuando la provisión exógena de carbohidratos puede ser importante para el desempeño, los transportadores serán responsables de la provisión de glucosa al músculo en funcionamiento. Los estudios de ejercicios han proporcionado pruebas indirectas pero sólidas de que la provisión de carbohidratos está limitada por la capacidad de transporte del SGLT1 (para consultar revisiones, vea Jeukendrup, 2011a, 2011b, 2013, 2014). Una revisión reciente basada mayormente en mediciones más directas en animales también concluyó que el intestino tiene la capacidad de absorber glucosa a través de niveles basales de SGLT1, pero esta capacidad se vuelve limitante cuando los carbohidratos alimentarios exceden cierto nivel (Shirazi-Beechey, 2011). (Jeukendrup, 2017, <https://bit.ly/2soS2oQ>)

Esto puede tener relevancia en el fútbol porque los estudios sugieren que se deberían ingerir >60 g de carbohidratos antes y durante un partido e incluso una dosis única de carbohidratos puede producir la saturación de los transportadores de carbohidratos (Adopo, Peronnet, Massicotte, Brisson y Hillaire-Marcel, 1994; Jeukendrup, 2010).

A tasas de ingesta superiores a los 60 a 70 gramos de carbohidratos por hora (glucosa, sacarosa, maltosa, maltodextrina, almidón), la oxidación de carbohidratos exógenos se incrementa abruptamente alrededor de 60 gramos por hora (**Figura 5**) (Jeukendrup, 2011a, 2011b, 2013, 2014).

Figura 5: Esquema de la oxidación de carbohidratos exógenos de un carbohidrato simple (naranja) a múltiples carbohidratos transportables (azul) en base a datos presentados en otro lugar



Fuente: Jeukendrup, 2014. <https://bit.ly/2QINjYO>

Está claro que se pueden alcanzar mayores tasas de oxidación con múltiples carbohidratos transportables, especialmente con altas ingestas. Con ingestas de hasta 60 g/h no hay diferencia entre carbohidratos transportables simples y múltiples, pero cuando la ingesta aumenta por encima de los 60 g/h y el transportador de glucosa dependiente del sodio 1 (SGLT1) se satura, la fructosa adicional generará mayores tasas de oxidación de carbohidratos exógenos. La ingesta recomendada para carbohidratos transportables simples y múltiples se indica con un círculo. Si las fuentes de carbohidratos simples se ingieren a tasas mayores que 60 g/h, hay probabilidad de tener problemas gastrointestinales. Con múltiples carbohidratos transportables se han observado menos síntomas pero se recomienda “entrenar los intestinos” (y acostumbrarse a las grandes ingestas).

Incluso la ingesta a 144 g/h (Jentjens y Jeukendrup, 2005) o 180 g/h (Jeukendrup, 1999) no aumentó mucho las tasas de oxidación de carbohidratos exógenos por encima de los 60 g/h. Como esta limitación no estaba causada por el vaciamiento gástrico, la captación de glucosa o el almacenamiento de glucógeno en el hígado, se dedujo que la absorción tenía que ser limitante (Jeukendrup, 2010). Cuando se ingirió fructosa además

de grandes cantidades de glucosa, las tasas de oxidación de carbohidratos se elevaron por encima de los 60 g/h (Jentjens, Venables y Jeukendrup, 2004). Estos estudios sugirieron firmemente que el transporte de glucosa a través de la célula epitelial fue el factor limitante y que se alcanzó la capacidad máxima de transporte de SGLT1 (Pfeiffer, Stellingwerff, Zaltas y Jeukendrup, 2010). Al parecer hay una relación de respuesta a la dosis entre la ingesta de carbohidratos y el desempeño (Smith et al., 2013; Smith et al., 2010; Vandenbogaerde y Hopkins, 2011) y los estudios sobre el fútbol también parecen encontrar mayores beneficios con ingestas más grandes. Una capacidad reducida del intestino durante el ejercicio en combinación con una ingesta superior de carbohidratos también puede generar malestar gastrointestinal (de Oliveira et al., 2014). Esto significa que debemos encontrar formas de mejorar la capacidad de absorber carbohidratos.

## 1.2.2 Entrenar los intestinos

Se ha propuesto entrenar los intestinos como una manera de aumentar la cantidad y la actividad del transportador SGLT1 pero las pruebas en humanos son limitadas (Jeukendrup, 2013).

Al usar una técnica de perfusión segmentaria, Shi et al. (1995) informaron una relación estrecha entre la absorción de agua y de soluto en el duodeno yeyuno, especialmente cuando hay múltiples sustratos transportables presentes (por ejemplo, glucosa, sacarosa, glicina, Na<sup>+</sup>). Confirmamos esto en humanos durante el ejercicio: múltiples carbohidratos transportables aumentaron la absorción y la oxidación de carbohidratos, y esto estuvo asociado con una absorción aumentada de líquido (Jeukendrup, 2010). Por lo tanto, otro beneficio de aumentar la capacidad de transporte para los carbohidratos es que probablemente también mejora la ingesta de líquido (para una ingesta de carbohidratos determinada). Una mejor absorción de líquido puede ayudar a prevenir la deshidratación (y ayuda a prevenir las reducciones en el desempeño inducidas por la deshidratación), pero la absorción más completa también puede reducir las probabilidades de malestares gastrointestinales (de Oliveira et al., 2014).

Para desarrollar recomendaciones prácticas, es importante comprender la regulación del transporte intestinal de la glucosa. A continuación, discutiremos la regulación más detalladamente antes de proporcionar sugerencias de implicación práctica.

Se ha demostrado que la regulación de la absorción de glucosa está relacionada directamente con la expresión de la proteína de SGLT1. Bob Crane propuso la existencia de un cotransporte de  $\text{Na}^+$ /glucosa en 1960 en el Simposio sobre transporte y metabolismo de la membrana en Praga (Kleinzeller, 1961), pero el transportador real no se identificó hasta la década de 1980 (Hosang, 1981). Los estudios en la década de 1960 también observaron que la ingesta alimentaria de carbohidratos puede influir en la capacidad de absorber glucosa (Ginsburg y Heggeness, 1968). En 1983 se demostró que los transportadores intestinales se sobrerregulan y subregulan según la composición alimentaria (Karasov, Pond, Solberg y Diamond, 1983). Al menos en las ratas, parece que los cambios alimentarios tienen que ser extremos para observar los efectos en la absorción y estos efectos no solo se han visto para los azúcares, sino también para los aminoácidos (Karasov et al., 1983). Los aumentos en la absorción se han observado en tan solo 0,5 días en las ratas (Karasov et al., 1983). También se observó en una fase temprana que las enzimas digestivas se sobrerregulaban en respuesta a la composición alimentaria. Por ejemplo, Deren y cols. (1967) demostraron en 1967 que las ratas que ayunaban durante 3 días mostraban aumentos cuádruples en la actividad de la sacarosa y la maltasa en respuesta a una dieta con sacarosa en comparación con una dieta con caseína. Esto estuvo correlacionado con aumentos en la hidrólisis de sacarosa y la absorción de fructosa.

Cuando se identificaron los transportadores de azúcar en el intestino en la década de 1980, los estudios comenzaron a medir cambios en el contenido y la actividad del SGLT1 en respuesta a la dieta. Tanto la actividad como la abundancia de SGLT1 han demostrado estar reguladas por la ingesta alimentaria de carbohidratos en varios modelos de roedores (Dyer et al., 2009; Ferraris, Villenas, Hirayama y Diamond, 1992). Está claro que la proteína SGLT1 responde a las concentraciones de glucosa en el lumen. Sin embargo, cuando se usaron análogos de glucosa permeables a la membrana, se estimuló el SGLT1 al mismo grado (Dyer, Vayro, King y Shirazi-Beechey, 2003). Esto sugirió que un sensor de glucosa detecta la glucosa o sus análogos, lo cual inicia la sobrerregulación de los transportadores de SGLT1.

Se ha demostrado que las células especializadas (células L y células K) en la membrana luminal intestinal expresan células de receptores de sabor. En particular, se ha demostrado que los receptores T1R2 y T1R3 detectan la dulzura. Las células T1R2 y T1R3 se acoplan a través de la proteína G (alfa-gustducina) a una cascada de eventos celulares descendente que finalmente conducen a la sobrerregulación de SGLT1. En las siguientes

secciones se proporcionará una discusión más detallada de las vías potenciales implicadas.

SGLT1 no solo se sobrerregula en respuesta a los carbohidratos alimentarios, sino también en respuesta a los edulcorantes. Margolskee y cols. (2007) confirmaron hallazgos más tempranos al informar que los ratones de tipo salvajes cuya dieta fue suplementada con carbohidratos, casi duplicaron su expresión de proteína SGLT1 en comparación con los ratones con una dieta baja en carbohidratos. Sin embargo, cuando la dieta baja en carbohidratos se suplementó con los edulcorantes sucralosa, acesulfamo K o sacarina, pero no con aspartamo, la expresión de SGLT1 también se duplicó. La observación de que el aspartamo no tenía efecto alguno no es sorprendente porque se sabe que los ratones no sienten dulce al aspartamo.

Se ha relacionado a varios constituyentes alimentarios con la regulación del transporte de glucosa. El consumo de cloruro de sodio parece modular el transporte de glucosa intestinal. Los estudios sugieren que las concentraciones liminales elevadas crónicamente de glucosa y sodio conducirán a una expresión aumentada de la proteína SGLT1 (Bindslev, Hirayama y Wright, 1997). Todavía hay muchas preguntas sobre los mecanismos y si los efectos del sodio y la glucosa son acumulativos (Ferraris, 2001).

La fibra alimentaria es otro constituyente dietario con efectos potenciales, pero los estudios no han sido concluyentes, con algunos estudios que muestran una disminución, algunos ningún cambio e incluso algunos un aumento en el transporte de glucosa intestinal con la ingesta aumentada de fibra alimentaria (Ferraris, 2001). "Fibra" es un término amplio para describir características sumamente diferentes y la fibra puede tener efectos en el vaciamiento gástrico, la motilidad y también la composición y la estructura del tracto intestinal. Por lo tanto, no es muy sorprendente que los resultados de los estudios no hayan sido concluyentes.

A mi entender, ningún estudio en humanos ha investigado los efectos de los constituyentes alimentarios en la absorción intestinal de glucosa y, por lo tanto, es prematuro desarrollar directrices sólidas en ausencia de estos hallazgos.

La proteína SGLT1 se sobrerregula en respuesta a varios estímulos, entre los que se incluyen la glucosa y la galactosa: 3-O-metilglucosa (sustrato no metabolizable de SGLT1) y fructosa (no un sustrato de SGLT1). La sobrerregulación de la proteína SGLT1 depende de la disponibilidad de estos azúcares, pero el

metabolismo de estos azúcares no es necesario. El hecho de que la expresión de SGLT1 responde a los análogos de la glucosa y los azúcares no transportados por la SGLT1 sugiere que hay un receptor aparte que detecta estos análogos de la glucosa.

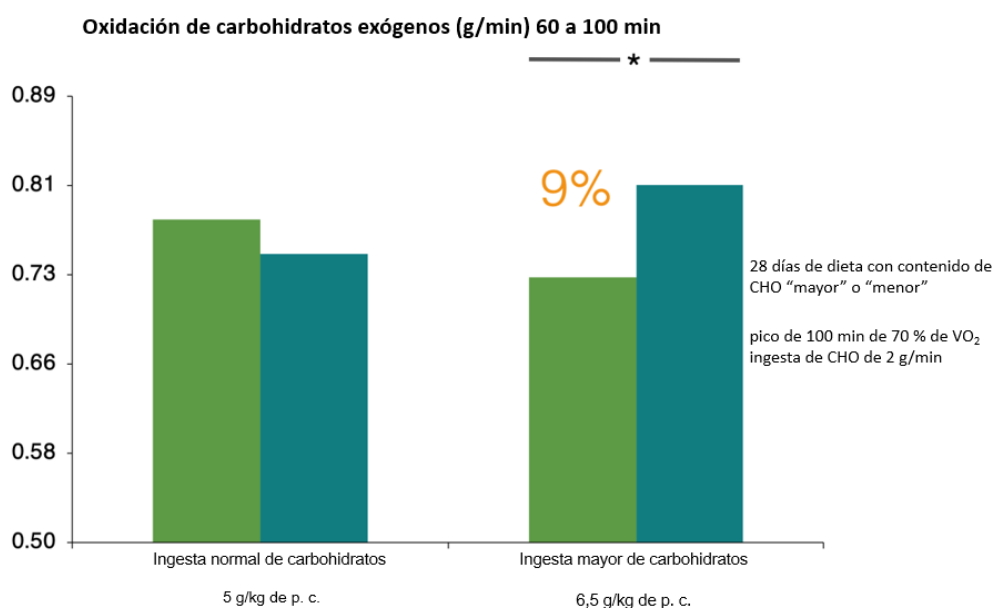
En los ratones, la proteína intestinal SGLT1 en las vesículas de la membrana del ribete en cepillo en la mitad del intestino delgado aumentó 1,9 veces después de 2 semanas de una dieta alta en carbohidratos (Margolskee et al., 2007). En un estudio con caballos, los cuales se cree que se adaptan lentamente a un aumento en los carbohidratos, la expresión de la proteína SGLT1 de las biopsias intestinales aumentó después de una semana de alimentación con alto contenido de carbohidratos y la abundancia aumentó aún más después de 1 mes y 2 meses de la dieta. Los cerdos que recibieron una dieta con mayor contenido de carbohidratos durante 3 días mostraron aumentos de la proteína SGLT1 además de la absorción de glucosa (Moran, Al-Rammahi, Arora, Batchelor, Coulter, Ionescu, et al., 2010).

Si bien no hay estudios directos en humanos, una gran cantidad de estudios en animales sugiere que la cronología de los cambios en la expresión de SGLT1 es relativamente rápida. Varios estudios han observado cambios significativos después de solo unos días de cambio alimentario (Margolskee et al., 2007). Por lo tanto, parece razonable sugerir que varios días de una ingesta alta de carbohidratos puede aumentar el contenido de SGLT1 y la capacidad de absorber glucosa pero que la exposición más prolongada a la dieta puede generar mayores adaptaciones.

Un estudio refinado de Cox y cols. (2010) nos proporciona las pistas más importantes actualmente de que la manipulación de la dieta puede generar una provisión mejorada de carbohidratos durante el ejercicio. En este estudio, 16 ciclistas entrenados en resistencia se dividieron en un grupo con alto contenido de carbohidratos y un grupo control. Durante 28 días ambos grupos entrenaron (16 h/semana) y su desempeño mejoró como resultado de este entrenamiento. Ambos grupos recibieron una dieta con contenido moderado de carbohidratos (5 g/kg/día). El grupo con alto contenido de carbohidratos se suplementó con 1,5 g/kg adicional por hora de ejercicio realizada diariamente. El suplemento de carbohidratos se proporcionó principalmente en forma de bebida con glucosa. Adicionalmente, recibieron alimentos ricos en carbohidratos para satisfacer las demandas por hora de ejercicio. El grupo control también recibió un suplemento nutricional pero este estaba compuesto por alimentos ricos en grasa y proteína con contenido limitado de carbohidratos. Los individuos del grupo con alto contenido de

carbohidratos consumieron los suplementos antes y durante el ejercicio y también después del ejercicio. Los ciclistas del grupo control consumieron el suplemento después del ejercicio. En promedio, el grupo con suplemento de carbohidratos tuvo una ingesta alta de carbohidratos diariamente de 8,5 g/kg mientras que los grupos control consumieron 5,3 g/kg/día. (Jeukendrup, 2017, <https://bit.ly/2soS2oQ>)

**Figura 6: Un estudio en humanos que muestra que la adaptación en el intestino puede ocurrir después de aumentar la ingesta de carbohidratos**



Fuente: Jeukendrup A, 2018, mysportscience, adaptado de Cox, 2010

Antes y después del período de entrenamiento de 28 días, todos los individuos realizaron un ensayo del ejercicio en el que recibieron una solución de carbohidratos al 10 %. Se usaron marcadores isotópicos para medir la oxidación de los carbohidratos exógenos. Se observó que la oxidación de los carbohidratos exógenos mejoró después de la dieta suplementada con carbohidratos. La explicación más probable es un aumento en la capacidad de absorber carbohidratos como resultado de una sobrerregulación de los transportadores de SGLT1. Se concluyó que para los deportistas que compiten en eventos de resistencia en donde los carbohidratos exógenos son una fuente importante de energía, y hay una amplia oportunidad de ingerir carbohidratos, este abordaje de mayor ingesta de carbohidratos puede ser beneficioso (Cox et al., 2010; Jeukendrup, 2013, 2014).

Ha quedado claro que un aumento en la ingesta alimentaria de carbohidratos puede aumentar la abundancia y la actividad de los transportadores intestinales de SGLT1, y esto genera una capacidad mejorada para absorber carbohidratos. También puede ser cierto lo contrario. Con la restricción de los carbohidratos mediante la reducción de la ingesta de carbohidratos, las dietas altas en grasa o incluso cetogénicas, o al reducir la ingesta de energía total, la ingesta diaria de carbohidratos puede ser muy baja. Los estudios en corderos han demostrado que cuando su dieta pasa de leche a hierba, se desarrolla el rumen, que es donde los carbohidratos alimentarios se fermentan en ácidos grasos volátiles. La formación del rumen evita de manera efectiva la provisión de monosacáridos al intestino. Como resultado, hay una disminución considerable tanto en el contenido de proteína SGLT1 así como en la capacidad del intestino delgado de absorber carbohidratos (Shirazi-Beechey, 1991; Dyer, 1997). (Jeukendrup, 2017, <https://bit.ly/2soS2oQ>)

### 1.2.3 ¿Cómo entrenar los intestinos?

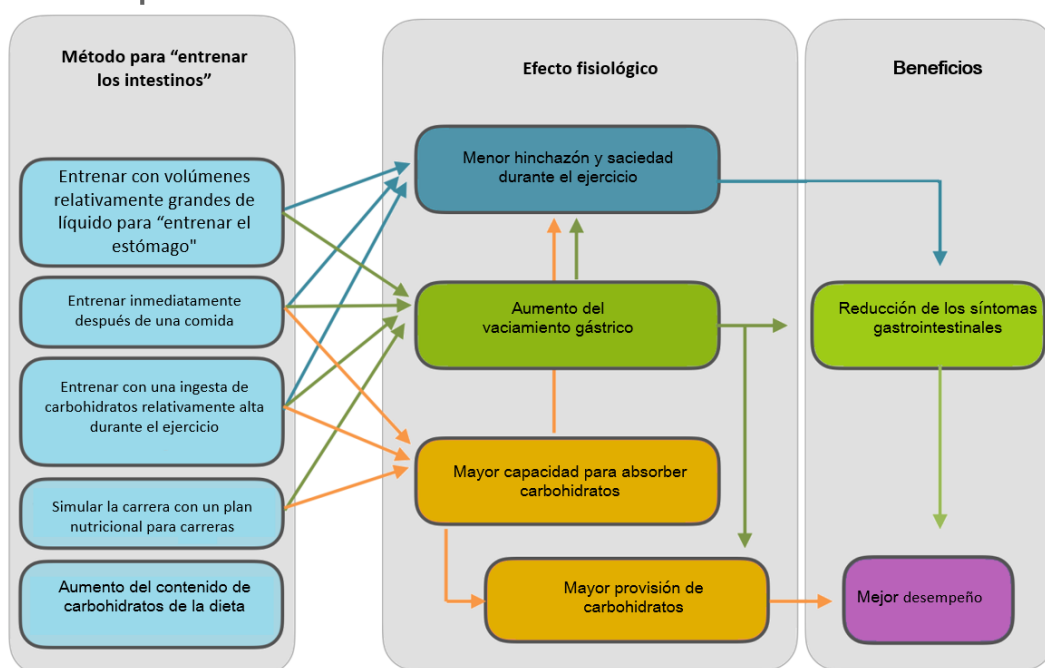
En las secciones anteriores, planteamos el caso de que entrenar los intestinos puede ser una buena idea, también para los futbolistas. Hay varias maneras de hacerlo (Figura 7). Esto puede ser especialmente beneficioso para aquellos jugadores que se esfuerzan por comer algo cerca del partido o que temen que esto les cause problemas gastrointestinales. Si bien son necesarias algunas extrapolaciones de los estudios con animales, es probable que las adaptaciones en el estómago y el intestino humano sean tan rápidas como las que se observan en otros mamíferos. Esto significa que varios días y ciertamente 2 semanas de una dieta con alto contenido de carbohidratos podría generar elevaciones significativas en el contenido de SGLT1 del lumen intestinal y tan solo unos días de entrenamiento del estómago ya podrían mejorar el bienestar del estómago.

Con base en los datos de animales, un aumento en los carbohidratos alimentarios del 40 % al 70 % podría producir una duplicación de los transportadores de SGLT1 durante un período de 2 semanas. Si traducimos esto a la dieta de un futbolista, probablemente significa que si un jugador sigue las recomendaciones (generalmente de 5 a 8 g/kg), esto debería ser suficiente para inducir algunas adaptaciones, pero también es probable que las ingestas mayores serán mejores para la sobrerregulación de la capacidad de transporte de carbohidratos intestinal.

Además de una capacidad de absorción aumentada, es esencial asegurarse de que se puedan tolerar mayores ingestas de carbohidratos y que estas también se evacuen del estómago. Si

bien generalmente se cree que el vaciamiento gástrico no es un factor limitante, es probable que una combinación de factores (por ejemplo, el calor, la alta ingesta de carbohidratos y el ejercicio de alta intensidad, que son todos factores conocidos por inhibir el vaciamiento gástrico) actúen en combinación y, de esta manera, comprometan el vaciamiento gástrico. Por lo tanto, es importante practicar una estrategia nutricional de carrera en el entrenamiento y acostumbrarse a los volúmenes más altos de ingesta o a ingestas más altas de carbohidratos. (Jeukendrup, 2017, <https://bit.ly/2soS2oQ>)

**Figura 7: Un resumen de los métodos para “entrenar los intestinos”, las adaptaciones que pueden ocurrir en los intestinos y las implicaciones para el desempeño**



Fuente: Jeukendrup, 2017, <https://bit.ly/2slxMEx>

El estudio de Cox y cols. (2010) sugiere que estos transportadores pueden sobrerregularse en un período relativamente corto cuando se mantiene una ingesta de carbohidratos superior, mayormente al ingerir carbohidratos durante y cerca del entrenamiento.

Si bien puede ser incierta la magnitud exacta de los efectos en los deportistas que ya están consumiendo una dieta alta en carbohidratos, parece justo concluir que pueden beneficiarse considerablemente los deportistas que no están consumiendo una dieta con contenido muy alto de carbohidratos. Lo contrario también es verdadero: cuando los deportistas tienen los carbohidratos restringidos, están siguiendo una dieta baja en carbohidratos, alta en grasa o cetogénica, o están reduciendo la

ingesta de energía para bajar de peso, la carga de carbohidratos diaria reducida probablemente reducirá la capacidad de absorber carbohidratos durante la competición. Esta podría ser una razón de por qué estos deportistas parecen informar de manera anecdótica más problemas gastrointestinales. Se aconsejaría a estos deportistas incluir también algunos días con contenido alto de carbohidratos en su entrenamiento.

Las directrices actuales para los partidos son que se ingieran al menos 60 gramos justo antes y en el entretiempo. Idealmente se ingerirían cantidades ligeramente mayores de carbohidratos (90 g/h) y estos carbohidratos deberían consistir en una mezcla de múltiples carbohidratos transportables, por ejemplo, glucosa:fructosa o maltodextrina:fructosa. Para obtener una ingesta de carbohidratos de 90 g/h, los deportistas podrían “mezclar y combinar” para satisfacer sus preferencias personales y tener en cuenta su tolerancia (Jeukendrup, 2013, 2014). Como los intestinos son tan adaptables, parece prudente incluir el entrenamiento con una ingesta alta de carbohidratos en la rutina semanal y regularmente ingerir carbohidratos durante el ejercicio (esto simplemente significaría que una vez a la semana durante el entrenamiento intenso se sigue la misma rutina que el día del partido). Con estas estrategias, los intestinos pueden estar entrenados para absorber y oxidizar más carbohidratos, lo cual a su vez debería generar menos malestar gastrointestinal y mejor desempeño. (Jeukendrup, 2017, <https://bit.ly/2soS2oQ>)

## 1.2.4 El microbioma de los intestinos

El término microbiota hace referencia a tipos de organismos (bacterias, virus o eucariotas) que están presentes en el hábitat de un entorno y el microbioma es una serie de distintos microbios y sus funciones o genes que se encuentran en el hábitat de un entorno (Jeukendrup y Gleeson, 2018). Las distintas partes del cuerpo tienen distintos microbiomas, por ejemplo, el microbioma de la piel es diferente al de los intestinos pero todos forman parte del microbioma humano. El tracto intestinal de un humano adulto contiene alrededor de 1 kg de varias bacterias (bacilos del colon) que forman un total de más de 100 billones ( $10^{14}$ ) de células que es 10 veces la cantidad de células huésped en el cuerpo humano.

El tracto gastrointestinal contiene una ecología de microorganismos inmensamente compleja. Una persona normal alberga más de 500 especies distintas de bacteria. La composición y la distribución de estos microorganismos varían con la edad, el estado de la salud y la dieta (Jeukendrup y

Gleeson, 2018). En los últimos años, se ha estudiado con mucho interés el microbioma de los intestinos.

La cantidad y el tipo de bacterias en el tracto gastrointestinal varían considerablemente según la región. En las personas sanas el estómago y el intestino delgado proximal contienen pocos microorganismos, mayormente un resultado de la actividad bactericida del ácido gástrico. En un fuerte contraste con el estómago y el intestino delgado, el colon literalmente está repleto de bacterias, predominantemente anaerobios estrictos (bacteria que sobrevive solo en entornos virtualmente desprovistos de oxígeno) (ver Tabla 1). Entre estos dos extremos hay una zona transicional, generalmente en el íleon, donde se encuentran cantidades moderadas de bacterias aeróbicas y anaeróbicas. (Jeukendrup y Gleeson, 2018, <https://bit.ly/2LC9XB7>)

**Tabla 1: Poblaciones microbianas en el tracto digestivo de humanos normales**

	<b>Estómago</b>	<b>Yeyuno</b>	<b>Íleon</b>	<b>Colon</b>
Bacteria viable por gramo	10·10 <sup>3</sup>	10·10 <sup>4</sup>	10·10 <sup>8</sup>	10·10 <sup>12</sup>
pH	3,0	6,0_7,0	7,5	6,8_7,3

Fuente: Jeukendrup y Gleeson, 2018, <https://bit.ly/2LC9XB7>

Las poblaciones de bacterias que forman la microbiota del intestino grueso tienen varias funciones. Digieren carbohidratos, proteínas y lípidos que escapan de la digestión y la absorción en el intestino delgado. Las bacterias son responsables de la fermentación de pequeñas cantidades de celulosa, pero también producen vitamina K, vitamina B<sub>12</sub>, tiamina, riboflavina y otras sustancias. La vitamina K es especialmente importante porque la ingesta diaria de vitamina K en los productos alimenticios normalmente es insuficiente (Jeukendrup y Gleeson, 2018, <https://bit.ly/2LC9XB7>)

Existen aproximadamente 160 especies en el intestino grueso de cualquier individuo y muy pocas se comparten entre individuos no relacionados. En contraste, las funciones que contribuyen estas especies parecen encontrarse en el tracto gastrointestinal de todas las personas, una observación que lleva a concluir que la función es más importante que la identidad de las especies que la proveen. Aun así las diferencias en la microbiota de los intestinos pueden importar porque pueden generar diferencias en la efectividad de una función. Por ejemplo, si bien la capacidad para sintetizar ácidos grasos de cadena corta (AGCC) se encuentra en todos los humanos, las cantidades pueden variar (Jeukendrup y Gleeson, 2018).



La fermentación de carbohidratos es una actividad esencial de la microbiota de los intestinos de los humanos, que impulsa la energía y la economía de carbono del colon. Las especies dominantes y prevaletentes de bacterias de los intestinos, incluidos los productores de AGCC, parecen tener un rol fundamental en la degradación inicial de polisacáridos complejos derivados de plantas, lo que colabora con las especies especializadas en la fermentación de oligosacáridos (por ejemplo, la bifidobacteria) para liberar AGCC y gases que también son utilizados como fuentes de carbono y energía por otras bacterias más especializadas. La conversión eficiente de carbohidratos alimentarios complejos indigeribles en AGCC sirve para las comunidades de alimentación cruzada microbiana y el huésped, ya que el 10 % de nuestros requerimientos de energía diaria provienen de la fermentación colónica.

Algunos AGCC, incluido el butirato y el propionato, pueden regular la fisiología intestinal y la función inmune, mientras que el acetato actúa como un sustrato para la lipogénesis y la glucogénesis (es decir, la síntesis de grasa y azúcar, respectivamente). Recientemente, se han identificado roles principales para estos metabolitos en la regulación de varias funciones del organismo. Por ejemplo, hay un rol de respaldo para la función inmune que ayuda con la resolución de la inflamación. En el colon, la mayoría de esta fermentación de carbohidratos ocurre en el colon proximal, al menos para las personas que tienen una dieta de estilo occidental. Como los carbohidratos se van consumiendo a medida que el "alimento" se mueve distalmente a través del intestino, la microbiota intestinal cambia a otras sustancias, particularmente proteínas o aminoácidos. La fermentación de los aminoácidos, además de liberar AGCC beneficiosos, produce una variedad de compuestos potencialmente dañinos. Algunos de estos pueden tener un rol en las enfermedades intestinales como el cáncer de colon o la enfermedad inflamatoria intestinal (EII). Por el contrario, la fibra alimentaria o la ingesta de alimentos de base vegetal parecen inhibir esto y resaltan la importancia de mantener la fermentación de los carbohidratos del microbioma intestinal (Jeukendrup y Gleeson, 2018, <https://bit.ly/2LC9XB7>)

En la década pasada, el interés en el microbioma humano ha aumentado considerablemente. Un impulsor significativo tuvo que ver con la comprensión de que los microorganismos comensales que componen la microbiota humana no son simplemente pasajeros en el huésped sino que realmente también pueden impulsar ciertas funciones del huésped.

En los roedores libres de gérmenes, la eliminación de la



microbiota tiene un impacto drástico en casi todos los aspectos de la habilidad del huésped para funcionar normalmente. Al comprender mejor los mecanismos y el aporte de la microbiota a varias enfermedades, se pueden desarrollar terapias y estrategias novedosas para modular la microbiota con el fin de tratar o prevenir enfermedades. En un estado saludable, la microbiota aporta nutrientes y energía al huésped a través de la fermentación de componentes alimentarios no digeribles en el intestino grueso e influye tanto en el metabolismo como en el sistema inmune del huésped. Además, ahora está claro que la dieta puede tener una influencia significativa en la composición de la microbiota, lo que debería abrir nuevas posibilidades para la manipulación de la salud a través de la dieta (Jeukendrup y Gleeson, 2018, <https://bit.ly/2LC9XB7>)

### **Probióticos, prebióticos y polifenoles**

Hay varias estrategias alimentarias disponibles para modular ya sea la composición o la actividad metabólica/inmunológica de la microbiota intestinal del humano. Los probióticos, los prebióticos y los polifenoles se encuentran entre las más consolidadas.

Los probióticos son bacterias o levaduras potencialmente beneficiosas. Los probióticos se definen como microorganismos vivos que, al administrarlos en cantidades adecuadas, pueden conferir un beneficio para la salud del huésped. Los probióticos pueden tener múltiples interacciones con el huésped, lo que incluye la inhibición competitiva de otros microbios, efectos en la función de la barrera mucosa e interacción con las células inmunes y en antígenos particulares que presentan células dendríticas. Pueden encontrarse en ciertos alimentos o se pueden comprar como suplementos. Algunos ejemplos incluyen cepas de los géneros de bacterias *Bifidobacterium* y *Lactobacillus*. Los probióticos más comunes son estos últimos y se denominan comúnmente como bacterias de ácido láctico (BAL). Estos microbios se han utilizado en la industria alimentaria durante muchos años. Las BAL son capaces de convertir azúcares (incluida la lactosa) y otros carbohidratos en ácido láctico. Esta conversión no solo proporciona el sabor agrio característico de los alimentos lácteos fermentados como el yogur, sino que también, al bajar el pH, pueden generar menos oportunidades para que crezcan las “bacterias malas”, por lo tanto, producen posibles beneficios para la salud al prevenir

infecciones gastrointestinales. Las cepas de *Lacto-bacillus* y *Bifidobacterium* son las bacterias probióticas más ampliamente usadas. Los cultivos de bacterias probióticas tienen el objetivo de ayudar a la flora de la microbiota intestinal que se produce naturalmente, una ecología de microbios (las “bacterias buenas”), a reestablecerse a sí misma. A veces se recomiendan después de un tratamiento con antibióticos. Se afirma que los probióticos fortalecen el sistema inmune y la función de la barrera gastrointestinal para ayudar a combatir las infecciones, las alergias, la ingesta de alcohol excesiva, el estrés, la exposición a sustancias tóxicas y otras enfermedades. De hecho, hay muchos ejemplos de resultados positivos con diferentes cepas de probióticos respecto a una variedad de estados de enfermedades tanto en animales como en humanos, pero es evidente que los rasgos que promueven la salud son específicos de las cepas. Hay pruebas en humanos que indican que algunas cepas de probióticos pueden ayudar a reducir la inflamación de colon, la diarrea inducida por los antibióticos, algunas alergias y las infecciones intestinales y respiratorias. Algunos estudios en deportistas respaldan el uso de probióticos para reducir la incidencia o la gravedad de los síntomas de las infecciones respiratorias superiores (Jeukendrup y Gleeson, 2018).

En lugar de consumir probióticos, las personas pueden comer alimentos para alimentar a las bacterias “buenas”. Estos alimentos, conocidos como prebióticos, consisten en fibras alimentarias indigeribles y carbohidratos complejos que específicamente estimulan el crecimiento de las bacterias buenas en el intestino. Algunos ejemplos son inulina, oligofruktosa, galactofruktosa, galacto-oligosacáridos y xilo-oligosacáridos. Se ha argumentado que puede ser más efectivo tomar prebióticos que estimulan el crecimiento de las bacterias buenas ya presentes en el intestino en lugar de tomar suplementos de bacterias vivas que pueden ser destruidos por la acidez del estómago ni bien se tragan. Los prebióticos se encuentran naturalmente en pequeñas cantidades de alimentos como trigo, copos de avena, bananas, espárragos, puerros, ajos y cebollas. Pero para obtener una dosis diaria adecuada, es posible las personas deseen buscar alimentos en el supermercado que hayan sido enriquecidos con prebióticos o incluso considerar la compra de suplementos prebióticos. Al igual que con los probióticos, existen pruebas convincentes de estudios en animales que muestran eficacia en la prevención o el tratamiento de muchas enfermedades (por ejemplo, enfermedad inflamatoria intestinal, cáncer de colon, obesidad,



diabetes tipo 2 y enfermedad cardiovascular), pero los datos en humanos continúan siendo ambiguos. (Jeukendrup y Gleeson, 2018, <https://bit.ly/2LC9XB7>)

Los polifenoles son una clase diversa de metabolitos secundarios de las plantas, generalmente asociados con el color, el sabor y los mecanismos de defensa de las frutas y los vegetales. Por un largo tiempo se los ha estudiado como la clase más probable de compuestos presentes en los alimentos vegetales capaces de afectar los procesos fisiológicos que protegen contra enfermedades crónicas asociadas con la dieta. La microbiota intestinal tiene un rol fundamental en la transformación de los polifenoles alimentarios en compuestos activos biológicamente absorbibles y los estudios recientes muestran que la intervención con extractos de polifenoles, en particular el extracto de polifenoles de vino tinto desalcoholizado y los flavanoles derivados del cacao, modula la microbiota intestinal del humano hacia un “perfil más saludable” al aumentar la abundancia relativa de las bifidobacterias y los lactobacilos. Estos datos generan la posibilidad de que ciertos alimentos funcionales saquen partido de los procesos ecológicos subyacentes que regulan la estructura y la función de la comunidad del microbioma intestinal, lo cual contribuye a la salud de la microbiota intestinal y su huésped humano.

La investigación más reciente muestra que tanto los probióticos como los prebióticos pueden tener beneficios para la salud generalizados. Probablemente mediados a través de las influencias inmunes, los efectos de los prebióticos y los probióticos pueden llegar más allá del tracto gastrointestinal e incluir efectos sistémicos como reducir la gravedad de los resfríos u otras condiciones respiratorias, una menor incidencia y síntomas reducidos de la alergia, y menor inasistencia al trabajo o la guardería. Sin embargo, este campo es incipiente. Aún no se comprende cabalmente el rol del microbioma en el desempeño. Por lo tanto, cualquier servicio ofrecido que vincule el microbioma con los resultados en el desempeño también es prematuro.



# Referencias

- Adopo, E., Peronnet, F., Massicotte, D., Brisson, G. R. y Hillaire-Marcel, C.** (1994). Respective oxidation of exogenous glucose and fructose given in the same drink during exercise. *J Appl Physiol (1985)*, 76(3), 1014-1019. doi:10.1152/jappl.1994.76.3.1014
- Anderson, L., Naughton, R. J., Close, G. L., Di Michele, R., Morgans, R., Drust, B. y Morton, J. P.** (2017). Daily Distribution of Macronutrient Intakes of Professional Soccer Players from the English Premier League. *Int J Sport Nutr Exerc Metab*, 27(6), 491-498. doi:10.1123/ijsnem.2016-0265
- Balen, D., Ljubojevic, M., Breljak, D., Brzica, H., Zlender, V., Koepsell, H. y Sabolic, I.** (2008). Revised immunolocalization of the Na<sup>+</sup>-D-glucose cotransporter SGLT1 in rat organs with an improved antibody. *Am J Physiol Cell Physiol*, 295(2), C475-489. doi:10.1152/ajpcell.00180.2008
- Batchelor, D. J., Al-Rammahi, M., Moran, A. W., Brand, J. G., Li, X., Haskins, M.,... Shirazi-Beechey, S. P.** (2011). Sodium/glucose cotransporter-1, sweet receptor, and disaccharidase expression in the intestine of the domestic dog and cat: two species of different dietary habit. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, 300(1), R67-75. doi:10.1152/ajpregu.00262.2010
- Bindslev, N., Hirayama, B. A. y Wright, E. M.** (1997). Na/D-glucose cotransport and SGLT1 expression in hen colon correlates with dietary Na<sup>+</sup>. *Comp Biochem Physiol A Physiol*, 118(2), 219-227.
- Brouns, F., Senden, J., Beckers, E. J. y Saris, W. H.** (1995). Osmolarity does not affect the gastric emptying rate of oral rehydration solutions. *J Parent Enteral Nutr*, 19(5), 403-406.
- Costill, D. L. y Saltin, B.** (1974). Factors limiting gastric emptying during rest and exercise. *J. App. Physiol.*, 37(5), 679-683.
- Cox, G. R., Clark, S. A., Cox, A. J., Halson, S. L., Hargreaves, M., Hawley, J. A.,... Burke, L. M.** (2010). Daily training with high carbohydrate availability increases exogenous carbohydrate oxidation during endurance cycling. *J Appl Physiol (1985)*, 109(1), 126-134. doi:10.1152/japplphysiol.00950.2009



- Cunningham, K. M., Daly, J., Horowitz, M. y Read, N. W.** (1991). Gastrointestinal adaptation to diets of differing fat composition in human volunteers. *Gut*, *32*, 483-486.
- Cunningham, K. M., Horowitz, M. y Read, N. W.** (1991). The effect of short-term dietary supplementation with glucose on gastric emptying in humans. *Br J Nutr*, *65*(1), 15-19.
- de Oliveira, E. P., Burini, R. C. y Jeukendrup, A.** (2014). Gastrointestinal complaints during exercise: prevalence, etiology, and nutritional recommendations. *Sports Med*, *44*(Suppl 1), 79-85. doi:10.1007/s40279-014-0153-2
- Dyer, J., Al-Rammahi, M., Waterfall, L., Salmon, K. S., Geor, R. J., Boure, L.,... Shirazi-Beechey, S. P.** (2009). Adaptive response of equine intestinal Na<sup>+</sup>/glucose co-transporter (SGLT1) to an increase in dietary soluble carbohydrate. *Pflugers Arch*, *458*(2), 419-430. doi:10.1007/s00424-008-0620-4
- Dyer, J., Vayro, S., King, T. P. y Shirazi-Beechey, S. P.** (2003). Glucose sensing in the intestinal epithelium. *Eur J Biochem*, *270*(16), 3377-3388.
- Ferraris, R. P.** (2001). Dietary and developmental regulation of intestinal sugar transport. *Biochem J*, *360*(Pt 2), 265-276.
- Ferraris, R. P., Villenas, S. A., Hirayama, B. A. y Diamond, J.** (1992). Effect of diet on glucose transporter site density along the intestinal crypt-villus axis. *Am J Physiol*, *262*(6 Pt 1), G1060-1068.
- Ginsburg, J. M. y Heggeness, F. W.** (1968). Adaptation in monosaccharide absorption in infant and adult rats. *J Nutr*, *96*(4), 494-498.
- Horowitz, M., Cunningham, K. M., Wishart, J. M., Jones, K. L. y Read, N. W.** (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*(4), 481-486.
- Jentjens, R. L. y Jeukendrup, A. E.** (2005). High rates of exogenous carbohydrate oxidation from a mixture of glucose and fructose ingested during prolonged cycling exercise. *Br J Nutr*, *93*(4), 485-492.

- Jentjens, R. L., Venables, M. C. y Jeukendrup, A. E.** (2004). Oxidation of exogenous glucose, sucrose, and maltose during prolonged cycling exercise. *J Appl Physiol*, 96(4), 1285-1291.
- Jeukendrup, A. E.** (1999). Possible links between nutrition and overtraining. *Vlaams Tijdschrift voor Sportgeneeskunde*, 80, 37-45.
- Jeukendrup, A. E.** (2010). Carbohydrate and exercise performance: the role of multiple transportable carbohydrates. *Curr Opin Clin Nutr Metab Care*, 13(4), 452-457. doi:10.1097/MCO.0b013e328339de9f00075197-201007000-00019 [pii]
- Jeukendrup, A. E.** (2011a). Nutrition and endurance sports: running, cycling, triathlon. *J Sports Sci*, 29(Suppl 1), S91-99.
- Jeukendrup, A. E.** (2011b). Nutrition for endurance sports: marathon, triathlon, and road cycling. *J Sports Sci*, 29(Suppl 1), S91-99. doi:10.1080/02640414.2011.610348
- Jeukendrup, A.** (2013). The new carbohydrate intake recommendations. *Nestle Nutr Inst Workshop Ser*, 75, 63-71. doi:10.1159/000345820
- Jeukendrup, A.** (2014). A step towards personalized sports nutrition: carbohydrate intake during exercise. *Sports Med*, 44(Suppl 1), 25-33. doi:10.1007/s40279-014-0148-z
- Jeukendrup, A. E.** (2016). Cause of gastro-intestinal problems in athletes [Image]. Retrieved from <http://www.mysportscience.com/single-post/2016/1/20/Cause-of-gastrointestinal-problems-in-athletes>
- Jeukendrup, A. E.** (2017). Training the Gut for Athletes. *Sports Med*, 47(Suppl 1), 101-110. doi:10.1007/s40279-017-0690-6
- Jeukendrup, A. E. y Gleeson, M.** (2018). *Sport Nutrition: an introduction to energy production and performance* (3<sup>rd</sup> ed.). Champaign, US: Human Kinetics.
- Jeukendrup, A. E. y Jentjens, R.** (2000). Oxidation of carbohydrate feedings during prolonged exercise: current thoughts, guidelines and directions for future research. *Sports Med*, 29(6), 407-424.
- Jeukendrup, A. E. y McLaughlin, J.** (2011). Carbohydrate Ingestion during Exercise: Effects on Performance, Training Adaptations and Trainability of the Gut. *Nestle Nutr Inst Workshop Ser*, 69, 1-17. doi:10.1159/000329268

- Karasov, W. H., Pond, R. S., 3rd, Solberg, D. H. y Diamond, J. M.** (1983). Regulation of proline and glucose transport in mouse intestine by dietary substrate levels. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 80(24), 7674-7677.
- Kellett, G. L.** (2001). The facilitated component of intestinal glucose absorption. *J Physiol*, 531(Pt 3), 585-595.
- Kellett, G. L., Brot-Laroche, E., Mace, O. J. y Leturque, A.** (2008). Sugar absorption in the intestine: the role of GLUT2. *Annu Rev Nutr*, 28, 35-54. doi:10.1146/annurev.nutr.28.061807.155518
- Kishi, K., Takase, S. y Goda, T.** (1999). Enhancement of sucrase-isomaltase gene expression induced by luminally administered fructose in rat jejunum. *J Nutr Biochem*, 10(1), 8-12.
- Lambert, C. P., Ball, D., Leiper, J. B. y Maughan, R. J.** (1999). The use of a deuterium tracer technique to follow the fate of fluids ingested by human subjects: effects of drink volume and tracer concentration and content. *Exp Physiol*, 84(2), 391-399.
- Lambert, G. P., Lang, J., Bull, A., Eckerson, J., Lanspa, S. y O'Brien, J.** (2008). Fluid tolerance while running: effect of repeated trials. *Int J Sports Med*, 29(11), 878-882. doi:10.1055/s-2008-1038620
- Leiper, J. B., Broad, N. P. y Maughan, R. J.** (2001). Effect of intermittent high-intensity exercise on gastric emptying in man. *Med Sci Sports Exerc*, 33(8), 1270-1278.
- Leiper, J. B., Prentice, A. S., Wrightson, C. y Maughan, R. J.** (2001). Gastric emptying of a carbohydrate-electrolyte drink during a soccer match. *Med Sci Sports Exerc*, 33(11), 1932-1938.
- Margolskee, R. F., Dyer, J., Kokrashvili, Z., Salmon, K. S., Ilegems, E., Daly, K.,... Shirazi-Beechey, S. P.** (2007). T1R3 and gustducin in gut sense sugars to regulate expression of Na<sup>+</sup>-glucose cotransporter 1. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 104(38), 15075-15080. doi:10.1073/pnas.0706678104
- Moran, A. W., Al-Rammahi, M. A., Arora, D. K., Batchelor, D. J., Coulter, E. A., Daly, K.,... Shirazi-Beechey, S. P.** (2010). Expression of Na<sup>+</sup>/glucose co-transporter 1 (SGLT1) is enhanced by supplementation of the diet of weaning

piglets with artificial sweeteners. *Br J Nutr*, 104(5), 637-646. doi:10.1017/S0007114510000917

**Moran, A. W., Al-Rammahi, M. A., Arora, D. K., Batchelor, D. J., Coulter, E. A., Ionescu, C.,... Shirazi-Beechey, S. P.** (2010). Expression of Na<sup>+</sup>/glucose co-transporter 1 (SGLT1) in the intestine of piglets weaned to different concentrations of dietary carbohydrate. *Br J Nutr*, 104(5), 647-655. doi:10.1017/S0007114510000954

**Neufer, P. D., Young, A. J. y Sawka, M. N.** (1989). Gastric emptying during exercise: effects of heat stress and hypohydration. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol*, 58(4), 433-439.

**Pfeiffer, B., Stellingwerff, T., Zaltas, E. y Jeukendrup, A. E.** (2010). Oxidation of Solid versus Liquid Carbohydrate Sources during Exercise. *Med Sci Sports Exerc*, doi:10.1249/MSS.0b013e3181e0efc9

**Rehrer, N. J., Beckers, E. J., Brouns, F., ten Hoor, F. y Saris, W. H.** (1990). Effects of dehydration on gastric emptying and gastrointestinal distress while running. *Med Sci Sports Exerc*, 22(6), 790-795.

**Rehrer, N. J., Beckers, E. J., Brouns, F., ten Hoor, F. y Saris, W. H. M.** (1990). Effects of dehydration on gastric emptying and gastrointestinal distress while running. *Med Sci Sports Exerc*, 22(6), 790-795.

**Shi, X., Summers, R. W., Schedl, H. P., Flanagan, S. W., Chang, R. y Gisolfi, C. V.** (1995). Effects of carbohydrate type and concentration and solution osmolality on water absorption. *Med Sci Sports Exerc*, 27(12), 1607-1615.

**Smith, J. W., Pascoe, D. D., Passe, D. H., Ruby, B. C., Stewart, L. K., Baker, L. B. y Zachwieja, J. J.** (2013). Curvilinear dose-response relationship of carbohydrate (0-120 g.h(-1)) and performance. *Med Sci Sports Exerc*, 45(2), 336-341. doi:10.1249/MSS.0b013e31827205d1

**Smith, J. W., Zachwieja, J. J., Horswill, C. A., Pascoe, D. D., Passe, D., Ruby, B. C. y Stewart, L. K.** (2010). Evidence of a Carbohydrate Dose and Prolonged Exercise Performance Relationship. *Med Sci Sports Exerc*, 42(5), 84.

**Sole, C. C. y Noakes, T. D.** (1989). Faster gastric emptying for glucose-polymer and fructose solutions than for glucose in humans. *Eur J Appl Physiol*, 58, 605-612.



**Takata, K., Kasahara, T., Kasahara, M., Ezaki, O. y Hirano, H.** (1992). Immunohistochemical localization of Na(+)-dependent glucose transporter in rat jejunum. *Cell Tissue Res*, 267(1), 3-9.

**Vandenbogaerde, T. J. y Hopkins, W. G.** (2011). Effects of acute carbohydrate supplementation on endurance performance: a meta-analysis. *Sports Med*, 41(9), 773-792. doi:10.2165/11590520-000000000-00000

**Vist, G. E. y Maughan, R. J.** (1994). Gastric emptying of ingested solutions in man: effect of beverage glucose concentration. *Med Sci Sports Exerc*, 26(10), 1269-1273.

**Vist, G. E. y Maughan, R. J.** (1995). The effect of osmolality and carbohydrate content on the rate of gastric emptying of liquids in man. *J Physiol*, 486 (Pt 2), 523-531.

**Yau, A. M., McLaughlin, J., Maughan, R. J., Gilmore, W. y Evans, G. H.** (2014). Short-term dietary supplementation with fructose accelerates gastric emptying of a fructose but not a glucose solution. *Nutrition*, 30(11-12), 1344-1348. doi:10.1016/j.nut.2014.03.023

