



Fisiología 1

Gustavo Metral

- Fisiología 1
 - **Material Básico: Breve Desarrollo de la Fisiología del Ejercicio**
 - Estructura del músculo esquelético
 - Proceso de la contracción muscular
 - Tipos de contracción muscular (auxotónicas, isométrica, isocinética)
 - Unidad Motora
 - Tipos de Fibras Musculares
 - Reclutamiento de Unidades Motoras (principio del tamaño, posibles excepciones al principio del tamaño)
- Bioenergética
 - Concepto de Energía
 - ATP: estructura y función
 - Reservas de Energía
 - Sistema anaeróbico aláctico (Tasa de resíntesis de ATP a partir de la Fosfocreatina en Diferentes Momentos de la Contracción Muscular de Alta Intensidad, Mecanismo de Resíntesis de la Fosfocreatina, La Fosfocreatina como vector Energético. Rol de la Adenilato Kinasa).
 - sistema glucolítico (Causas de la producción de lactato durante el Ejercicio Intenso, Metabolismo del Lactato, El Lactato como Vector Energético)
 - Sistema Aeróbico.
 - Interacción entre los diferentes sistemas energéticos según el tipo de actividad, continuum energético.
 - Potencia, Capacidad y Predominancia de un sistema energético. Factores que afectan la predominancia de un sistema energético (Duración de los Esfuerzos, Intensidad de la Contracción Muscular, Concentración de Substratos Energéticos, Densidad de los Esfuerzos)
 - **Material de Especialización: Principales Rutas Metabólicas**
 - Metabolismo de los CHO, grasas y proteínas, Interrelaciones.
 - Formas de medición del gasto energético: calorimetría directa e indirecta. Componentes del Gasto energético diario (gasto metabólico basal, termogénesis de la alimentación, actividad física)
 - Gasto energético en diferentes Actividades
 - **Material de Especialización: Fatiga**

RESUMEN

El gasto energético diario está constituido por la tasa metabólica basal, la termogénesis de la alimentación y por la actividad física, que es sostenida por la acción contráctil del músculo esquelético. La energía química que utiliza el músculo en contracción deriva de la hidrólisis de la molécula adenosíntrifosfato, que luego de este proceso, debe ser fosforilada continuamente por los sistemas de resíntesis de ATP para prolongar el trabajo muscular en el tiempo.

En el músculo esquelético humano hay tres vías de aporte de ATP, el sistema de los fosfágenos que degrada fosfocreatina, el glucolítico que inicia el catabolismo de la glucosa, y el aeróbico que finaliza con la degradación de la glucosa y además puede catabolizar ácidos grasos y aminoácidos. Estos tres sistemas energéticos coexisten en una continua resíntesis de ATP durante el ejercicio, no obstante en función de la intensidad y duración del ejercicio siempre habrá un sistema que aporte más ATP en unidad de tiempo que el resto. Así, para la modalidad de ejercicio continuo de alta intensidad el sistema de los fosfágenos predominará entre 0 y 5 segundos, el glucolítico entre 5 segundos y 1 minutos, y el aeróbico desde 1 minuto en adelante.

El gasto energético que promueve la actividad física como el que se produce durante el reposo puede ser cuantificado de manera directa vía utilización de cámaras calorimétricas, o indirectamente mediante el análisis de los gases espirados. Esta última metodología permite conocer con buena precisión, mediante el uso del cociente respiratorio, el porcentaje de aporte energético proveniente de las grasas y de los carbohidratos ya sea en reposo, y durante el ejercicio realizado en estado estable.

OBJETIVOS

- Conocer la estructura básica del músculo esquelético y el proceso de contracción muscular
- Identificar los diferentes sistemas de resíntesis de ATP y los sustratos que éstos catabolizan.
- Identificar la potencia, capacidad, predominio y forma de interacción de los sistemas energéticos durante el ejercicio físico.
- Reconocer los componentes del gasto energético diario y los métodos para poder cuantificarlo.

ESTRUCTURA DEL MUSCULO ESQUELETICO

Si analizamos un músculo comenzando desde el exterior, la primera estructura que nos encontraríamos es el epimisio constituido por tejido conectivo. El epimisio rodea al músculo por fuera y su función es mantenerlo unido. Por dentro del epimisio se encuentran “paquetes”

de fibras musculares unidas denominados fascículos, que se hallan rodeados por una vaina de tejido conectivo denominada perimisio. En el interior del perimisio, se encuentran las fibras musculares, que también están rodeadas por una vaina de tejido conectivo denominado endomisio (Figura 1).

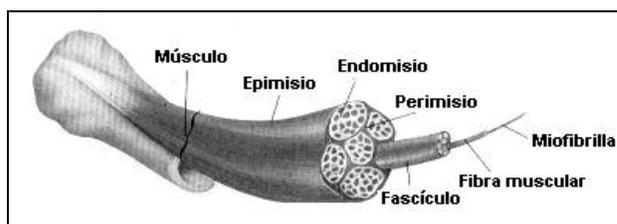


Figura 1. Ilustración de la estructura del músculo esquelético. Tomada de Wilmore y Costill (1998)

La fibra muscular es una célula multinucleada especializada en la generación de tensión. El espesor de las fibras musculares varía en los diferentes músculos o incluso en el mismo músculo (Åstrand, 1993). En muchos músculos, la longitud de la fibra se extiende a lo largo de todo el recorrido del músculo (o sea desde un tendón hasta el otro). Se describirán a continuación las estructuras más importantes de la célula muscular:

- *Sarcolema*, es la membrana que recubre la fibra muscular, al igual que en otras membranas celulares su espesor varía entre 7-10 nm. La presencia de determinadas proteínas que actúan como bombas de iones le otorgan al sarcolema notables propiedades eléctricas que constituyen la base de la excitabilidad muscular. El sarcolema posee en determinados sitios una serie de caveolas o vesículas abiertas que constituyen verdaderas invaginaciones de la membrana hacia el interior de la fibra muscular. Estas invaginaciones reciben el nombre de sistema tubular sarcoplasmático, o túbulos T. Una de las principales funciones de los túbulos T es la transmisión del potencial de acción desde el exterior del sarcolema hacia las miofibrillas.
- *Retículo Sarcoplasmático*, la función principal de estas estructuras membranosas es el

almacenamiento, liberación y reabsorción de Ca^{2+} .

- *Miofibrillas*, constituyen la porción contráctil de la fibra muscular, poseen un tamaño de 1 a 3 μm y se disponen paralelamente entre si a lo largo de la fibra muscular. Estas estructuras están formadas por una serie de unidades repetidas denominadas sarcómeros.
- *Sarcómeros*, son las estructuras que constituyen la unidad básica de una miofibrilla. Se encuentran unidos continuamente uno de otros a partir de una estrecha membrana denominada línea Z. En la región medial del sarcómero, existe una zona denominada A, que se refiere a anisotrópico, en la cual puede encontrarse tanto actina como miosina. Las bandas claras, son bandas isotrópicas, por lo tanto fueron llamadas bandas I. En esa región solo pueden encontrarse filamentos de Actina. La región central de la banda A se denomina zona H (H viene de Hensen quien la descubrió en 1868). Esta zona es un poco más clara que el resto de la banda A y en ella solo se encuentran filamentos de miosina (Figura 2). Cada miofibrilla contiene unos 1500 filamentos de miosina. Estos filamentos presentan dos regiones bien diferenciadas, una región en donde la organización de tercer nivel de las proteínas es fibrilar y la otra, en donde la organización se transforma en globular. La disposición fibrilar también es llamada “cola de la miosina” mientras que la disposición globular es llamada “cabeza de la miosina”. Como se mencionó anteriormente, además de los filamentos de miosina el sarcómero se encuentra formado por filamentos de actina. Cada filamento de Actina tiene uno de sus extremos enlazados en la línea Z con la parte contraria extendiéndose hacia la parte central del sarcómero. Cada filamento de actina tiene un sitio activo en donde puede enlazarse con la cabeza de la miosina. Además de los filamentos de actina y miosina que contiene el sarcómero, es importante mencionar a las proteínas troponina y tropomiosina. La tropomiosina posee una forma de tubo que se enrolla alrededor de la actina, mientras que la troponina es una proteína que se encuentra en intervalos regulares a la actina y a la tropomiosina.

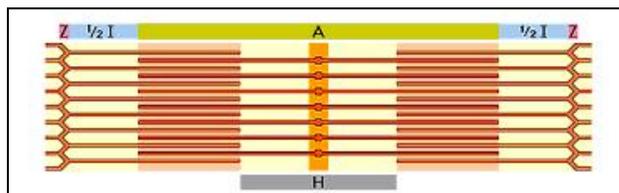


Figura 2. Sarcómero, la unidad anatómico-funcional del músculo.

TEORIA DE LOS FILAMENTOS DESLIZANTES

Cuándo el impulso nervioso llega desde las terminaciones de los axones, éstos segregan una sustancia denominada acetil-colina que se une a receptores en el sarcolema. Esto genera una carga eléctrica que se transmite hacia toda la fibra muscular e incluso hasta su interior a través de los túbulos-T. La llegada de la carga eléctrica al interior de la fibra, hace que se liberen grandes cantidades de calcio desde el retículo sarcoplasmático. En estado de reposo, se cree que la tropomiosina se encuentra tapando los sitios activos de la actina impidiendo la unión de la actina con la cabeza de la miosina (Figura 3a). No obstante, cuando el calcio es liberado este se junta con la troponina y ésta levanta a la tropomiosina dejando libre los sitios activos de la actina. De esta manera, los sitios activos de la actina se juntan con la cabeza de la miosina formando lo que se denomina puente cruzado (Figura 3b). En ese momento, se activa la enzima miosin-ATPasa que hidroliza ATP a ADP liberando la suficiente energía para que la cabeza de miosina rote hacia el centro del sarcómero arrastrando a la actina y generando el proceso de tensión muscular (Figura 3c).

Inmediatamente después que la cabeza de miosina se inclina, se separa del sitio activo, rota nuevamente hacia su posición original y se une con un nuevo sitio activo repitiendo el proceso nuevamente. El proceso continúa hasta que la miosina contacta la línea Z. En ese momento, es cuándo la zona H desaparece ya que, durante la contracción, la actina fue sistemáticamente llevada hacia el centro del sarcómero invadiendo la zona H (que sólo estaba constituida por miosina). Al finalizar la contracción muscular, el Ca^{2+} es bombeado nuevamente por la bomba de Ca^{2+} presente en el retículo sarcoplasmático, proceso que también requiere ATP. Al volver el Ca^{2+} al interior del retículo sarcoplasmático, la tropomiosina vuelve a cubrir el sitio activo de actina y de esta manera se desarma el puente cruzado.

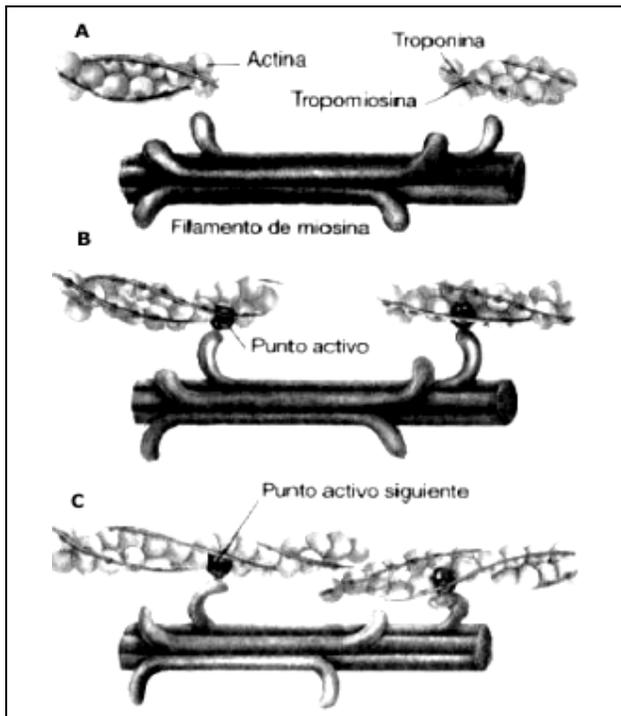


Figura 3. Representación esquemática del mecanismo de contracción muscular. Tomado de Willmore y Costill (1998).

Tipos de Tensión Muscular

Existen diferentes formas bajo las que el músculo puede desarrollar tensión. A continuación se provee una descripción de las mismas.

Tensiones Auxotónicas

En este tipo de acciones, la tensión muscular varía durante todo el movimiento. Estas acciones son las más comunes dentro de los programas de acondicionamiento físico y presentan dos subdivisiones:

- Tensiones Auxotónicas Concéntricas: se dan cuando los puntos de origen e inserción muscular se acercan, o desde un punto de vista microestructural, cuando la zona H del sarcómero disminuye su tamaño.
- Tensiones Auxotónicas Excéntricas: en este tipo de acción, los puntos de origen e inserción muscular se distancian, lo cual produce un incremento en el tamaño de la zona H del sarcómero.

Tensiones Isométricas

En este tipo de acción suceden dos cosas diferentes en los niveles micro y macroestructural. A nivel microestructural, existe interdigitación entre los filamentos de actina y miosina. Los filamentos de

actina son desplazados hacia el centro del sarcómero, lo cual disminuye el tamaño de la zona H del sarcómero. No obstante, los puntos de origen e inserción muscular no se acercan, es decir que no hay movimiento articular. Esta situación es permitida por una elongación de los tendones que poseen fibras de elastina.

Tensiones Isocinéticas

Estas contracciones se caracterizan por que en todo el rango de movimiento angular que recorre una articulación, la velocidad permanece constante. Este tipo de acciones sólo pueden llevarse a cabo ejerciendo fuerza en contra de un dinamómetro isocinético.

Unidad Motora

La totalidad de las fibras musculares inervadas por una misma motoneurona alfa, que se ubica en el asta anterior de la médula, se denomina “Unidad Motora” (Figura 4). Existen dos grandes tipos de neuronas que pueden formar parte de las unidades motoras:

- Neuronas de gran tamaño que inervan entre 300 y 500 fibras musculares diferentes. Estas neuronas presentan una frecuencia de emisión del impulso nervioso que puede variar entre 25-100 Hz (es decir, entre 25 y 100 impulsos nerviosos por segundo), y
- Neuronas de escaso tamaño que inervan sólo entre 10 y 180 fibras musculares diversas. Su frecuencia de descarga de impulsos nerviosos varía entre 10 y 25 Hz (es decir, entre 10 y 25 impulsos nerviosos por segundo).

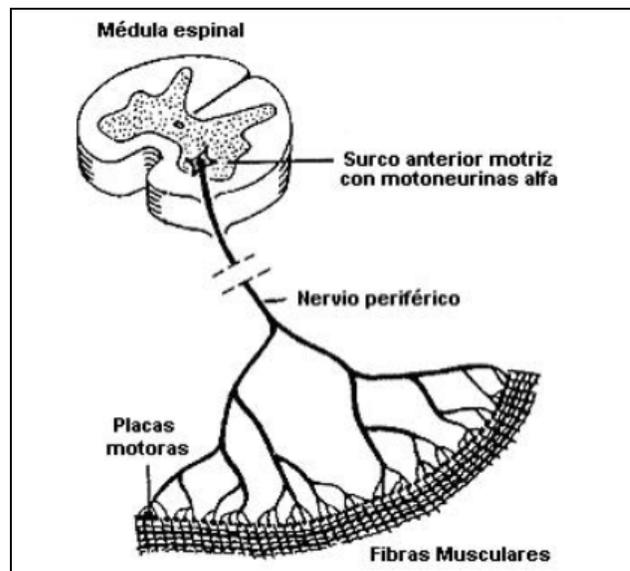


Figura 4. Representación Esquemática de la Unidad Motora

Características Funcionales de los Diferentes Tipos de Fibras Musculares

Las fibras musculares que se encuentran en el interior de los músculos se caracterizan por poseer particularidades ultra-estructurales e histoquímicas notablemente diferentes. No obstante, es importante notar que las fibras musculares que pertenecen a una misma unidad motora (es decir que están inervadas por una misma neurona), presentan similares propiedades físicas, bioquímicas y estructurales. Sobre la base del tiempo que tardan las fibras en llegar a su tensión pico (o sea, a la máxima producción de fuerza), pueden identificarse dos clases principales de fibras, aquellas con un tiempo hasta la tensión pico relativamente largo (fibras de contracción lenta o de tipo I), y las fibras con un tiempo más corto para alcanzar su máximo pico de producción de fuerza (fibras de contracción rápida o tipo II). A la vez, las fibras de tipo II se sub-clasifican en IIa (rápidas) y IIb (explosivas). Todas las fibras de tipo II son inervadas por neuronas de gran tamaño, las cuales poseen una gran frecuencia de descarga del impulso nervioso (25-100 Hz), mientras que las fibras de tipo I son inervadas por las neuronas de menor tamaño que poseen una menor frecuencia de descarga neuronal (10-25 Hz). Así, las fibras de tipo IIb logran su más alta manifestación de fuerza a los 50 Hz, mientras que las fibras de tipo I, logran su pico de tensión con frecuencias de unos 25 Hz. La diferencia en la frecuencia de estimulación en la que cada fibra individual alcanza su máximo desarrollo de tensión, se debe a que la velocidad de contracción y relajación en las fibras rápidas es mayor que en las lentas, y por ello deben ser estimuladas con más frecuencia para alcanzar su máximo desarrollo de fuerza. Por lo tanto, la velocidad de liberación de energía será rápida, en el primer caso, (Hidrólisis de ATP 600 veces por segundo) y lenta, en el segundo, (300 veces por segundo). Para el músculo esquelético humano, hay estudios que indican que el tiempo hasta la tensión pico en una contracción isométrica máxima es de 80 a 100 milisegundos para las fibras de tipo I, mientras que para las fibras de contracción rápida o tipo II este tiempo se reduce a aproximadamente 40 milisegundos, siendo menor el tiempo para las fibras de tipo IIb que para las de tipo IIa. Una cuestión muy importante a considerar, es que no existen diferencias entre la cantidad de fuerza muscular que una fibra rápida puede realizar en comparación con una fibra lenta, ya que la cantidad de proteínas de miosina en relación a las de actina no varían entre diferentes tipos de fibras. Por ello, la principal diferencia desde un punto de vista funcional entre distintos tipos de fibras, es la velocidad de acortamiento que se produce y no la fuerza que cada una de ellas puede

ejercer (Åstrand, 1993). Esto está relacionado con la actividad de la enzima ATPasa de los diferentes tipos de fibras, como se detalló previamente. La miosina de las fibras de tipo II puede hidrolizar ATP unas 600 veces por segundos, mientras que la miosina de las fibras de tipo I llega sólo a unas 300 veces por segundo.

Reclutamiento de Unidades Motoras. Principio del Tamaño

Cuando debe movilizarse una carga de bajo peso, el sistema nervioso reacciona reclutando las fibras de más bajo umbral (ST o de tipo I). Mientras que a medida que se incrementa la carga a movilizar, se irán reclutando progresivamente las fibras de contracción rápidas (primero las de tipo IIa y posteriormente las de tipo IIb. A este orden en el reclutamiento se lo ha denominado reclutamiento en rampa, y se caracteriza por respetar el principio del tamaño de las unidades motoras (primero se reclutan las unidades motoras pequeñas [lentas], y después las más grandes [rápidas y explosivas, respectivamente]). Debido a ello, a medida que se recluten un mayor número de fibras musculares la producción de fuerza se incrementará (Figura 5).

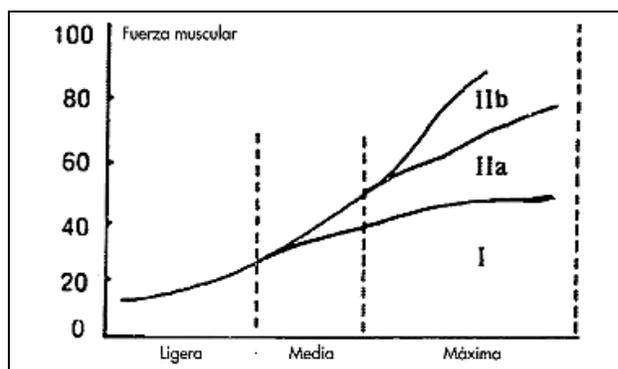


Figura 5. Reclutamiento en rampa Costill ('80). Tomado de Cometti '98.

La Figura 6, muestra la representación gráfica de la relación entre el reclutamiento de 3 tipos de Unidades motoras que inervan a fibras musculares I (SO), IIa (FOG) y IIb (FG), y la frecuencia de estímulo nervioso de cada una de ellas, para contracciones isométricas expresadas en porcentaje de la fuerza isométrica máxima (FIM). Se observa que al 15% de la fuerza isométrica máxima, las únicas unidades motoras activas son las lentas (SO) que inervan a las fibras I. Además, su frecuencia de impulso nervioso es muy baja (10Hz). Al 30% de la FIM, las unidades motoras reclutadas son solamente las pequeñas, lentas (SO), pero que producen más fuerza que al 15%, por que han aumentado la frecuencia de impulso (de 10 a 15 Hz).

Cuándo la fuerza producida es del 40-50% de la FIM, se comienzan a activar las unidades motoras que inervan las fibras IIa (FOG) a frecuencias de impulso nervioso de 15 Hz. Dicha frecuencia irá aumentando a medida que se incremente la intensidad de la fuerza producida. Las unidades motoras de gran tamaño que inervan a las fibras musculares IIb (FG) se activan a partir de intensidades correspondientes al 70-90% de la FIM. Estas Unidades Motoras son las que tienen mayor frecuencia de impulsos nerviosos. Por último, al 100% de la FIM todas las unidades motoras están activadas a frecuencias de impulso elevadas. Estas frecuencias son de:

- unos 25 hz para las unidades motoras que inervan a las fibras de tipo I (SO),
- unos 40 Hz para las unidades motoras que inervan a fibras IIa (FOG), y
- de unos 40-60 Hz para las unidades motoras que inervan las fibras IIb (FG).

Resulta interesante indicar que las frecuencias de impulso de las unidades motoras de tipo IIb indicadas (o sea. entre 40-60 Hz), aunque les permiten producir la mayor fuerza isométrica posible, son inferiores a las máximas frecuencias de impulso nervioso que estas neuronas pueden producir (de 100-120 Hz). No obstante, estas altas frecuencias de estimulación ya no producen un incremento subsiguiente en la fuerza, lo que producen, es una disminución en el tiempo de manifestación de la fuerza (Figura 7). Este hecho reviste una gran importancia dentro del campo deportivo, ya que el tiempo necesario para aplicar la máxima fuerza voluntaria, ronda aproximadamente los 300-400 ms (milisegundos), y en muchos gestos deportivos, el tiempo de aplicación de la fuerza suele ser menor. Por ejemplo, en la salida en un sprint de 100 metros como en el despegue de un salto en longitud existe una demora de entre 150 y 180 ms, mientras que en el despegue de los saltos de altura, existen menos de 250 ms para aplicar la máxima fuerza posible. Esto representa un gran desafío dentro del entrenamiento deportivo, ya que se hace indispensable la máxima aplicación de fuerza en un período de tiempo despreciable y esto puede conseguirse generando una mayor frecuencia de estimulación neuronal sobre la fibra muscular.

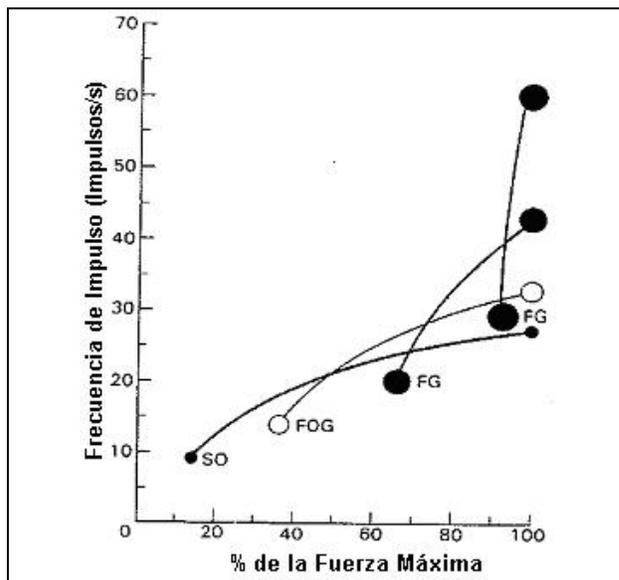


Figura 6. Reclutamiento de distintas unidades motoras en función de la fuerza isométrica máxima siguiendo el reclutamiento en rampa. Tomado de Sale (1992).

Probables Excepciones al Principio del Tamaño

Como se reportó anteriormente, durante los ejercicios realizados a baja velocidad, se produce un reclutamiento en rampa que respeta el principio del tamaño (I-IIa-IIb). Sin embargo, en ejercicios de altísima velocidad, “pareciera” que el principio del tamaño o el reclutamiento en rampa no se respeta. Es aparente que el sistema nervios central (SNC) tiene mecanismos que permiten activar selectivamente unidades motoras que inervan fibras de tipo IIb, sin que sea necesario activar las fibras de tipo I previamente. Esto sólo podría suceder en movimientos rápidos, cortos y sin sobrecarga, en dónde la frecuencia de impulso nervioso del nervio sobrepasa los 50 Hz llegando hasta los 100-120 Hz.

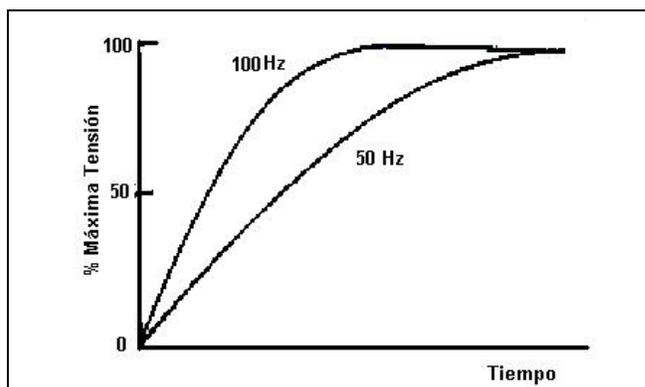


Figura 7. Relación entre el porcentaje de producción de fuerza y la estimulación neural en Hz. Modificada de Badillo y Ayeararán 1997.

BIOENERGETICA

Concepto de Energía, Estructura y Función del ATP

Definiremos a la energía cómo la capacidad de realizar trabajo. La síntesis proteica, la transmisión del impulso nervioso, el transporte de sustancias en contra de su gradiente de concentración y la contracción muscular, son diferentes formas de trabajo realizados por el organismo. La bioenergética estudia la relación que existe entre estos tipos de trabajo y la energía necesaria para producirlos.

Debido a que durante la actividad física el músculo esquelético es el principal consumidor de energía, nos ocuparemos de analizar la liberación y

abastecimiento de energía para la ejecución de la contracción muscular.

La tensión que desarrolla el músculo esquelético solo es posible gracias a la energía derivada de la hidrólisis del ATP (adenosín-trifosfato). La hidrólisis de esta molécula es producida por una enzima denominada ATPasa, esta enzima rompe el enlace de energía que une al tercer fosfato del ATP con el resto de la molécula. El resultado de la reacción es la liberación de energía (que es posteriormente utilizada para producir la tensión muscular), un grupo fosfato inorgánico, la obtención de una molécula de ADP (adenosín-difosfato), y la generación de protón. La reacción simplificada es representada en la Figura 8, mientras que la estructura química del ATP se muestra en la Figura 9.

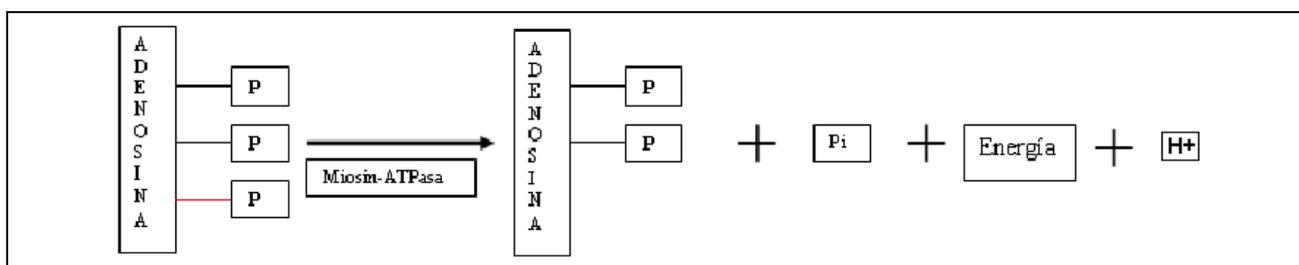


Figura 8. Representación esquemática de la liberación de energía por parte del ATP mediante la acción de la enzima Miosin-ATPasa

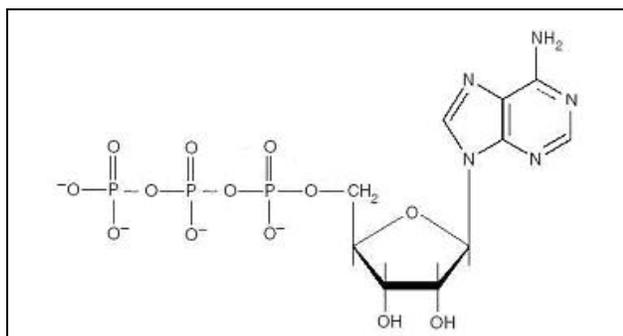


Figura 9. Estructura del ATP. Constituida por una base nitrogenada, la adenina (arriba a la derecha); un monosacárido de cinco carbonos, la ribosa (abajo); y los 3 grupos fosfatos (a la izquierda de la imagen).

A la hora de analizar la bioenergética muscular es crucial tener en cuenta que el ATP presenta una característica importante que a priori pareciera ser una desventaja: su escasa concentración en el músculo esquelético, la cual es de $5 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{g}^{-1}$, lo que representa un peso total aproximado de 0.35 gramos de ATP para un sujeto de 70 kg. Esta cantidad de ATP, sólo alcanza para abastecer de energía a la contracción muscular de alta intensidad durante 0,5 segundos. Sin embargo, teniendo en cuenta que un mol de ATP (6.022×10^{23} moléculas) pesa 503 gramos y, que una persona de 70 kg necesita unos 33 moles de esta molécula para correr

10 km, si ésta dispondría de toda esta energía en forma de ATP le agregaría a su peso corporal actual (70 kg) unos 16 kg adicionales, lo que afectaría notablemente su motricidad y generaría a la vez un gasto energético extra, que debería ser compensado con más moléculas de ATP. Además, no sería posible que la concentración de ATP en el músculo esquelético fuera alta debido a que esto produciría un incremento en la presión osmótica intracelular que “arrastraría” una gran cantidad de agua hacia el interior de la fibra muscular, la cual se hincharía hasta explotar. Por ello, el hecho de que la concentración de ATP en el músculo esquelético sea escasa, y que sólo abastezca de energía para la contracción muscular durante un escaso período de tiempo, es más una ventaja que una complicación.

De lo anterior se deduce que, para prolongar el trabajo muscular en el tiempo, el ATP debe ser continuamente reciclado, o sea, la célula muscular debe producir el proceso $\text{ATP} \leftrightarrow \text{ADP}$ (utilización y resíntesis de ATP) de forma permanente y a una altísima velocidad. Por esta razón, la molécula de ATP no tiene por función actuar como una molécula de almacenamiento de energía; su función es la de “transportar” una adecuada cantidad de energía que le es provista por una verdadera reserva energética, hacia un sitio en la célula donde se va a producir

algún tipo de trabajo, por ejemplo en la cabeza de la miosina para producir la contracción muscular.

Reservas Energéticas

Las reservas energéticas constituyen diversas formas de almacenamiento de nutrientes en el interior del organismo, cuya función principal es liberar energía para sintetizar ATP a partir de ADP. Derivan del consumo de Hidratos de Carbono, Grasas, y Creatina, provenientes de la dieta y se encuentran almacenadas en el organismo en forma de Glucógeno, Triacilglicéridos y Fosfocreatina, respectivamente. Es importante notar que cada Reserva Energética tiene la posibilidad de resintetizar ATP, sólo por que tiene un sistema energético que la catabolice. En el músculo esquelético humano existen tres sistemas de liberación de energía para la síntesis de ATP: Sistema Anaeróbico Aláctico o de los Fosfágenos, Sistema Anaeróbico Láctico o Glucolítico, y el Sistema Aeróbico, cada uno se encarga de degradar de manera específica a alguna de las reservas (Figura 10). En los siguientes apartados estudiaremos las particularidades inherentes a cada sistema de liberación de energía.

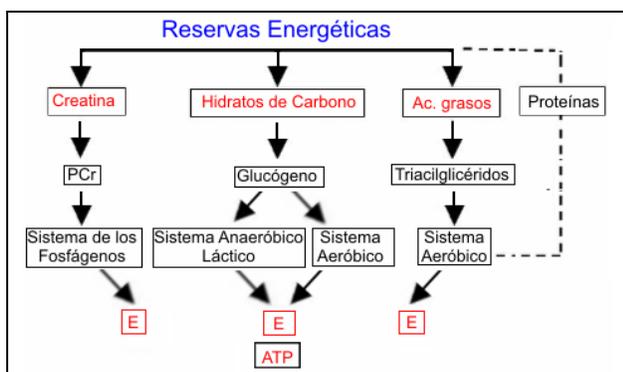


Figura 10. Interacción entre las fuentes de alimentos, las reservas energéticas, los sistemas de liberación de energía y la síntesis del ATP en el organismo humano.

Sistema de los Fosfágenos

El sistema de los fosfágenos o anaeróbico aláctico es el que produce la mayor tasa de resíntesis de en unidad de tiempo, por tanto este sistema predominará en todos la actividad muscular desarrollada a intensidad máxima y durante un escaso período de tiempo.

La creatina se caracteriza por ser un aminoácido no esencial y no proteico. Esto significa que el organismo humano puede sintetizar creatina a partir de otros aminoácidos, lo cuales reciben el nombre de aminoácidos precursores. Los aminoácidos

precursores de la creatina son: la glicina, la arginina y la metionina (Kreider R, 1998). La creatina, a diferencia de los α aminoácidos no puede formar parte de las proteínas o péptidos, por tanto en el organismo humano la creatina se encuentra sin unión a otros aminoácidos, en sus dos estados: fosforilada (formando fosfocreatina [PCr]) o libre (creatina [Cr]) (Figura 11).

Los componentes estructurales de la reacción de la creatin quinasa (CK) en la resíntesis del ATP están detallados en la Figura 1. La reacción implica la transferencia de un fosfato desde la fosfocreatina al ADP para formar ATP.

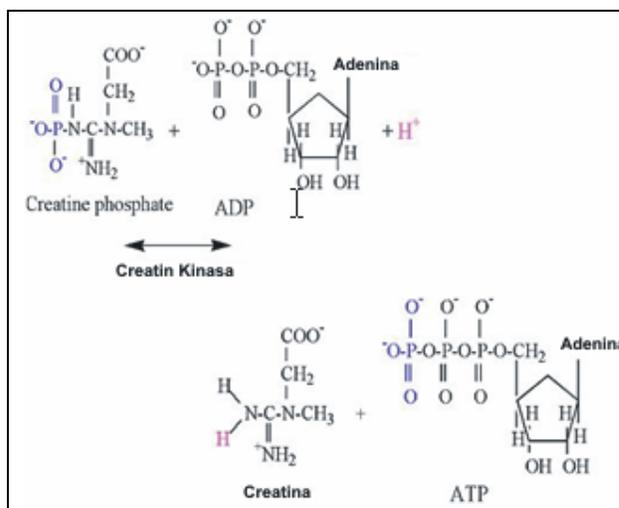
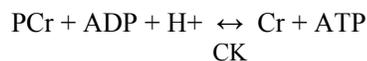


Figura 11. Ilustración estructural de la reacción de la creatin quinasa (CK). Tomada de Robergs, 2003.

La ecuación química de la reacción de la CK es presentada a continuación:



Tradicionalmente la función de la fosfocreatina (PCr) ha sido asociada únicamente a la resíntesis de ATP durante el ejercicio de alta intensidad y corta duración, la transición de la pausa al ejercicio y las condiciones de hipoxia. Sin embargo, la ruptura de PCr actúa también como un amortiguador de la acidosis intracelular (ver Figura 1) y, también actúa como transportador de fosfato en todo el citosol, así como también desde la mitocondria al citosol. Esta función es resumida como las reacciones de vínculo de la “lanzadera de fosfato de creatina” (Demant 1999; ACSM Roundtable 2000), que será analizada posteriormente en el presente manuscrito.

Tasa de resíntesis de ATP a partir de la Fosfocreatina en Diferentes Momentos de la Contracción Muscular de Alta Intensidad

Uno de los estudios que más ha delineado nuestro estado de conocimiento actual acerca de la resíntesis de ATP a partir de la PCr fue el realizado por Hultman et al., (1983). La Figura 12 muestra la variación de la tasa de resíntesis de ATP a partir de la PCr obtenida por Hultman et al (1983) durante la tensión muscular de máxima intensidad, eléctricamente evocada con 50 Hz.

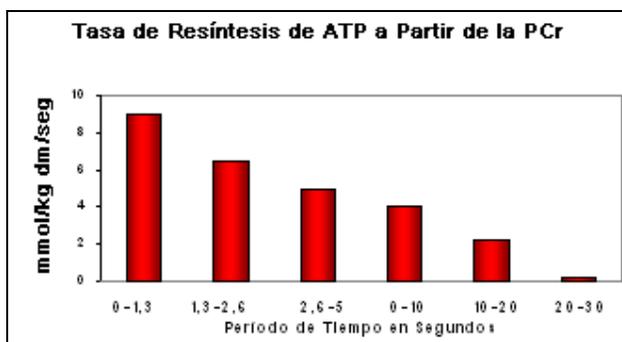


Figura 12. Tasa de Resíntesis de ATP a partir de la PCr durante la contracción muscular máxima. Tomada de Hultman y cols., 1983. Evaluation of methods for electrical stimulation of human muscle in situ. Pfluegers Arch. 398: 139-141.

Como puede analizarse en la Figura XX la más alta tasa de resíntesis de ATP a partir de la PCr es producida durante la primera contracción muscular de 1,3 segundos. Mientras que en la segunda contracción, la resíntesis de ATP cae en un 13,6% y posteriormente sigue disminuyendo hasta llegar a valores extremadamente bajos entre los segundos 20 y 30 de la tensión muscular máxima eléctricamente evocada.

Si analizamos la tasa de ruptura de la PCr en función del tiempo durante el ejercicio de intensidad máxima, veremos que en los primeros 6 segundos de ejercicio se agota aproximadamente entre el 60 y 80% del total de la PCr que contiene la fibra muscular, mientras que a los 30 segundos de ejercicio máximo la concentración de PCr en el músculo es prácticamente nula.

Mecanismo de Resíntesis de la Fosfocreatina

Posterior a la ejecución del ejercicio acontece la resíntesis de la PCr. Éste es un proceso que requiere ATP para producirse y es uno de los responsables de la elevación del consumo de oxígeno pos-esfuerzo. La PCr degradada a Cr y Pi durante el ejercicio, puede ser restituida nuevamente a PCr. Este proceso es catalizado por la enzima Creatin kinasa

mitocondrial como es mostrado en la siguiente ecuación química:



El mecanismo propuesto para explicar el proceso de resíntesis de la PCr postula que el ATP sintetizado aeróbicamente en la mitocondria es hidrolizado por ATPasa mitocondrial en el espacio intermembranoso cediendo su fosfato terminal a la CK mitocondrial para resintetizar PCr. El resultado neto de esta acción es la generación de PCr y ADP, como puede verse en la ecuación planteada arriba. La PCr deja la mitocondria y vuelve al citoplasma, y el ADP vuelve a ser regenerado en la cadena respiratoria o Ciclo de Krebs. (Wyss 2000).

Se ha demostrado que la resíntesis de PCr sigue una curva bifásica, con un componente rápido y otro lento, cuyos tiempos medios son de 25-30 seg. y 180-200 seg., respectivamente. Durante la fase rápida de resíntesis de PCr se restituye aproximadamente el 40-50% de su concentración inicial. Mientras que durante la fase lenta se restituye un 40-45% de la concentración inicial.

Funciones de la Creatina como Vector Energético Intracelular

Es bien conocido que el ATP producido aeróbicamente dentro de la mitocondria, no puede difundir hacia el sitio de contracción (cabeza de la miosina) donde el ATP es consumido durante la contracción muscular. Una de las teorías más sólidas que explican como la energía puede llegar desde la mitocondria hasta la miosina, sostiene que el ATP sintetizado aeróbicamente es hidrolizado a ADP en el interior de la mitocondria, cediendo su fosfato terminal a la CK mitocondrial. La creatina penetra en la mitocondria y vía acción de la CK mitocondrial es transformada en PCr. Como tal sale para regenerar ATP en la cabeza de la miosina vía reacción de la CK. Este proceso es repetido cíclicamente durante el ejercicio, y es conocido como las reacciones del vínculo de "lanzadera de fosfato de creatina". Figura 13.

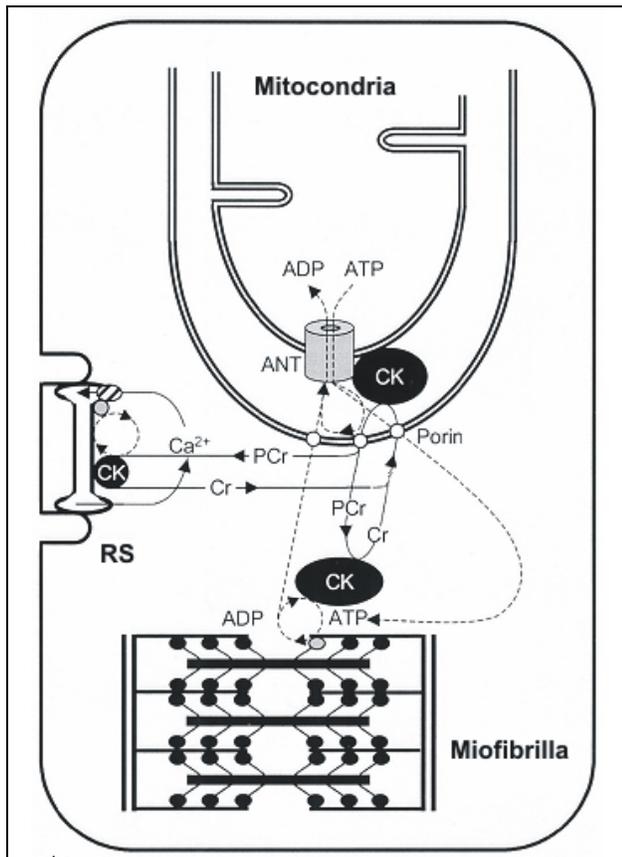


Figura 13. Representación esquemática del transporte de creatina. La creatina (Cr) es transportada desde los sitios de utilización de ATP (o sea miofibrillas y retículo sarcoplásmico [RS]) hasta la mitocondria, en dónde es fosforilada por acción de la enzima creatin-quinasa mitocondrial a fosfocreatina (PCr). Posteriormente la PCr migra hacia el sarcoplasma para resintetizar ATP a partir de ADP gracias a la acción de la creatin-quinasa sarcoplásmica en las miofibrillas y mitocondria. ANT: adenina nucleotido translocasa. Tomada de Michail Tonkonogi y Kent Sahlin. *Physical exercise and mitochondrial function in human skeletal muscle. Exerc. Sport Sci.Rev.*, Vol. 30, No. 3, pp. 129–137, 2002

Reacción de la Adenilato Kinasa

Es la segunda reacción del sistema fosfágeno. Cuando la concentración PCr cae y disminuye la velocidad de resíntesis de ATP se activa la reacción de la enzima adenilato quinasa. La ecuación química de la reacción es la siguiente: $ADP + ADP \leftrightarrow ATP + AMP$. Mediante esta reacción se puede obtener ATP durante el ejercicio intenso, sin embargo para que esto suceda el incremento en la producción de AMP se convierte en una situación sin equanóm.

Glucólisis

La degradación de la glucosa consiste en una serie de reacciones enzimáticas encadenadas que suceden en el citoplasma celular. En esta vía energética se produce lactato y/o piruvato, ambos pueden ingresar

en la mitocondria para generar la síntesis de Acetil CoA liberando energía en el ciclo de Krebs y cadena respiratoria. En el citoplasma, la ruptura de un mol de glucosa produce dos o tres moles de ATP, dependiendo si la vía parte de glucosa o glucógeno, respectivamente. Mientras que en la mitocondria la síntesis de Acetil CoA a partir de cada mol de glucosa degradada en la glucólisis promoverá la resíntesis de 36 moles de ATP. Para mayores detalles respecto de esta vía energética remito al lector al material de estudio básico de este módulo.

En el año 1964 Margaria y colaboradores, propusieron que durante los primeros 10 segundos de ejercicio, la fosfocreatina era el único sustrato encargado en la resíntesis de ATP, y que pasado este tiempo la PCr se agotaba por completo dando inicio a la glucólisis. Esta teoría de “movilización en serie” de provisión de ATP anaeróbico fue mantenida durante muchos años, hasta que Saltin y colegas en el año 1982 documentaron que el lactato muscular después de 10 segundos de ejercicio era más elevado que en estado de reposo (Spriet L, 1995). Estos datos demostraban que la glucólisis comenzaba antes de los 10 segundos de ejercicio. Sin embargo, no se sabía a ciencia cierta cuándo comenzaba ni cuáles eran los factores que desencadenaban a esta vía energética.

En el trabajo de Hultman y cols. 1983, que hemos descrito previamente, se documentó que una sola contracción muscular de 1,3 segundos de duración ya había elevado los valores de lactato intramuscular, demostrando esto que la glucólisis comienza al inicio del ejercicio y, que una sola contracción muscular basta para desencadenarla.

Sucede que antes de producirse la contracción muscular se genera un incremento en la concentración de calcio sarcoplásmico. Además, se incrementa rápidamente la secreción de norepinefrina. Es creído que ambos factores estimulan de manera sinérgica la transformación de la fosforilasa b en fosforilasa a. Así, al inicio del ejercicio intenso la concentración de fosforilasa a puede incrementarse desde el 20% (valor de reposo) hasta el 90%. La acción de la fosforilasa a, aumentará la disponibilidad citoplásmica de glucosa 6- fosfato que posteriormente formará fructuosa 6- fosfato por acción de la enzima fosfogluco isomerasa. Es creído que el incremento de la fructuosa 6- fosfato acelera la velocidad de acción de la enzima fosfofrutuokinasa (PFK) (Spriet L., 1995). En este escenario, la vía glucolítica comienza resintetizando ATP junto a la PCr al inicio mismo del ejercicio, pero a menor tasa que esta.

A medida que la contracción muscular de alta intensidad se prolonga se produce una caída masiva de la PCr con un incremento lineal de los productos de su degradación (Creatina [Cr] y fosfato inorgánico [Pi]) (Robergs R., 2003), esto estimula la reacción de la de la enzima adenilato-quinasa que tiene por función juntar dos moléculas de ADP para formar una de ATP y otra de AMP (es decir, $ADP + ADP \leftrightarrow ATP + AMP$). El AMP será posteriormente atacado por la enzima AMP deaminasa generando IMP y amonio (NH_4), mientras que el ATP será hidrolizado nuevamente a ADP. Por tanto, durante la contracción muscular intensa se genera un progresivo incremento en las concentraciones de: Cr, Pi, ADP, AMP, IMP y NH_4 . Se ha reportado que los aumentos en la concentraciones de Cr, Pi y AMP son moduladores positivos de la enzima fosforilasa a, mientras que el incremento de: AMP, ADP, IMP y Pi lo son para la enzima fosforilasa b. De esta manera, se incrementa la producción de fructosa 6-fosfato. Por otro lado, el incremento en la concentración de AMP, ADP y Pi son responsables para una mayor activación de la PFK.

Además, el ADP es un sustrato para las enzimas fosfoglicerato kinasa y piruvato kinasa (Crowther Gregory J. et al., 2002.), mientras que el fosfato inorgánico es el sustrato para la enzima gliceraldehido 3 fosfato deshidrogenasa (Crowther Gregory J. et al., 2002). De esta manera la activación de las enzimas: fosforilasa a y b, PFK, fosfoglicerato kinasa, piruvato kinasa y gliceraldehido 3 fosfoglicerato kinasa promoverán una elevación en la velocidad de la glucólisis, haciendo que este sistema de liberación de energía comience a predominar en la resíntesis de ATP a partir de los 5 segundos de contracción muscular intensa, logrando su más alta velocidad de resíntesis entre los segundos 10 y 20. Posteriormente, la tasa de resíntesis de ATP a partir de la glucólisis comienza a caer (Figura 14).

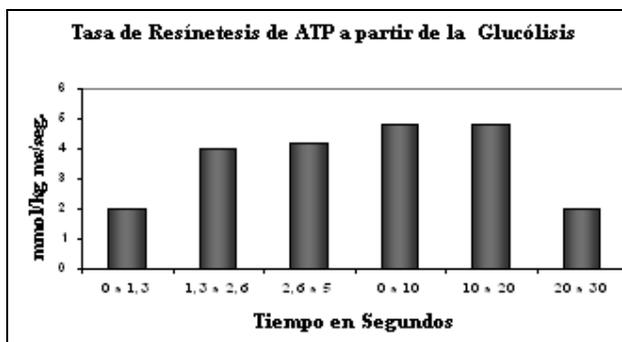


Figura 14. Tasa de Resíntesis de ATP a partir de la PCr y el Glucógeno durante la contracción muscular eléctricamente evocada con 50 Hz y el flujo sanguíneo muscular ocluido. Tomada de Hultman y cols. 1983.

Causas de la producción de lactato durante el Ejercicio Intenso

Durante el ejercicio de alta intensidad se incrementa el ritmo de glucólisis en las fibras de contracción rápida dónde es producida una masiva degradación de glucógeno muscular y por ende gran acumulación citoplasmática de piruvato, además estas fibras poseen una baja concentración de mitocondrias por cuánto el piruvato tiene pocas posibilidades de entrar al ciclo de Krebs. Otro factor de importancia a analizar, es la clase de isoenzimas LDH presentes en este tipo de fibras musculares. Las fibras rápidas poseen gran cantidad LDH-M responsables de catalizar el paso PIRUVATO-LACTATO, mientras que la presencia de la isoenzima LDH-H que cataliza el paso LACTATO-PIRUVATO es prácticamente nula. De esta manera la gran producción de piruvato, la baja concentración de mitocondrias, la alta concentración de LDH-M, y el bajo contenido de LDH-H presentan un escenario en el cual la producción de lactato se incrementa a valores notables (Roig J, 2003).

Metabolismo del Lactato

Durante la mayor parte del siglo 20, el lactato ha sido considerado como un producto final de la glucólisis debida a la hipoxia, la principal causa de fatiga muscular, y un factor clave en el desarrollo de acidez durante el ejercicio. No obstante, actualmente es aceptado que el incremento en la producción y concentración de lactato acontece en fibras musculares bien oxigenadas. Además, lejos de ser un metabolito final que causa fatiga, actualmente el lactato es considerado como un importante vector energético que puede utilizarse como combustible durante la contracción muscular. Junto a ello, y contrariamente a lo que muchos creen, la producción de lactato ayuda a disminuir los niveles de acidez inducida por el ejercicio.

El Lactato como Vector Energético

La hipótesis del shuttle de lactato sostiene que una vez producido, éste metabolito juega un rol clave en la distribución de la energía potencial proveniente de las reservas de glucógeno corporal (Brooks G., 1985). Esta distribución de la energía que realiza el lactato ocurre entre varios tejidos y compartimientos intracelulares, como por ejemplo: citosol y mitocondria, músculo y sangre, sangre y músculo, músculos activos e inactivos, músculos blancos y rojos, sangre y corazón, sangre e hígado, hígado y otros tejidos como los músculos en contracción, intestino y sangre portal, sangre portal e hígado,

distintas zonas del hígado y, músculo y piel (Brooks G, 2000). La teoría de los shuttles de lactato no tuvo una rápida aceptación en la comunidad científica, ya que no coincidía con las teorías clásicas del lactato. Como fue mencionado anteriormente, estas teorías sostenían que el lactato se formaba debido a una disminución en la concentración de oxígeno en el músculo y, que el lactato era un producto terminal que sólo podía ser removido durante las pausas del ejercicio. Los nuevos conceptos que sostienen que el lactato se produce en células musculares bien oxigenadas y, que la producción, distribución, y remoción de lactato puede entregar energía a la célula durante la contracción muscular eran muy radicales para ser aceptados rápidamente.

En la Figura 15 podemos ver porcentuales de lactato que siguen distintos caminos metabólicos. Esta información ha sido obtenida usando radioisótopos en animales, por Brooks y Gaesser (1980), inyectando (U-14 C) lactato a ratas durante ejercicio intenso, hasta la fatiga absoluta.

Durante varios momentos de la recuperación fueron medidos los niveles radioisotópicos en sangre, hígado, riñón, corazón y músculos. Las conclusiones respecto de los caminos metabólicos seguidos por el lactato se representan en la Figura 18. A su vez, se debe considerar que el comportamiento metabólico del lactato, cuando el ejercicio se detiene, dependería de las condiciones metabólicas internas. Por ejemplo, altos niveles de lactato y condiciones casi normales para otros sustratos, como glucógeno hepático y glucosa sanguínea, favorecerían la oxidación del lactato. Por el contrario, un gran vaciamiento glucogénico y/o una hipoglucemia, favorecerían tanto la neoglucogénesis como la neoglucogenogénesis, con una menor tasa de oxidación de lactato.

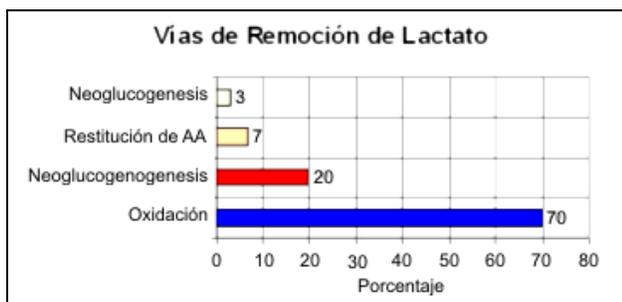


Figura 15. Vías de Remoción de Lactato. Tomada de Brooks y Gaesser, 1980.

Por lo tanto, podemos afirmar que, durante el proceso de recuperación, más del 70 % del lactato es oxidado en el Ciclo de Krebs. Este mecanismo es también utilizado en elevada proporción en los ejercicios que alcanzan estados de equilibrio (“estado estable”)

entre niveles de producción y remoción de lactato. Esto es por demás significativo, ya que cada molécula de lactato que se oxida es sustitutiva de la glucosa, ahorrando su consumo, ya sea proveniente del torrente sanguíneo o de la ruptura del glucógeno muscular (Mazza J., 2003).

Sistema Aeróbico

El sistema aeróbico necesita para su funcionamiento, de un combustible y un comburente para la generación de ATP. Los combustibles pueden ser tres, los dos más utilizados son las grasas y los carbohidratos, mientras que los aminoácidos generan energía en menor medida. Para el caso de las grasas y los carbohidratos, ambos pueden ser oxidados a nivel mitocondrial ya que pueden producir el intermediario metabólico denominado Acetil CoA. Los carbohidratos sintetizan Acetil CoA luego de la descarboxilación oxidativa del piruvato que acontece en el espacio intermembrana de la mitocondria; mientras que los ácidos grasos también sintetizan esta molécula luego de la beta oxidación, proceso que también ocurre en el interior de las mitocondrias. Para más detalles respecto a estas vías metabólicas remito al lector al material básico de Fisiología del presente módulo. Por otro lado, los únicos aminoácidos que pueden oxidarse son los ramificados, es decir la valina, leucina, isoleucina y asparrigina, más el glutamato que no es un aminoácido ramificado. Todos estos aminoácidos pueden sintetizar diversas moléculas intermediarias del ciclo de krebs para liberar energía aeróbica.

El comburente universal que utiliza el sistema aeróbico es el oxígeno extraído del aire atmosférico. A diferencia de los dos sistemas energéticos analizados anteriormente, la liberación de energía y la resíntesis de ATP por parte del sistema aeróbico se realiza en la mitocondria, no en el citoplasma de las células y la condición básica para que funcione este sistema es la presencia de oxígeno, el cual tiene que ser incorporado en el organismo por el sistema respiratorio y transportado hacia las mitocondrias por el sistema cardiovascular. El funcionamiento del sistema cardiorrespiratorio y de los factores limitantes del consumo de oxígeno se analizarán durante el segundo módulo del presente curso.

CONTINUM ENERGETICO

Una vez analizados los diferentes sistemas de liberación de energía por separado, es importante describir como es producida la resíntesis del ATP durante la actividad física. Para ello habría que

recordar que durante la transición del descanso al ejercicio intenso, la célula muscular aumenta su demanda energética más de 150 veces (Sahlin et al, 1998). Frente a éste desmesurado incremento de la demanda de energía se produce en el músculo esquelético una activación sincrónica de los tres sistemas de resíntesis del ATP al inicio de la actividad contráctil, manteniendo su funcionamiento en una continua interacción durante toda la actividad (Figura 16).

Es importante resaltar que el concepto de Continuum Energético establece que durante la contracción muscular de cualquier tipo, los tres sistemas energéticos se encargan de promover la resíntesis de ATP en una continua coexistencia. No obstante, siempre habrá un sistema que predominará en la resíntesis del ATP sobre el resto.

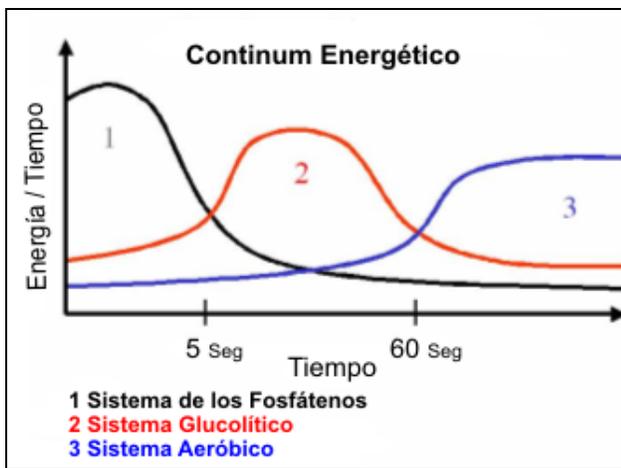


Figura 16. Representación esquemática del Continuum Energético. Nótese como para cualquier duración de ejercicio los tres sistemas de resíntesis de ATP participan juntos en la liberación de energía. No obstante, para cada período de tiempo sólo un sistema predomina (es decir produce más ATP que el resto). Es importante notar que a medida que el tiempo de ejercicio avanza la energía liberada en unidad de tiempo disminuye, ocasionando por ende una caída en la tasa de resíntesis de ATP.

Los conceptos definidos a continuación poseen gran importancia ya que marcan las características generales más importantes de los sistemas de resíntesis de ATP.

Predominancia de un Sistema Energético

Este concepto especifica cual de los tres sistemas es cuantitativamente el más importante en la resíntesis de ATP para un determinado momento de la contracción muscular.

Potencia de un Sistema Energético

Es la máxima cantidad de ATP en unidad de tiempo que un sistema de energía puede producir. La potencia de un sistema guarda una relación directa con la intensidad de la contracción muscular que puede ser producida.

Capacidad de un Sistema Energético

Cantidad total de ATP que puede ser producida por un sistema. La capacidad está directamente relacionada con la cantidad de reservas energéticas disponibles, a mayor cantidad de reservas mayor capacidad y viceversa.

La Tabla 2 resume la potencia, capacidad y el tiempo en el que predomina cada sistema durante la actividad contráctil.

Sistema Energético	Potencia mmol ATP kg ⁻¹ m h s ⁻¹	Capacidad moles de ATP	Predominio
Anaeróbico Aláctico	8.5	0.6	de 0 a 5"
Anaeróbico Láctico	8.0	1.2	de 5" a 1'
Aeróbico (CHO)	2.8	50	de 1' a 30'
Aeróbico (Ac. Grasos)	1.2	Indefinida	de 30' en adelante

Tabla 2. Potencia, capacidad y predominio de los sistemas energéticos. En el sistema aeróbico estas variables son clasificadas para la oxidación de carbohidratos (CHO) y de ácidos grasos de manera separada. La unidad de medida de potencia se encuentra como de milimoles de ATP producidos por kilogramo de músculo húmedo durante un segundo. **NOTA:** el tiempo en el que predomina un sistema energético especificado en la tabla sólo es aplicable al ejercicio de tipo continuo y de alta intensidad. Durante el ejercicio de tipo intermitente, el predominio de un sistema energético va a depender esencialmente de la intensidad de la contracción muscular y de la concentración de substratos, siendo la variable tiempo de menor importancia. Datos extraídos de Sahlin 1998, Bangsbo et al., 1990 y Hultman et al., 1983.

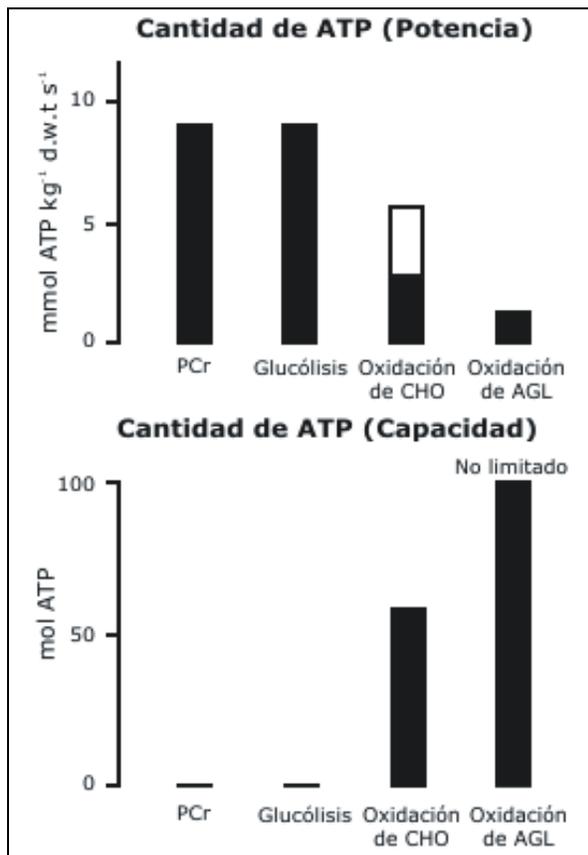


Figura 17. Arriba: potencia en mili moles de ATP producidos por kg de músculo húmedo durante un segundo. Abajo: capacidad como producción total de ATP en moles que produce cada sistema. Tomado de Sahlin et al., 98. Acta Physiol Scand, 162, 261-266.

En la Figura 17, extraída de Sahlin et al (1998) son graficadas la potencia y capacidad de cada sistema energético. Nótese como existe una relación inversa entre la generación de potencia y la capacidad de los tres sistemas.

A continuación se muestran los resultados de un trabajo realizado por Bangasbo J. et al (1990) (ver Figura 18), en el que se analiza el porcentaje de resíntesis de ATP que realizan los sistemas anaeróbicos (aláctico más láctico) y aeróbico durante el ejercicio de extensión de rodilla de máxima intensidad hasta el agotamiento. Nótese como los sistemas anaeróbicos de resíntesis de ATP predominan aproximadamente hasta los 60" de contracción.

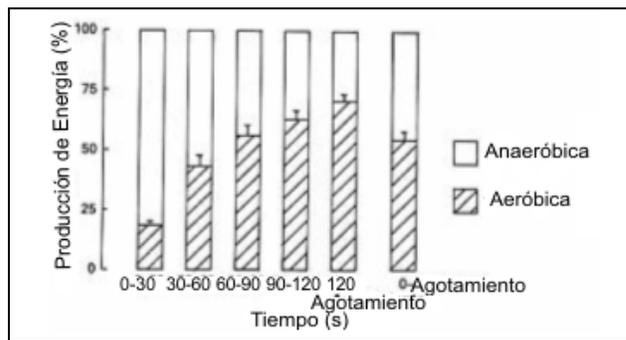


Figura 18. Contribución relativa de la liberación de energía aeróbica y anaeróbica durante diferentes períodos de ejercicio intenso hasta el agotamiento (izquierda) y durante todo el período de ejercicio (0" hasta el agotamiento, derecha). Tomada de Bangsbo et al (1990)

Factores que Determinan la Predominancia de un Sistema energético durante la Contracción Muscular

Existen cuatro factores de importancia a la hora de determinar, de manera indirecta, el predominio de una vía energética sobre el resto durante diversos patrones de ejercicio. Los factores son listados a continuación:

- Duración de los Esfuerzos
- Intensidad de la Contracción Muscular
- Concentración de Substratos Energéticos
- Densidad de los Esfuerzos

Duración de los Esfuerzos

Como puede verse en la Tabla 2, el sistema anaeróbico aláctico, predominará sobre los sistemas láctico y aeróbico durante los primeros 5" de contracción muscular continua de alta intensidad. A partir de este momento y hasta el primer minuto de ejercicio es el sistema anaeróbico láctico el que predomina sobre los restantes, mientras que mas allá del primer minuto de ejercicio, el sistema aeróbico será el principal responsable en la producción de energía. Es importante resaltar, que estos datos acerca de la predominancia de cada sistema en función del tiempo fueron obtenidos durante protocolos de contracción muscular de máxima intensidad, por tanto su análisis sólo debe extrapolarse a ejercicios de éstas características (o sea, ejercicios de tipo continuo y de alta intensidad).

Intensidad de la Contracción Muscular

Si el ejercicio es de baja intensidad predominará el sistema aeróbico, mientras que si éste es de alta o muy alta intensidad predominarán el sistema glucolítico o el sistema de los fosfágenos,

respectivamente. Es importante resaltar que la intensidad del ejercicio es más importante que la duración de éste a la hora de determinar la predominancia de un sistema energético. Por ejemplo, si un sujeto realiza una caminata durante 5 segundos, pero a una velocidad muy baja ($4 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$), el sistema energético que predominará será el aeróbico y no el de los fosfágenos, por más que el tiempo de ejercicio haya sido escaso. Un caso contrario, pero siguiendo en la misma línea de análisis lo podría representar el siguiente ejemplo. Supongamos que un sujeto tenga programado correr en ana cinta ergométrica 30 minutos a una velocidad de $8 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$, pero después de haber completado el ejercicio el sujeto decide correr 20" más de tiempo pero a $18 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$. En este caso, durante la aceleración de la carrera a partir del minuto 30 de ejercicio predominará el sistema glucolítico y no el aeróbico. Así, para protocolos de ejercicio en donde se realizan cambios constantes en la intensidad de la contracción muscular, como acontece en los deportes abiertos e indeterminados como el baloncesto, el principal factor determinante de la participación de una vía energética para cada momento del ejercicio es la intensidad de la contracción muscular y no el tiempo en el que se está desarrollando la contracción. Por ello, en estos deportes se promueven continuo cambios en la predominancia de las vías energéticas, lo que no es tan evidente en los deportes de tipo cerrado.

Concentración de Sustratos Energéticos

Si bien la intensidad de la contracción muscular es la variable más importante a la hora de determinar la predominancia de los sistemas energéticos, la baja disponibilidad de PCr y glucógeno en el músculo esquelético puede limitar la producción de energía de los sistemas anaeróbicos aláctico y láctico, respectivamente. Esto no puede suceder con el sistema aeróbico ya que como se mencionó anteriormente la disponibilidad de ácidos grasos para resintetizar ATP es muy elevada, por tanto es improbable que se agote esta fuente de energía durante el ejercicio.

Densidad de los Esfuerzos

Esta variable está relacionada con la concentración de sustratos energéticos analizada anteriormente, y es particularmente importante para el caso del sistema anaeróbico aláctico. Por ejemplo, como se comentó anteriormente, durante 4 segundos de contracción muscular intensa se agota aproximadamente el 80% de la fosfocreatina (PCr), mientras que se necesitan de al menos 30 segundos de pausa para recuperar el

50% de la reserva inicial de este sustrato. En este escenario, si un sujeto realiza 4 series de un ejercicio de sprint máximo, separado por pausas de recuperación de 10 segundos, la insuficiente resíntesis de PCr que se realizará durante la pausa del ejercicio hará que a partir de la segunda serie predomine el sistema glucolítico de resíntesis de ATP, debido a una insuficiente concentración de PCr que limitará el aporte energético del sistema anaeróbico aláctico.

METABOLISMO

Se denomina metabolismo a todas las reacciones químicas que sufren los nutrientes luego de haber abandonado el tubo digestivo. Las reacciones químicas nombradas pueden clasificarse en reacciones de degradación o catabólicas; reacciones construcción o anabólicas.

La biosíntesis y la degradación de las estructuras moleculares que conforman los seres vivos funcionan continuamente. Por ello, los organismos no son estructuras estáticas, sino que se encuentran en permanente recambio de materia y energía con el medio que los rodea. Los alimentos que ingresan proveen la fuente de energía y los elementos necesarios para la reparación y mantenimiento de las estructuras vitales. Los desechos que se producen en las transformaciones metabólicas y los elementos no utilizados se excretan a través de los emunctorios (Blanco A, 1996). En el individuo normal, el equilibrio se traduce en la igualdad entre el total de átomos de cada especie que ingresa y el que se excreta. A continuación se realizará una breve descripción del metabolismo de las proteínas, carbohidratos y grasas.

Metabolismo de las Proteínas

Permanentemente las proteínas orgánicas están siendo recambiadas, mediante el "turnover protéico" ya que su tiempo de vida media puede variar desde minutos a horas o semanas.

Las proteínas constituyen cerca del 15% del peso corporal y si bien en su mayoría se encuentran en los tejidos, existe un "pool" de AA libres a través del cual todos los AA deben pasar para tomar un determinado rumbo metabólico.

Existen primordialmente 3 caminos (Figura 19) a través de los cuales se puede acceder a ese pool:

1. A través de las proteínas incorporadas por la alimentación,
2. A través de la propia degradación proteica en los tejidos,
3. A través de la propia síntesis orgánica de AA no esenciales.
4. Existe un cuarto camino pero que es posible sólo en condiciones de laboratorio a través de la infusión de AA al plasma.

Del mismo modo, existen caminos que siguen los AA del pool hacia otras regiones orgánicas:

- Incorporación de AA en forma de proteínas a los tejidos,
- Oxidación de AA vía aeróbica en el interior mitocondrial,
- Incorporación a carbohidratos y grasas como reserva.

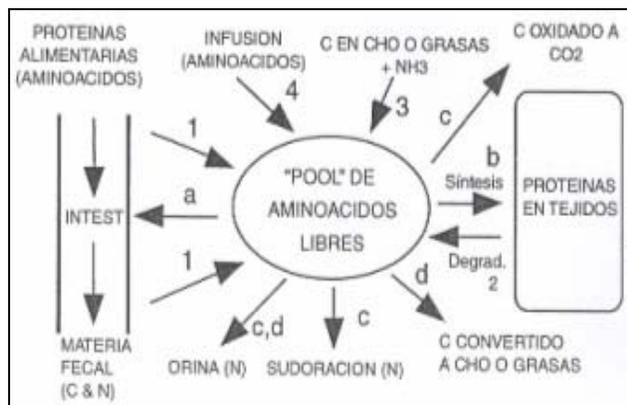


Figura 19. Adaptado de Lemon, P. 2001. Efectos del ejercicio sobre el metabolismo de las proteínas. *Antología de Investigaciones. Bases de Nutrición Deportiva para el inicio del nuevo milenio.* Ed. Biosystem.

Metabolismo de los Carbohidratos

Los carbohidratos pueden ser absorbidos en el intestino delgado bajo la forma de glucosa y fructuosa para posteriormente llegar al hígado vía la circulación portal. En el hígado la fructuosa mediante un proceso de isomerización es transformada en glucosa. La glucosa hepática puede seguir dos caminos, por un lado ser fosforilada por la enzima glucoquinasa para posteriormente sintetizar glucógeno y reservarse en el hígado bajo la forma de glucógeno hepático, o pasar directamente a la sangre. La segunda posibilidad acontece principalmente cuando el hígado tiene colmada las reservas de glucógeno, o cuando los niveles de glucemia son muy bajos.

Es importante notar que el hígado es el único órgano de la economía humana que junto al riñón pueden liberar glucosa a la sangre. Sin embargo, sólo el hígado es el encargado de mantener los niveles de glucemia estables. La tasa de liberación de glucosa a la sangre por parte del hígado se realiza en función de los requerimientos metabólicos. Si la glucemia disminuye, el hígado liberará glucosa a la sangre para incrementarla, y viceversa. Además, si la glucemia se reduce y la concentración hepática de glucógeno es baja, el hígado tiene la posibilidad de poner en marcha los procesos neoglucogénicos para sintetizar glucosa a partir de aminoácidos, glicerol o lactato y elevar así la glucemia.

La glucosa de la sangre irá siendo captada por los diversos tejidos en función de sus necesidades energéticas, lo que causará una caída en la glucemia que será posteriormente incrementada por la glucogenólisis hepática.

Además del hígado el otro tejido que puede reservar glucógeno es el tejido muscular. Concretamente el músculo esquelético humano puede reservar entre 150 y 400 gramos de glucógeno, mientras que el hígado puede reservar hasta 100 gramos de glucógeno. Después de ingresar a las fibras musculares vía un transportador proteico denominado GLUT4, la glucosa es fosforilada por la enzima hexoquinasa para posteriormente ser degradada por la glucólisis o sintetizar glucógeno. De manera contraria a lo que sucede con el hígado, la reserva muscular de glucógeno es susceptible de ser incrementada por el entrenamiento físico, hasta un tope superior de 400 gramos. Una vez que son movilizadas las reservas de glucógeno muscular se producirá lactato, el cual como fuera mencionado (ver metabolismo del lactato), tiene la posibilidad de producir piruvato y oxidarse en la mitocondria, o viajar hacia el hígado en donde podrá nuevamente formar glucosa y glucógeno, o sintetizar aminoácidos.

Metabolismo de las Grasas

Los lípidos, al igual que el resto de los nutrientes, pueden sufrir procesos que impliquen degradación o síntesis:

- Lipólisis: degradación o ruptura de los triglicéridos, en sus constituyentes ácidos grasos y glicerol.
- Lipogénesis: formación o síntesis de lípidos.

Los ácidos grasos provenientes de la alimentación son absorbidos en el intestino delgado,

principalmente bajo la forma de Quilomicrones. Los quilomicrones son sintetizados en el intestino para mejorar el transporte de ácidos grasos. Una vez absorbidos, los Quilomicrones, pasan a la linfa (Figura 20) y de allí hacia la sangre. Posteriormente, el hígado toma parte de los Quilomicrones y a partir de ellos sintetiza diversas sustancias denominadas lipoproteínas, que poseen estructura similar a los Quilomicrones pero son de menor tamaño que éstos. Las lipoproteínas fabricadas son clasificadas en los siguientes tipos:

- VLDL (very low density lipoprotein o lipoproteínas de muy baja densidad), que transportan gran cantidad de triacilglicéridos y menor cantidad de fosfolípidos y colesterol.
- IDL (intermediate density lipoprotein o lipoproteínas de densidad intermedia), que son VLDL, pero con un contenido menor de triacilglicéridos, por lo que aumenta el contenido de fosfolípidos y colesterol.
- LDL (low density lipoprotein o lipoproteína de baja densidad), que son IDL, pero estas solo transportan un gran contenido de colesterol y fosfolípidos, sin presencia de triacilglicéridos.
- HDL (high density lipoprotein o lipoproteína de alta densidad), también llamado colesterol bueno. Estas transportan aproximadamente el 50% de proteínas y el porcentaje restante de colesterol y fosfolípidos.

La función básica de las lipoproteínas es transportar los componentes lipídicos por la sangre. En general, VLDL transporta los triacilglicéridos desde el hígado hacia el tejido adiposo y se cree que las HDL están relacionadas con la remoción del colesterol a través del hígado (Blanco, 1996). El resto de las lipoproteínas, transportan fosfolípidos y colesterol del hígado a los tejidos y viceversa.

Después de las comidas, los niveles séricos de insulina son incrementados. Esta hormona,

especialmente activa a la enzima denominada LPLa-m (Lipoproteína lipasa adiposa muscular), presente en la membrana de los vasos sanguíneos, que permite que los ácidos grasos provenientes desde los triglicéridos circulantes, formen parte del tejido adiposo de reserva o formen parte de los triglicéridos que se hallan reservados a nivel intramuscular. El tejido adiposo se considera una especialización del tejido conectivo, constituido por células denominadas adipocitos. Los adipocitos son células especializadas para la reserva de triacilglicéridos, por otro lado los triacilglicéridos intramusculares son reservados en menor cantidad en el interior de las fibras musculares, en sitios muy cercanos a las mitocondrias.

Durante la realización de actividad física, por ejemplo, el incremento en los niveles séricos de las catecolaminas (Adrenalina y Noradrenalina), entre otras hormonas, estimulan otra enzima, denominada lipoprotein-lipasa hormono-sensible (LPL hs), presente en la membrana de los adipocitos (Figura 20), que facilita el desdoblamiento de los triacilglicéridos en ácidos grasos y glicerol. Estos ácidos grasos liberados, son transportados por acción de la LPLM al músculo donde serán utilizados como fuente energética preponderante durante el ejercicio de baja intensidad. El glicerol restante, se transporta al hígado y se utiliza como precursor neoglucogénico.

En el músculo, los ácidos grasos son activados por una enzima llamada AcilCoA sintetasa, que facilita la unión de ácidos grasos con CoA formando AcilCoA. Esta última, atraviesa la membrana de la mitocondria facilitada por la acción de un transportador denominado Carnitina, el cual se encuentra en la membrana externa de la mitocondria. Posteriormente, en el interior mitocondrial el AcilCoA es degradado por medio de la llamada beta-oxidación, dando origen a AcetilCoA, el cual ingresa al ciclo de Krebs y Cadena respiratoria para culminar su ruptura

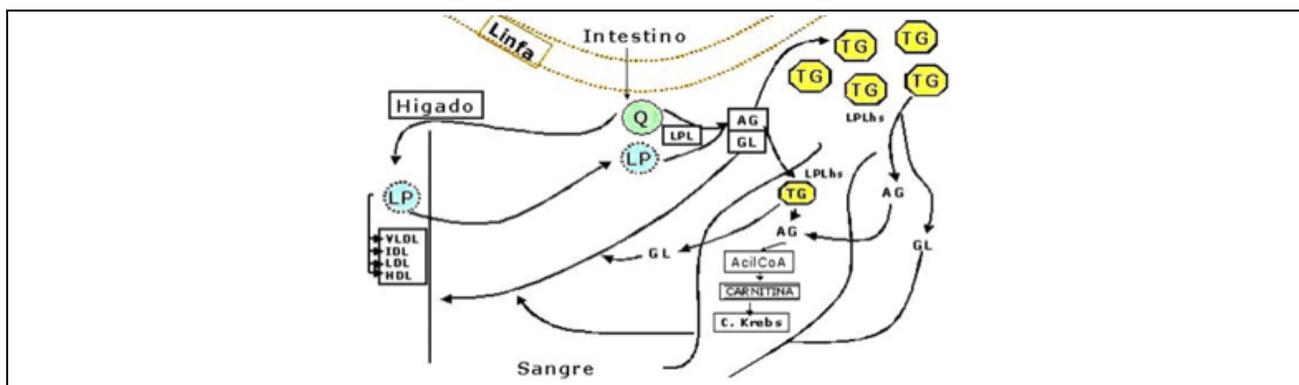


Figura 20. Representación del Metabolismo de los Lípidos.

Aunque los depósitos de grasas son relativamente grandes, la capacidad para oxidarlos es limitada y, en muchas ocasiones, los carbohidratos constituyen el sustrato predominante.

VALORACION DEL CONSUMO ENERGETICO EN REPOSO Y DURANTE EL EJERCICIO

Calorimetría Directa

Puesto que toda la energía se transforma finalmente en calor la cantidad de energía liberada en una reacción biológica se calcula a partir de la cantidad de calor producido. La energía producida en los sistemas biológicos se mide en kilocalorías. Por definición una kilocaloría equivale a la cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de 1kg. de agua desde 14.5°C hasta los 15.5°C con una presión atmosférica de 760 mmHg. Una caloría es la cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de 1 gramo de agua en las mismas condiciones anteriormente mencionadas. De esta manera, midiendo la producción de calor de nuestro cuerpo se puede calcular el ritmo de la utilización de la energía. Este proceso se puede realizar a través del uso de una cámara calorimétrica. La cámara calorimétrica se caracteriza por ser hermética, en su interior puede vivir, trabajar y ejercitarse una persona por períodos prolongados de tiempo. Para que haya ventilación satisfactoria, se emplean sustancias químicas que eliminan continuamente la humedad y absorben el dióxido de carbono del aire que exhala la persona (ver Figura 21). El oxígeno que se añade al aire circula por el interior de la cámara. En la cámara, mediante una serie de tuberías de cobre circula un volumen conocido de agua que absorbe el calor producido e irradiado por la persona. Toda la cámara está aislada, de forma que cualquier variación de la temperatura del agua se debe directamente al metabolismo energético de la persona. El producto del aumento de la temperatura por el peso del agua da el número de kilocalorías liberadas. De esta manera se puede medir el metabolismo energético del ser humano midiendo su producción de calor.

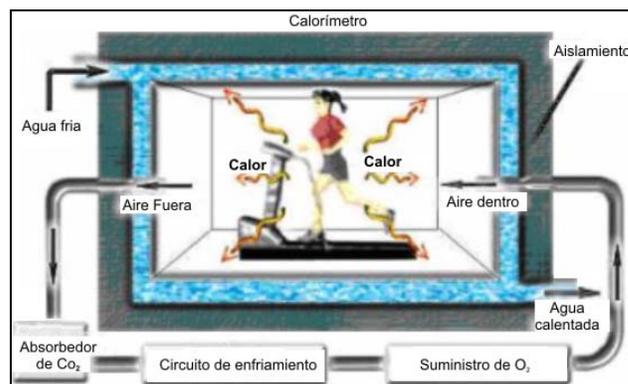


Figura 21. Cámara calorimétrica (tomada de Wilmore y Costill, 1998).

Los profesores W.O. Atwater y E.B. Rosa en 1890 construyeron y perfeccionaron el primer calorímetro humano de importancia científica (McArdle et al, 2005).

Sus experiencias que relacionaban las entradas de energía con los gastos energéticos, verificaron con éxito la ley de la conservación de la energía y validaron la relación entre la calorimetría directa e indirecta. Los experimentos duraban desde varias horas hasta 13 días. Pero la lenta generación de datos que produce la cámara calorimétrica no permite el estudio del metabolismo energético durante el ejercicio intenso, esto unido al alto costo de construcción de éstas cámaras y a las complicaciones de operatividad que presentan (su funcionamiento requiere de 16 personas que trabajan en equipos de 8 durante turnos de 12 horas) hacen que su uso en la actualidad sea escaso. Desde hace varias décadas, se ha desarrollado otra metodología para deducir el gasto energético indirectamente a partir del intercambio metabólico gaseoso.

Calorimetría Indirecta

Debido a que más del 95% de la energía gastada por el cuerpo deriva de las reacciones del oxígeno con los diferentes alimentos, y como las cantidades de oxígeno y dióxido de carbono intercambiados en los pulmones normalmente igualan a las intercambiadas en los tejidos; a través de la recolección de los gases espirados puede obtenerse el consumo calórico. La medición del consumo de oxígeno de una persona durante el reposo o el ejercicio en estado estable permite a los evaluadores obtener un cálculo indirecto, aunque exacto, del gasto energético. Este método de estimación del consumo energético se llama calorimetría indirecta por que la producción de calor no se mide directamente, sino que se estima a partir del consumo de oxígeno. La calorimetría indirecta proporciona un método relativamente

sencillo y menos costoso en comparación con la calorimetría directa.

La técnica más utilizada para la valoración del consumo de oxígeno es la espirometría de circuito abierto. En este procedimiento una persona inhala aire ambiental, el cual a nivel del mar, posee una composición constante de:

- Oxígeno (20,93%),
- Dióxido de Carbono (0,03%) y,
- Nitrógeno (70,04%)

La fracción de nitrógeno incluye también una pequeña cantidad de gases inertes. Las variaciones de los porcentajes de oxígeno y dióxido de carbono entre el aire espirado y el aire ambiental inspirado refleja el metabolismo energético. De esta forma, el análisis de dos factores, el volumen de aire inspirado durante un período de tiempo determinado y la composición del aire exhalado, miden el consumo de oxígeno y de ahí se calcula el gasto energético. Ahora bien, ¿de qué manera puede calcularse cuántas kilocalorías se liberan a partir de una determinada cantidad de oxígeno consumido?. Se ha descrito que por cada litro de oxígeno consumido son liberadas aproximadamente 5 kcal. Por ejemplo, una persona que se ejercite con un consumo de oxígeno de 2 lts·min⁻¹ durante 40 minutos, consumirá una cantidad total de 80 litros de oxígeno durante la actividad. Sabiendo que por cada litro de oxígeno consumido se liberan 5 kilocalorías, el gasto calórico del ejercicio será de 400 kilocalorías totales.

Cociente Respiratorio

La liberación energética a partir de la oxidación completa de los átomos de carbono e hidrógeno de las grasas y carbohidratos formará agua y dióxido de carbono. Teniendo en cuenta que las concentraciones de C, H y O difieren en estos nutrientes, la cantidad de oxígeno para oxidar a cada uno de ellos también variará. Para entender mejor este concepto vamos a decir que, para oxidar completamente a un determinado nutriente la cantidad de oxígeno que se debe consumir debe ser suficiente para, que:

1. Por cada 2 átomos de hidrógeno (H₂) que contenga el sustrato se produzca una molécula de agua (H₂O), y
2. Por cada átomo de carbono (C) que tenga el sustrato se obtenga una molécula dióxido de carbono (CO₂).

Por ello, el sustrato que se metabolice (por ejemplo: grasas o carbohidratos) determina la cantidad de

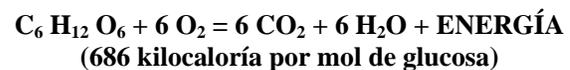
dióxido de carbono que se produce en relación con el oxígeno que se consume. El cociente respiratorio muestra la relación descrita de la siguiente manera:

$$\text{Cociente Respiratorio} = \frac{\text{CO}_2 \text{ producido}}{\text{O}_2 \text{ consumido}}$$

El cociente respiratorio es independiente para cada tipo de sustrato y es útil para conocer que tipo de nutrientes están siendo oxidados, ya sea en reposo o durante el ejercicio.

Cociente Respiratorio para los Carbohidratos

Sigamos el siguiente ejemplo, la glucosa (C₆, H₁₂, O₆) contiene 6 átomos de carbono, 12 de hidrógeno y 6 de oxígeno. Debido a que la proporción existente entre átomos de hidrógeno y de oxígeno en todos los carbohidratos es siempre igual a la del agua, es decir 2 a 1, todo el oxígeno consumido por las células es utilizado para la oxidación de los átomos de carbono de la molécula del a CO₂ (dióxido de carbono) como se muestra a continuación:



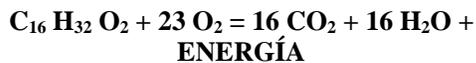
En este caso por cada molécula de CO₂ producido se consume una molécula de oxígeno, por lo tanto el valor del cociente respiratorio (R) será de:

- R= VCO₂/VO₂
- R= 6 CO₂ / 6 O₂
- R= 1

Cociente Respiratorio para los Ácidos Grasos

A diferencia de los hidratos de carbono, los lípidos poseen una menor cantidad de átomos de oxígeno en relación con los átomos de hidrógeno. Es por ello que la oxidación total de estos sustratos va a requerir el consumo de una mayor cantidad de oxígeno respecto al oxígeno que requieren los carbohidratos para oxidarse completamente. No obstante, como fuera descrito anteriormente existen diferentes tipos de ácidos grasos con diferentes composiciones químicas en el organismo humano. Por ello tanto el consumo total de oxígeno, como la producción de dióxido de carbono variarán de acuerdo al ácido graso en particular que se este oxidando. Debido a que el ácido graso más abundante en el organismo humano es el palmítico (C₁₆ H₃₂ O₂), analizaremos su oxidación. Siguiendo los puntos anteriormente mencionados para la oxidación de este ácido graso se deberán formar 16 moléculas de CO₂ y 16 de H₂O. Para la constitución de 16 moléculas de dióxido de

carbono se deberán consumir 15 O₂ debido a que ya existe 1 O₂ en el ácido graso, y para la formación de 16 moléculas de agua se necesitarán consumir 8 O₂ debido a que no queda oxígeno en el ácido palmítico, haciendo un total de 23 O₂ para la oxidación total de este ácido graso. Por lo tanto:



En este caso el valor del cociente respiratorio para el ácido palmítico será de:

- $R = \text{VCO}_2/\text{VO}_2$
- $R = 16\text{CO}_2/23\text{O}_2$
- $R = 0,69$.

Cociente Respiratorio para las Proteínas

En el organismo las proteínas no se oxidan sencillamente a dióxido de carbono y agua durante el metabolismo energético debido a que en su estructura contienen nitrógeno, el cual no puede oxidarse a las moléculas mencionadas anteriormente. Por ello, los aminoácidos (monómeros constituyentes de las proteínas) primero sufren un proceso denominado desaminación, en el que pierden el nitrógeno el cual terminará formando urea. Pero debido a que a través de la espirometría de circuito abierto no puede medirse la cantidad de urea producida, en la calorimetría indirecta el valor del cociente respiratorio obtenido no contabiliza la oxidación de las proteínas. Para medir la contribución de las proteínas al metabolismo energético se debería proceder al análisis de nitrógeno urinario.

Es importante notar que, ya sea durante el ejercicio o durante el reposo, el organismo humano siempre oxida una mezcla de nutrientes a la vez, y nunca oxida selectivamente a sólo uno de estos nutrientes en particular. Por tanto, la valoración del cociente respiratorio generalmente muestra una mezcla en la oxidación de grasas y carbohidratos con un valor intermedio entre 0,7 y 1,0. La Tabla 3, muestra diferentes valores de cocientes respiratorios no proteicos, las kilocalorías liberadas por litro de oxígeno consumido, el porcentaje de oxidación grasas y carbohidratos y los gramos de carbohidratos y grasas oxidados por litro de oxígeno.

GASTO ENERGETICO DIARIO

El gasto energético diario está determinado por tres factores:

1. El metabolismo en reposo o metabolismo basal, comprende las condiciones basales y durmiendo más el costo añadido de la vigilia. Constituye entre el 60-75% del gasto energético diario.
2. La influencia termogénica del alimento consumido. Constituye aproximadamente el 10% del gasto calórico diario.
3. El gasto energético durante la actividad física y la recuperación de ésta. Constituye entre el 15 y el 30% del gasto energético diario.

Metabolismo Basal

Incluye el gasto energético para una persona que se encuentra en estado de reposo. El Metabolismo Basal refleja la cantidad mínima de energía requerida para mantener tanto la temperatura corporal como las funciones fisiológicas esenciales de nuestro cuerpo. Existen tres puntos claves a ser tenidos en cuenta para la valoración del metabolismo basal:

La evaluación debe realizarse en ayunas 8 horas antes de la medición.

No debe realizarse ejercicio físico durante 12 horas previas a la medición.

La medición debe realizarse después que la persona haya descansado en posición supina durante uno 30 minutos en una habitación con luz tenue.

Desde un punto de vista estructural la masa corporal total, puede dividirse en masa grasa y masa magra. La masa magra excluye al tejido adiposo, por cuánto se encuentra constituida por: la masa muscular, la piel, la masa ósea, y la masa residual (que incluye a todos los órganos). De todos, el componente más importante de la masa magra es la masa muscular. Se ha determinado que la tasa metabólica basal se encuentra directamente relacionada con la masa magra. Es decir, cuanto más masa magra (que es principalmente músculo) una persona tenga, mayor será su tasa metabólica basal. Debido a ello las mujeres, que poseen una menor masa magra que los varones, poseen en promedio una tasa metabólica basal entre un 5-10% menor que los varones

Cociente Respiratorio no proteico	Kilocalorías por litro de oxígeno consumido	Kilocalorías (%) procedentes de		Gramos por litro de oxígeno consumido de	
		Carbohidratos	Grasas	Carbohidratos	Grasas
0,70	4,686	0	100	0,000	0,496
0,71	4,690	1,1	98,9	0,012	0,491
0,72	4,702	4,8	95,2	0,051	0,476
0,73	4,714	8,4	91,6	0,900	0,460
0,74	4,727	12,0	88,0	0,130	0,444
0,75	4,739	15,6	84,4	0,170	0,428
0,76	4,750	19,2	80,8	0,211	0,412
0,77	4,764	22,8	77,2	0,250	0,396
0,78	4,776	26,3	73,7	0,290	0,380
0,79	4,788	29,9	70,1	0,330	0,363
0,80	4,801	33,4	66,6	0,371	0,347
0,81	4,813	36,9	63,1	0,413	0,330
0,82	4,825	40,3	59,7	0,454	0,313
0,83	4,838	43,8	56,2	0,496	0,297
0,84	4,850	47,2	52,8	0,537	0,280
0,85	4,862	50,7	49,3	0,579	0,263
0,86	4,875	54,1	45,9	0,621	0,247
0,87	4,887	57,5	42,5	0,663	0,230
0,88	4,887	60,8	39,2	0,705	0,213
0,89	4,911	64,2	35,8	0,749	0,195
0,90	4,924	67,5	32,5	0,791	0,178
0,91	4,936	70,8	29,2	0,834	0,160
0,92	4,948	74,1	25,9	0,877	0,143
0,93	4,961	77,4	22,6	0,921	0,125
0,94	4,973	80,7	19,3	0,964	0,108
0,95	4,985	84,0	16,0	1,008	0,090
0,96	4,998	87,2	12,8	1,052	0,072
0,97	5,010	90,4	9,6	1,097	0,054
0,98	5,022	93,6	6,4	1,142	0,036
0,99	5,035	96,8	3,2	1,182	0,018
1,00	5,047	100	0	1,231	0,000

Tabla 3. Porcentajes y Gramos de oxidación de carbohidratos y grasas para diferentes cocientes respiratorios no proteicos. Tomada de McArdle et al, 2005.

Otra cuestión importante a la hora de analizar el gasto calórico es el área de superficie corporal que posee una persona. Las personas con mayor tamaño (lo cual se mide en metros cuadrados) poseen una tasa metabólica basal más elevada. Para explicar este concepto deberíamos decir que los seres humanos son homeotermos, eso significa que tienden a mantener una temperatura corporal estable alrededor de los 37° C. Es importante notar que el mantenimiento estable de esta temperatura es esencial para mantener las funciones vitales del organismo. No obstante, el cuerpo humano se encuentra permanentemente intercambiando calor con el ambiente que lo rodea, en condiciones normales el cuerpo le cede el calor que produce al ambiente. Uno de los mecanismos de pérdida de calor es la convección, que puede definirse como el intercambio de calor que se produce mediante el contacto directo del cuerpo con los fluidos (aire y/o agua). De esta manera los sujetos que poseen una mayor superficie corporal van a tener una mayor masa corporal en contacto con el aire que

los rodea. Esta situación va a generar que los sujetos pierdan una mayor cantidad de calor que los sujetos con menor superficie corporal. Debido a ello, éstos sujetos deberán incrementar su tasa metabólica basal para mantener su temperatura corporal cercana a los 37° C. Se ha estimado que la tasa metabólica basal para hombres de una edad de entre 20 a 40 años es de 38 kilocalorías por metro cuadrado de superficie corporal por hora, mientras que para las mujeres asciende a 36 kcal·m²·hr⁻¹ (McArdle et al, 2005). ¿Cómo puede calcularse la superficie corporal total en metros cuadrados de una persona? De una manera muy simple, utilizando la siguiente fórmula presentada en McArdle et al. (2005):

$$SC = 0,20247 \times \text{ESTATURA (metros)}^{0,725} \times \text{MASA CORPORAL (kilogramos)}^{0,425}$$

Veamos el siguiente ejemplo, para una mujer de una talla de 1,60 mts. y 52 kg.

- $SC = 0,20247 \times 1,60^{0,725} \times 52^{0,425}$

- $SC = 0,20247 \times 1,406 \times 5,362$
- $SC = 1,53 \text{ m}^2$

En este caso la superficie corporal de la mujer en cuestión será de $1,53 \text{ m}^2$. Teniendo en cuenta que el gasto calórico basal para mujeres es de $36 \text{ kcal}\cdot\text{m}^2\cdot\text{hr}^{-1}$, el gasto energético de esta mujer ascenderá a 55 kcal por hora, alcanzando un gasto diario (24 hs.) de 1322 kcal .

Existen una serie de factores adicionales que modifican la tasa metabólica basal, como los siguientes:

- Edad: la tasa metabólica basal se reduce con el progreso de la edad
- Estrés: el estrés incrementa la actividad del sistema nervioso simpático, que incrementa la tasa metabólica basal
- Hormonas: la tiroxina y la triyodotironina segregadas por la glándula tiroides son las hormonas más importantes a la hora de determinar el gasto energético en reposo. La adrenalina de la médula adrenal también incrementa la tasa metabólica basal. Es importante decir, que personas con hipotiroidismo pueden tener la tasa metabólica basal reducida en un 50%.

Termogénesis de la Alimentación

Los procesos de digestión, absorción y asimilación de los nutrientes necesitan energía. La termogénesis de la alimentación representa aproximadamente el 10% de la tasa metabólica diaria de una persona y alcanza habitualmente el máximo luego de 1 hora del consumo de la comida, dependiendo de la cantidad y del tipo de alimento consumido. La magnitud de la termogénesis de la alimentación varía entre el 10 y el 35% de la energía del alimento consumido. Por ejemplo, las proteínas son el tipo de nutriente que tiene el mayor efecto térmico. Una comida de proteína pura provoca un efecto térmico que frecuentemente iguala al 25% de las calorías totales de la comida.

Actividad Física

La actividad física tiene el efecto más importante sobre el gasto energético en los seres humanos. El costo energético de muchas actividades ha sido determinado, generalmente, controlando el consumo de oxígeno durante la actividad para determinar un consumo medio de oxígeno por unidad de tiempo. Posteriormente, a partir del conocimiento del consumo medio de oxígeno se puede calcular el gasto

calórico durante las diversas actividades. La Tabla 4 muestra el gasto energético de diferentes actividades.

Actividad	Gasto Energético ($\text{kcal}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$)
Baloncesto	0,123
Balonmano	0,157
Danza Aeróbica	0,133
Tenis	0,101
Esquiar, competición cuesta arriba	0,274
Lucha	0,187
Dormir	0,017
Estar de Pie	0,026
Estar sentado	0,024

Tabla 4. Modificada de Wilmore & Costill, 1998.

¿Cómo interpretar la Tabla 4? Muy fácil, supongamos que se quiera conocer el gasto energético de una persona de 85 kg . de masa corporal que juega al baloncesto durante 40 minutos. La tabla indica que el gasto energético de la práctica de este deporte es de $0,123 \text{ kcal}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$, por tanto para conocer el gasto energético total de dicha actividad para la persona mencionada debemos multiplicar $0,123 \times \text{kcal}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1} \times 40 \text{ min} \times 85 \text{ kg}$, el resultado será de $418,2$ kilocalorías.

Gasto Calórico, modalidad del ejercicio y peso corporal

La energía que se invierte durante el ejercicio que involucra el traslado de la masa corporal aumenta con la masa corporal que es transportada. Por otro lado en los ejercicios que se realizan sin transportar la masa corporal, como por ejemplo ciclismo en una bicicleta estática, no existe una elevada relación entre el gasto calórico y la masa corporal. En estos casos el gasto calórico estará determinado por la carga ante la cual se realiza el ejercicio.

El Gasto Energético durante la Carrera

Debido a que la relación entre el consumo de oxígeno y la velocidad de carrera es casi lineal, el gasto calórico para recorrer una distancia determinada es el mismo, tanto si el ritmo de carrera es elevado o es bajo (siempre y cuando el ejercicio sea realizado en estado estable). Para entender lo anterior daré el siguiente ejemplo. Se ha descrito que una persona de unos 60 kg de masa corporal para correr a $20 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ debe consumir aproximadamente unos 4 litros de oxígeno por minuto (esto puede variar según la eficiencia mecánica de la persona), y debido a la relación casi lineal entre velocidad de carrera y consumo de oxígeno mencionada anteriormente, para correr a una velocidad de $10 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ deberá consumir

alrededor 2 litros de oxígeno. Ahora bien, supongamos que la persona en cuestión decide correr la distancia de 10 km a una velocidad fija de $20 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$. Corriendo a la velocidad mencionada esta persona terminará de recorrer los 10 km en un tiempo de 30 minutos a un consumo de oxígeno de $4 \text{ litros}\cdot\text{min}^{-1}$, es decir que durante el ejercicio consumirá un total de 120 litros de oxígeno. Como ya hemos estudiado, por cada litro de oxígeno consumido se producen aproximadamente unas 5 kilocalorías, por cuanto el gasto energético total de la carrera será de 5 kilocalorías x 120 litros de oxígeno consumido, es decir 600 kilocalorías. Supongamos ahora que la persona en cuestión decide correr los 10 km, pero a una velocidad de $10 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$. En este caso tardará 60 minutos en terminar el ejercicio y el consumo de oxígeno será de $2 \text{ litros}\cdot\text{min}^{-1}$, es decir que durante el ejercicio consumirá un total de 120 litros de oxígeno, la misma cantidad total que consumirá corriendo al doble de la velocidad, por cuánto el gasto energético también será de 600 kilocalorías. Podemos decir entonces, que para recorrer una misma distancia el gasto energético es independiente de la velocidad de carrera. Esto sigue siendo verdad no sólo para la carrera en un plano horizontal a velocidades entre 8 y $22 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$, sino también para la carrera en pendientes que varían entre 45 y -15% (Davies et al., 1974; Margaria et al., 1963). Para la carrera en plano horizontal el gasto energético neto por kilogramo de peso corporal por kilómetro recorrido en velocidades que varían entre 8 y $22 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$, es de aproximadamente $1 \text{ kcal}\cdot\text{kg}^{-1}$ de peso corporal $\cdot\text{km}^{-1}$ recorrido (Margaria et al., 1963). Por cuánto una persona que corra 8 kilómetros y pese 85 kilogramos producirá un gasto calórico aproximado de 680 kilocalorías.

PUNTOS CLAVE

- Todas las fibras musculares inervadas por una mismo nervio comparten las mismas características histológicas
- La ley de Henneman sugiere que durante la contracción muscular primero son reclutadas las unidades motoras de menor tamaño y posteriormente se van sumando las de mayor tamaño. Hasta el 30% de la FIM sólo se reclutan fibras lentas, entre el 30 y el 65% se reclutan fibras tipo I y IIa, sobrepasando el 65% de la FIM comienzan a reclutarse las fibras IIb. La contracción del músculo esquelético solo es posible gracias a la energía derivada de la hidrólisis del ATP (adenosín-trifosfato). La hidrólisis de esta molécula es producida por una enzima denominada ATPasa, esta enzima rompe

el tercer fosfato de alta energía de la molécula del ATP. El resultado de la reacción es la liberación de energía (que es posteriormente utilizada para producir la contracción muscular), un grupo fosfato inorgánico, la obtención de una molécula de ADP (adenosín-difosfato), y la generación de protón.

- Esta cantidad de ATP, sólo alcanza para abastecer de energía a la contracción muscular de alta intensidad durante 0,5 segundos.
- De lo anterior se deduce que, para prolongar el trabajo muscular en el tiempo, el ATP debe ser continuamente reciclado, o sea, la célula muscular debe producir el proceso $\text{ATP}\leftrightarrow\text{ADP}$ (utilización y resíntesis de ATP) de forma permanente y a una altísima velocidad.
- Por esta razón, la molécula de ATP no tiene por función actuar como una molécula de almacenamiento de la energía. Su función es la de “transportar” una adecuada cantidad de energía que le es provista por una verdadera reserva energética, hacia un sitio en la célula donde se va a producir algún tipo de trabajo, por ejemplo a la cabeza de la miosina para producir la contracción muscular.
- Las reservas energéticas constituyen diversas formas de almacenamiento de nutrientes en el interior del organismo, cuya función principal es liberar energía para sintetizar ATP a partir de ADP. Derivan del consumo de Hidratos de Carbono, Grasas, y Creatina, provenientes de la dieta y se encuentran almacenadas en el organismo en forma de Glucógeno, Triacilglicéridos y Fosfocreatina, respectivamente.
- Cada Reserva Energética tiene la posibilidad de resintetizar ATP, sólo por que tiene un sistema energético que la catabolice. En el músculo esquelético humano existen tres sistemas de liberación de energía para la síntesis de ATP: Sistema Anaeróbico Aláctico o de los Fosfágenos, Sistema Anaeróbico Láctico o Glucolítico, y el Sistema Aeróbico, cada uno se encarga de degradar de manera específica a alguna de las reservas mencionadas.
- El sistema de los fosfágenos o anaeróbico aláctico es el que produce la mayor tasa de resíntesis de en unidad de tiempo, por cuánto este sistema de resíntesis de ATP predominará en todos las contracciones musculares desarrolladas a máxima intensidad.
- La potencia del sistema de los fosfágenos en la resíntesis de ATP se da en los primeros 1,3 segundos del ejercicio intenso, mientras que este sistema predomina en la resíntesis de ATP

durante los primeros 5 segundos de ejercicio, y libera energía de manera significativa hasta los 30 segundos de ejercicio intenso.

- La glucólisis comienza a resintetizar ATP al inicio del ejercicio. Entre los 5 y los 60 segundos de ejercicio esta vía energética predomina por sobre el sistema aeróbico de resíntesis de ATP y el de los fosfágenos. La máxima potencia en la liberación de energía de este sistema se produce entre los 5 y los 20 segundos de contracción muscular intensa.
- El sistema aeróbico necesita para su funcionamiento, de un combustible y un comburente para la generación de ATP. Los combustibles pueden ser tres, los dos más utilizados son los ácidos grasos y el glucógeno, mientras que los aminoácidos generan energía en menor medida. El comburente universal es el oxígeno extraído del aire atmosférico. La liberación de energía y la resíntesis de ATP por parte del sistema aeróbico se realiza en la mitocondria.
- El concepto de Continuum Energético establece que durante la contracción muscular de cualquier tipo, los tres sistemas energéticos se encargan de promover la resíntesis de ATP en una continua coexistencia. No obstante, si bien los tres sistemas coexisten en la resíntesis de ATP en todo momento para cualquier intensidad y tipo de ejercicio, siempre habrá un sistema que predominará en la resíntesis del ATP sobre el resto.
- El Gasto Energético Diario (GED) está constituido por: a) el metabolismo basal que incluye el gasto de energía en situación de reposo y varía entre el 65 y 75% del GED; b) la influencia termogénica del alimento consumido, lo cual incluye la energía invertida en los procesos de digestión, absorción y asimilación de nutrientes, constituye aproximadamente el 10% del GED; y el gasto energético de la actividad física que varía entre el 15 y el 30% del GED.
- El gasto metabólico basal se encuentra influenciado principalmente por la masa magra de una persona, y debido a que la masa magra está constituida principalmente por músculo, cuanto más músculo tenga una persona más kilocalorías gastará en estado de reposo. Por este motivo las mujeres poseen un gasto metabólico basal entre un 5-10% menor que los hombres.
- Otras variables que influyen el gasto metabólico basal son: la superficie corporal (a mayor superficie mayor gasto energético), la edad (a mayor edad, menor gasto de energía), el estrés (el incremento en los niveles de estrés

aumenta el metabolismo basal), y la secreción hormonal (el gasto calórico total es proporcional a la concentración de hormonas T3 y T4 en plasma).

- El gasto energético en ejercicios que involucran el traslado de la masa corporal aumenta con el peso que es transportado. Por otro lado, en los ejercicios que se realizan sin transportar la masa corporal, como por ejemplo ciclismo en una bicicleta estática, no existe una elevada relación entre el gasto calórico y la masa corporal. En estos casos el gasto calórico estará determinado por la carga ante la cual se realiza el ejercicio.
- Para la carrera en plano horizontal el gasto energético neto por kilogramo de peso corporal por kilómetro recorrido en velocidades que varían entre 8 y 22 km·h⁻¹, es de aproximadamente 1 kcal·kg⁻¹ de peso corporal·km⁻¹ recorrido.

REFERENCIAS

- American College of Sport Medicine, Round Table. 2000. The Physiological and Health Effects of Oral Creatine Supplementation. *Med Sci Sports Exerc*, 32 (3):706-717.
- Astrand, P. O. y Rodahl K. 1993. Fisiología del Trabajo Físico 3^{ra} ed. Editorial Panamericana
- González Badillo J. & Ayestarán E. 1997. *Fundamentos del Entrenamiento de la Fuerza*. 2ª Edición. Editorial Inde, Barcelona.
- Bangsbo J., Gollnick P., Graham T., Juel C., Kiens B., Mizuno M., Saltin B. 1990. Anaerobic energy production and O₂ deficit debt relationship during exhaustive exercise in humans. *J Physiol*, 422: 539-559.
- Blanco A. 1996. *Química Biológica*. 6ª edición. Editorial El Ateneo.
- Brooks, G.A. y Gasser G.A. 1980. End points of lactate and glucose metabolism after exhausting exercise. *J Appl Physiol*, 49: 1057-1069.
- Brooks, G. 1985. Lactate: glycolytic product and oxidative substrate during sustained exercise in mammals - the lactate shuttle. In: R. Gilles (Ed.) *Comparative Physiology and Biochemistry: Currents Topics and Trends, Volume A, Respiration-Metabolism-Circulation*, PP 208-218. Springer-Verlag, Berlin.
- Brooks, G. 2000. Intra- and extra-cellular lactate shuttles. *Med Sci Sports Exerc*, 32, (4): 790-799.
- Cometti, G. 1998. *Los métodos modernos de musculación*. Ed. Paidotribo 1998, Barcelona.
- Crowther G., Carey M., Kemper W., Conley K. 2002. Control of glycolysis in contracting skeletal muscle. I. Turning it on. *Am J Physiol Endocrinol Metab* 282: E67-E73.
- Davies C. 1974. The physiological response to running downhill. *Eur J Appl Physiol*, 32: 187.
- Demant TW, Rhodes E.C. 1999. Effects of creatine supplementation on exercise performance. *Sports Med*. 28 (1): 49-60.
- Hultaman, E., I. Sjöholm, E.K. Jäderholm, and Krynicki. 1983. Evaluation of methods for electrical stimulation of human muscle in situ. *Pfluegers Arch*. 398: 139-141.
- Kreider R. 1998. Suplementación con Creatina: Análisis del Valor Ergogénico, Seguridad en el aspecto Médico, y

- Cuestionamientos. En: *Resúmenes del VI Simposio Internacional de Actualización en Ciencias Aplicadas al Deporte*. Editorial Biosystem, Rosario.
- Lemon, P. 2001. Efectos del ejercicio sobre el metabolismo de las proteínas. En: Mazza JC, Vargas A (Eds.) *Antología de Investigaciones. Bases de Nutrición Deportiva para el inicio del nuevo milenio*. Editorial Biosystem, Rosario.
- Margaria R. (1963). Energy cost of running. *J Appl Physiol*, 18: 267-
- McArdle W., Katch F, Katch V. 2005. *Fundamentos de Fisiología del Ejercicio* 2^{da} Edición. Editorial MacGraw Hill Interamericana, Barcelona.
- Mazza, J.C. Ácido Láctico y Ejercicio (Parte II). 2003. *PubliCE* <http://www.sobreentrenamiento.com/PubliCE/Home.asp> p. Pid: 132.
- Platonov V., Bulatova M. 1998. *Entrenamiento en condiciones extremas*. Editorial Paidotribo, Barcelona.
- Robergs, R.A. 2003. Exercise-Induced Metabolic Acidosis: Where do the Protons come from?. *Sportscience* 5 (2).
- Roig, J.L. Metabolismo Energético (Mioenergía): Un análisis de los Errores de Interpretación. *PubliCE Standard*. Pid: 136.
- Sahlin K., Tonkonogi M., and Söderlund K. 1998. Energy supply and muscle fatigue in humans. *Acta Physiol Scand*, 162: 261-266.
- Sale D.G. 1992. Neural adaptation to strength training. In: P. Komi (ed). *Strength and power in sport*. Blackwell scientific publication, London, 249-266.
- Spriet L. 1995. Anaerobic metabolism during high intensity exercise. In M. Hargreaves (ed). *Exercise Metabolism*. Human Kinetics Publishers, Champaign, Ullionois Cap 1, pp 1-39.
- Tonkonogi M, Sahlin K. 2002. Physical exercise and mitochondrial function in human skeletal muscle. *Exerc. Sport Sci.Rev.*, 30 (3):. 129–137.
- Wilmore, J.H., Costill, D.L. 1998. *Fisiología del Esfuerzo y del Deporte*. Editoria Paidotribo, Barcelona.
- Wyss M & Kaddurah-Daouk R. 2000. Creatine and creatinine metabolism. *Physiology Rev*, 80(3): 1107-213.