

FISIOLOGÍA DEL EJERCICIO

FUENTES ENERGÉTICAS

Los alimentos se componen principalmente de carbono, hidrógeno, oxígeno y, en el caso de las proteínas, nitrógeno. Los enlaces celulares en los alimentos son relativamente débiles y proporcionan poca energía cuando se descomponen. En consecuencia, los alimentos no se usan directamente para las operaciones celulares. En lugar de esto, en los enlaces de las moléculas de los comestibles, la energía se libera químicamente dentro de nuestras células, almacenándose luego en forma de un compuesto altamente energético denominado **trifosfato de adenosina (ATP)**.

La formación de ATP da a las células los medios para almacenar y conservar energía en un compuesto altamente energético.

En reposo, la energía que nuestro cuerpo necesita se obtiene casi por un igual de la descomposición de hidratos de carbono y de grasas. Las proteínas son los ladrillos con los que se construye nuestro cuerpo, proporcionando generalmente poca energía para la función celular. Al pasar de la realización de un esfuerzo muscular suave a otro agudo, se emplean progresivamente más hidratos de carbono, dependiendo menos de las grasas. En los ejercicios máximos de corta duración, el ATP se genera casi exclusivamente a partir de los hidratos de carbono.

HIDRATOS DE CARBONO

La dependencia de nuestros músculos respecto a los hidratos de carbono durante el ejercicio está relacionada con la disponibilidad de hidratos de carbono y con que el sistema muscular esté bien desarrollado para su metabolismo. Los hidratos de carbono se convierten en última instancia en glucosa, un monosacárido (azúcar de una sola unidad) que es transportado por la sangre a los tejidos activos, donde se metaboliza.

Las reservas de glucógeno en el hígado y en los músculos son limitadas y pueden agotarse a menos que la dieta contenga una razonable cantidad de hidratos de carbono. Por lo tanto, dependemos fuertemente de nuestras fuentes dietéticas de almidones y azúcares para reponer nuestras reservas de hidratos de carbono. Sin una ingestión adecuada de ellos, los músculos y el hígado pueden quedar desprovistos de su principal fuente de energía.

GRASAS

Las grasas y las proteínas también se usan como fuentes energéticas. Nuestro cuerpo acumula mucha más grasa que hidratos de carbono. Las reservas energéticas del cuerpo en grasas es mucho mayor que las de hidratos de carbono. Pero las grasas son menos accesibles para el metabolismo celular, porque primero deben ser reducidas desde su forma compleja (triglicéridos) a sus componentes básicos: glicerol y ácidos grasos libres. Sólo éstos se usan para formar ATP.

Las reservas de hidratos de carbono en el hígado y en los músculos esqueléticos están limitadas a menos de 2.000 Kcal de energía, o el equivalente de la energía necesaria para correr aproximadamente 32 Km. Las reservas de grasa, no obstante, suelen superar las 70.000 Kcal de energía acumulada.

Tal como se ve, se obtiene sustancialmente más energía de una cantidad determinada de grasa que de la misma cantidad de hidratos de carbono. No obstante, el ritmo de liberación de energía de estos compuestos es demasiado lento para satisfacer todas las demandas de energía de la actividad muscular intensa.

PROTEÍNAS

El proceso por el que las proteínas o las grasas se convierten en glucosa recibe el nombre de gluconeogénesis. Alternativamente, las proteínas pueden convertirse, a través de una serie de reacciones, en ácidos grasos. Esto recibe el nombre de lipogénesis.

Las proteínas pueden aportar entre el 5 y el 10% de la energía necesaria para mantener un ejercicio prolongado. Sólo las unidades más básicas de las proteínas (los aminoácidos) pueden usarse para obtener energía.

RITMO DE LIBERACIÓN DE ENERGÍA

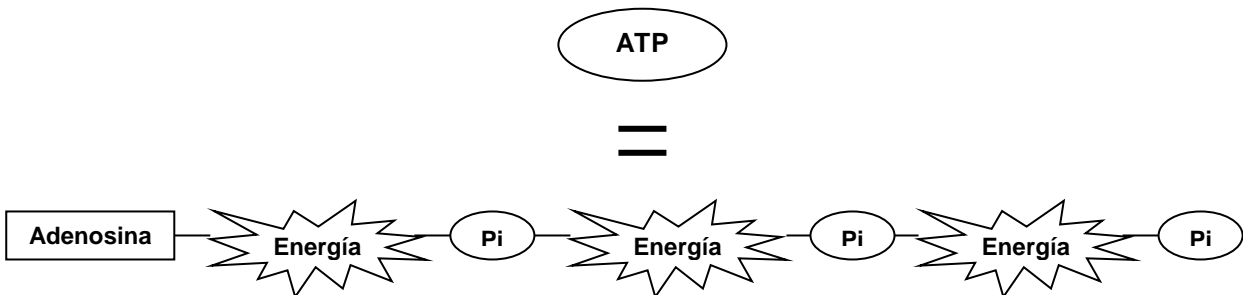
Para ser útil, la energía libre debe liberarse a partir de compuestos químicos a un ritmo controlado. Este ritmo viene parcialmente determinado por la elección de la fuente primaria de combustible. Grandes cantidades de un combustible determinado pueden hacer que las células dependan más de esta fuente que de otras alternativas. Esta influencia de la disponibilidad de energía recibe la denominación de efecto de acción de masa.

Enzimas específicas proporcionan un mayor control estructurado del ritmo de liberación de energía libre. Muchas de estas proteínas especiales facilitan la descomposición (catabolismo) de los compuestos químicos. Aunque los nombres de las enzimas son muy complejos, todos acaban con el sufijo **-asa**. Por ejemplo, una enzima importante que actúa sobre el ATP se llama **adenosintrifosfatasa (ATPasa)**.

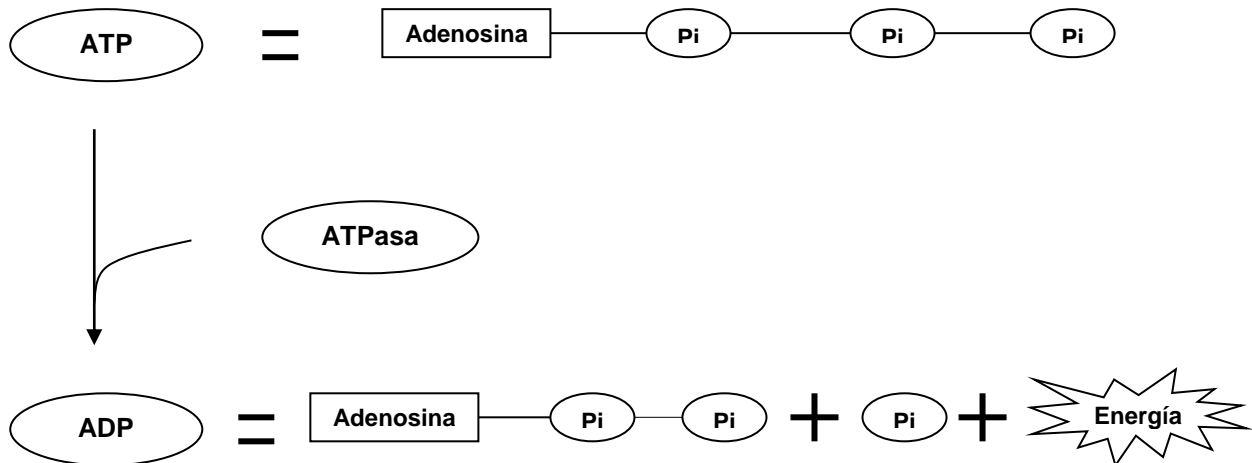
Ahora que tenemos las fuentes energéticas, podemos mirar como se almacena esta energía.

BIOENERGÉTICA: PRODUCCIÓN DE ATP

a)



b)



a) Composición estructural de una molécula de ATP, mostrando los enlaces de fosfato de alta energía, y b) liberación de energía

Una molécula de ATP se compone de adenosina (una molécula de adenina unida a una molécula de ribosa) combinada con tres grupos fosfatos (Pi) inorgánicos. Cuando la enzima ATPasa actúa sobre ellos, el último grupo fosfato se separa de la molécula ATP, liberando rápidamente una gran cantidad de energía (7,6 kcal/mol de ATP). Esto reduce el

ATP a ADP (**difosfato de adenosina**) y Pi. ¿Pero cómo se acumuló originalmente esta energía?

El proceso de almacenaje de energía formando ATP a partir de otras fuentes químicas recibe el nombre de fosforilación. Mediante varias reacciones químicas, un grupo fosfato se añade a un compuesto relativamente bajo en energía, el difosfato de adenosina (ADP), convirtiéndose en trifosfato de adenosina (ATP). Cuando estas reacciones se producen sin oxígeno, el proceso recibe el nombre de **metabolismo anaeróbico**. Cuando estas reacciones tienen lugar con la ayuda de oxígeno, el proceso global se denomina **metabolismo aeróbico**, y la conversión aeróbica de ADP en ATP es la fosforilación oxidativa.

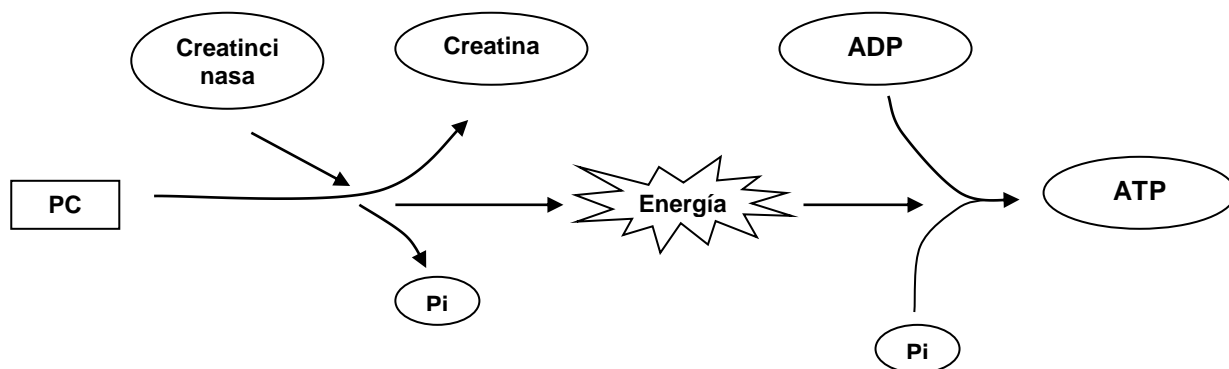
Las células generan ATP mediante tres métodos:

- El sistema ATP-PC
- El sistema glucolítico
- El sistema oxidativo

SISTEMA ATP-PC

El más sencillo de los sistemas energéticos es el **sistema ATP-PC**. Además del ATP, nuestras células tienen otra molécula de fosfato altamente energética que almacena energía. Esta molécula se llama **fosfocreatina** o PC (llamada también **fosfato de creatina**). A diferencia del ATP, la energía liberada por la descomposición del PC no se usa directamente para realizar trabajo celular. En vez de esto, reconstruye ATP para mantener un suministro relativamente constante.

La liberación de energía por parte del PC es facilitada por la enzima creatinasa (CK), que actúa sobre el PC para separar el Pi de la creatina. La energía liberada puede usarse entonces para unir Pi a una molécula de ADP, formando ATP. En la siguiente figura se representa este proceso. Con este sistema, cuando la energía es liberada por el ATP mediante la división de un grupo fosfato, nuestras células pueden evitar el agotamiento del ATP reduciendo PC, proporcionando energía para formar más ATP.



Mantenimiento de los niveles de ATP a partir de la energía acumulada en PC.

Este proceso es rápido y puede llevarse a cabo sin ninguna estructura especial dentro de la célula. Aunque puede ocurrir en presencia de oxígeno, este proceso no lo requiere, por lo cual se dice que el sistema ATP-PC es anaeróbico.

Durante los primeros pocos segundos de actividad muscular intensa, como puede ser el sprint, el ATP se mantiene a un nivel relativamente uniforme, pero el nivel de PC declina

de forma constante cuando se usa el compuesto para reponer el ATP agotado. Cuando se llega al agotamiento, no obstante, tanto el nivel de ATP como el de PC es muy bajo, y no pueden proporcionar energía para más contracciones y relajaciones.

Por lo tanto, nuestra capacidad para mantener los niveles de ATP con la energía del PC es limitada. Nuestras reservas de ATP y PC pueden mantener las necesidades de energía de nuestros músculos tan sólo de 3 a 15 s durante un sprint máximo. Más allá de este punto, los músculos deben depender de otros procesos para la formación de ATP: la combustión glucolítica y oxidativa de combustibles.

SISTEMA GLUCOLÍTICO

SISTEMA ANAERÓBICO		
AREA METABÓLICA	ÁCIDO LÁCTICO (MILIMOLES)	FUENTE DE ENERGÍA
RESISTENCIA ANAERÓBICA 200 Puls.	8 - 12	GLUCÓGENO
TOLERANCIA ANAERÓBICA	12 - 18	GLUCÓGENO
POTENCIA ANAERÓBICA	16 - 24	GLUCÓGENO
VELOCIDAD	- 3	FOSFAGENO ATP - PC

Otro método de producción de ATP implica la liberación de energía mediante la descomposición (lisis) de la glucosa. Este sistema se llama **sistema glucolítico**, puesto que incluye el proceso de la **glucólisis**, que es la descomposición de la glucosa mediante las enzimas glucolíticas.

La glucosa es el 99% de la cantidad total de azúcares que circulan por la sangre. La glucosa de la sangre procede de la digestión de los hidratos de carbono y de la descomposición del glucógeno hepático. El glucógeno es sintetizado a partir de la glucosa por un proceso llamado glucogénesis. Se almacena en el hígado o en los músculos hasta que se necesita. En este momento, el glucógeno se descompone en glucosa-1-fosfato a través del proceso de la glucogenólisis.

Antes de que la glucosa o el glucógeno puedan usarse para generar energía, deben convertirse en un compuesto llamado glucosa-6-fosfato. La conversión de una molécula de glucosa requiere una molécula de ATP. En la conversión del glucógeno, se forma glucosa-6-fosfato a partir de glucosa-1-fosfato sin este gasto de energía. La glucólisis comienza una vez que se ha formado la glucosa-6-fosfato.

La glucólisis produce al final ácido pirúvico. Este proceso no requiere oxígeno, pero el uso de oxígeno determina el destino del ácido pirúvico formado por la glucólisis. Al referirnos al sistema glucolítico nos estamos refiriendo a los procesos de glucólisis cuando ocurre sin la intervención de oxígeno. En este caso, el ácido pirúvico se convierte en ácido láctico.

La glucólisis, que es mucho más compleja que el sistema ATP-PC, requiere 12 reacciones enzimáticas para la descomposición de glucógeno en ácido láctico. Todas estas enzimas operan dentro del citoplasma de las células. La ganancia neta de este proceso es de 3 moles de ATP formados por cada mol de glucógeno descompuesto. Si se usa glucosa en lugar de glucógeno, el beneficio es de sólo 2 moles de ATP porque se usa un mol para la conversión de glucosa en glucosa-6-fosfato.

Este sistema de energía no produce grandes cantidades de ATP. A pesar de esta limitación, las acciones combinadas de los sistemas ATP-PC y glucolítico permiten a los músculos generar fuerza incluso cuando el aporte de oxígeno es limitado. Estos dos sistemas predominan durante los primeros minutos de ejercicio de intensidad elevada.

Otra importante limitación de la glucólisis anaeróbica es que ocasiona una acumulación de ácido láctico en los músculos y en los fluidos corporales. En las pruebas de sprint máximo que duran entre 1 y 2 minutos, las demandas sobre el sistema glucolítico son elevadas, y los niveles de ácido láctico pueden incrementarse desde un valor en reposo de aproximadamente 1 mmol/kg de los músculos hasta más de 25 mmol/kg. Esta acidificación de las fibras musculares inhibe una mayor descomposición del glucógeno, porque dificulta la función enzimática glucolítica. Además, el ácido reduce la capacidad de combinación del calcio de las fibras e impide de este modo la contracción muscular.

El ácido láctico y el lactato no son el mismo compuesto. El ácido láctico es un ácido con la fórmula química $C_3H_6O_3$. El lactato es cualquier sal de ácido láctico. Cuando el ácido láctico libera H^+ , el compuesto restante se une con Na^+ o K^+ para formar una sal. La glucólisis anaeróbica produce ácido láctico, pero se disocia rápidamente y se forma la sal (lactato). Por esta razón, los términos se usan con frecuencia de modo intercambiable.

El ritmo de utilización de energía de una fibra muscular durante el ejercicio puede ser 200 veces superior al ritmo de uso de energía en reposo. Los sistemas ATP-PC y glucolítico no pueden, por sí solos, satisfacer todas las necesidades de energía. Sin otro sistema de energía, nuestra capacidad para hacer ejercicio puede quedar limitada a unos pocos minutos. Vayamos al tercer sistema de energía.

SISTEMA OXIDATIVO

SISTEMA AERÓBICO		
ÁREA METABÓLICA	ÁCIDO LÁCTICO	FUENTE DE ENERGÍA
REGENERATIVO 120 Puls.	- 2	ÁCIDOS GRASOS LACTATO RESIDUAL
SUBAERÓBICO 140 Puls.	2 A 4	ÁCIDOS GRASOS LACTATO RESIDUAL
SUPERAERÓBICO 160 Puls.	4 A 6	GLUCÓGENO
VO₂ MÁXIMO 180 Puls.	6 A 10	GLUCÓGENO

El sistema final de producción de energía celular es el **sistema oxidativo**. Éste es el más complejo de los tres Sistemas energéticos, pero evitaremos entrar en detalles molestos. El proceso mediante el cual el cuerpo descompone combustibles con la ayuda de oxígeno para generar energía se llama **respiración celular**. Dado que se emplea oxígeno, éste es un proceso aeróbico. Esta producción oxidativa de ATP se produce dentro de organelas especiales de la célula: las mitocondrias. En los músculos, son adyacentes a las miofibrillas y se hallan también distribuidas por el sarcoplasma.

Los músculos necesitan un aporte constante de energía para producir continuamente la fuerza necesaria durante las actividades de larga duración. A diferencia de la producción anaeróbica de ATP, el sistema oxidativo produce una tremenda cantidad de energía, por lo que el metabolismo aeróbico es el método principal de producción de energía durante las pruebas de resistencia. Esto impone considerables demandas a la capacidad del cuerpo para liberar oxígeno en los músculos activos.

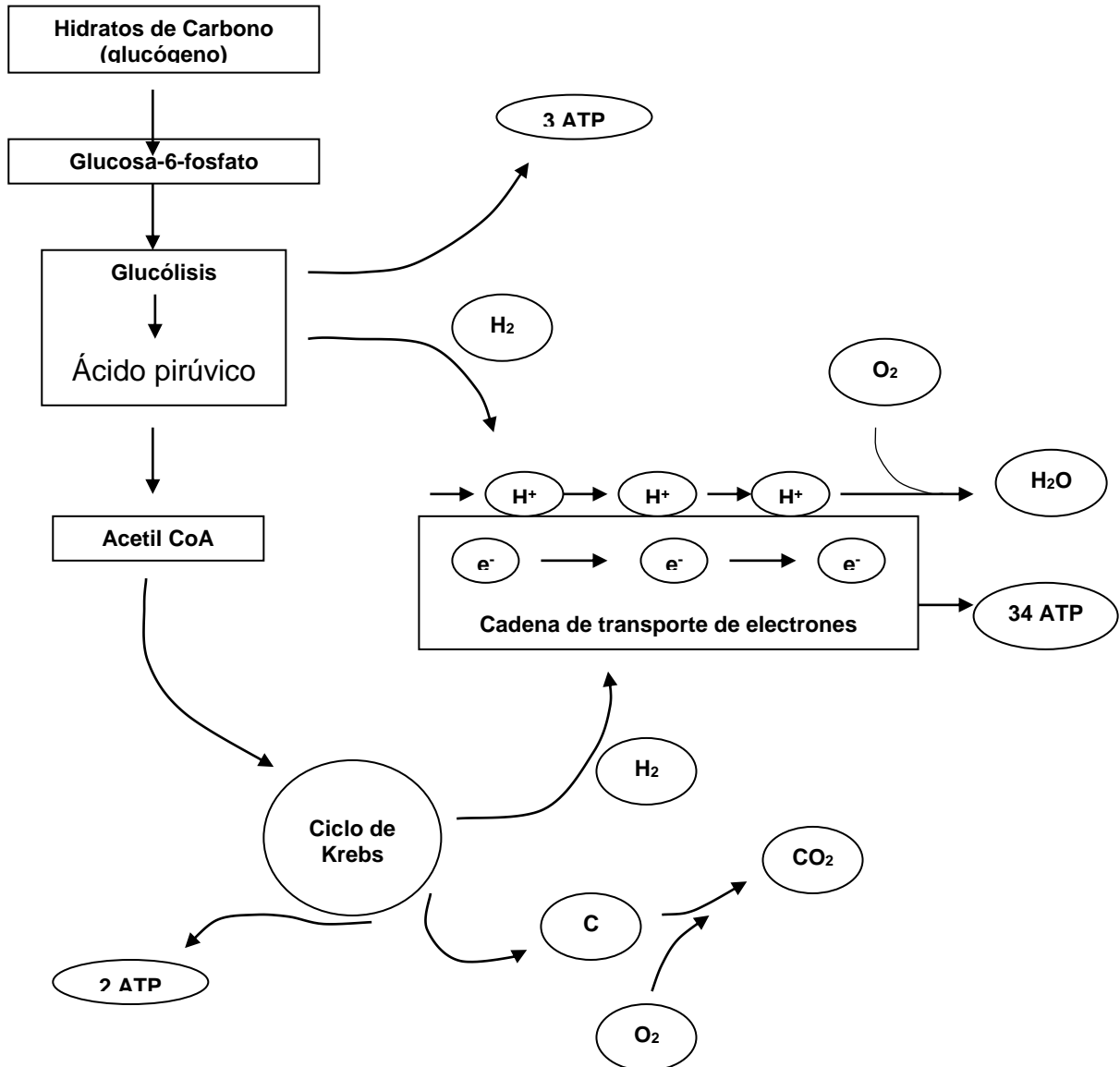
Oxidación de los hidratos de carbono

La producción oxidativa de ATP abarca tres procesos:

- Glucólisis
- Ciclo de Krebs
- Cadena de transporte de electrones

Glucólisis. En el metabolismo de los hidratos de carbono, la glucólisis desempeña un cierto papel en la producción anaeróbica y aeróbica de ATP. El proceso de glucólisis es el mismo tanto si hay oxígeno presente como si no. La presencia de oxígeno determina solamente el destino del producto final: el ácido pirúvico. Recordemos que la glucólisis anaeróbica produce ácido láctico y solamente 3 moles de ATP por mol de glucógeno. No obstante, en presencia de oxígeno, el ácido pirúvico se convierte en un compuesto llamado **acetilcoenzima A (acetil CoA)**.

Ciclo de Krebs. Una vez formado, el acetil CoA entra en el **ciclo de Krebs** (ciclo del ácido cítrico), una serie compleja de reacciones químicas que permiten la oxidación completa del acetil CoA. Al final del ciclo de Krebs, se han formado 2 moles de ATP y el sustrato (el compuesto sobre el que actúan las enzimas – en este caso los hidratos de carbono originales-) se ha descompuesto en carbono y en hidrógeno. El carbono restante se combina entonces con oxígeno para formar dióxido de carbono. Este CO₂ se difunde fácilmente fuera de las células y es transportado por la sangre hasta los pulmones para ser espirado.



Oxidación de los hidratos de carbono

Cadena de transporte de electrones

Durante la glucólisis, se libera hidrógeno mientras se metaboliza la glucosa, convirtiéndose en ácido pirúvico. Durante el ciclo de Krebs se libera más hidrógeno. Si permanece en el sistema, el interior de la célula se vuelve demasiado ácido. ¿Qué le sucede a este hidrógeno?

El ciclo de Krebs va unido a una serie de reacciones conocidas como la cadena de transporte de electrones. El hidrógeno liberado durante la glucólisis y durante el ciclo de Krebs se combina con dos coenzimas: NAD (nicotinamida-adenín-dinucleótido) y FAD (flavo-adenín-dinucleótido). Éstas llevan los átomos de hidrógeno hacia la cadena de transporte de electrones, donde se dividen en protones y electrones. Al final de la cadena, el H⁺ se combina con oxígeno para formar agua, impidiendo así la acidificación.

Los electrones separados del hidrógeno pasan por una serie de reacciones, de aquí el nombre de **cadena de transporte de electrones**, y finalmente proporcionan energía para la fosforilación de ADP, formando así ATP. Puesto que este proceso precisa oxígeno, recibe la denominación de fosforilación oxidativa.

Producción de energía a partir de los hidratos de carbono

El sistema oxidativo de producción de energía puede generar hasta 39 moléculas de ATP a partir de una molécula de glucógeno. Si el proceso comienza con glucosa, el beneficio neto es de 38 moléculas de ATP (recordemos que antes de que la glucólisis comience se usa una molécula de ATP para convertirla en glucosa-6-fosfato).

Oxidación de los hidratos de las grasas

Tal como se ha indicado antes, las grasas también contribuyen a las necesidades energéticas de los músculos. Las reservas de glucógeno en el hígado y en los músculos pueden proporcionar solamente de 1.200 a 2.000 kcal de energía, pero la grasa almacenada dentro de las fibras musculares y en nuestras células grasas pueden proporcionar entre 70.000 y 75.000 kcal.

Aunque muchos compuestos químicos (tales como los triglicéridos, los fosfolípidos y el colesterol) se clasifican como grasas, sólo los triglicéridos son fuentes energéticas importantes. Los triglicéridos se almacenan en las células grasas y en las fibras musculares esqueléticas. Para usar su energía, los triglicéridos deben descomponerse en sus unidades básicas: una molécula de glicerol y tres moléculas de ácidos grasos libres. Este proceso se llama lipólisis, y lo llevan a cabo unas enzimas conocidas como lipasas. Los ácidos grasos libres (AGL) son la fuente energética principal, por lo que centraremos nuestra atención en ellos.

Una vez liberados del glicerol, los ácidos grasos libres pueden entrar en la sangre y ser transportados por el cuerpo, entrando en las fibras musculares por difusión. Su ritmo de entrada en las fibras musculares depende del grado de concentración. El aumento de la concentración de ácidos grasos libres en sangre los impulsa hacia las fibras musculares.

Betaoxidación

Aunque los diversos ácidos grasos libres en el cuerpo difieren estructuralmente, su metabolismo es esencialmente el mismo. Al entrar en las fibras musculares, los ácidos grasos libres son activados enzimáticamente con energía del ATP, preparándolos para el catabolismo (descomposición) dentro de las mitocondrias. Este catabolismo enzimático de las grasas por las mitocondrias recibe la denominación de **betaoxidación (oxidación β)**.

Aunque las grasas proporcionan más kcal de energía por gramo que los hidratos de carbono, la oxidación de las grasas requiere más oxígeno que la de los hidratos de carbono. La producción de energía a partir de las grasas es 5,6 moléculas de ATP por molécula de oxígeno usada, en comparación con la producción por parte de los hidratos de carbono de 6,3 moléculas de ATP por molécula de oxígeno. El aporte de oxígeno se ve limitado por el sistema de transporte de oxígeno, por lo que los hidratos de carbono son el combustible preferido durante la realización de ejercicios de elevada intensidad.

La ventaja de tener más carbono en los ácidos grasos libres que en la glucosa es que se forma más acetil CoA a partir del metabolismo de una cantidad determinada de grasa, por lo que entra más en el ciclo de Krebs y se envían más electrones a la cadena de transporte de electrones. Ésta es la razón por la que el metabolismo de las grasas puede generar mucha más energía que el metabolismo de la glucosa.

Consideremos el ejemplo del ácido palmítico, un ácido graso libre 16-carbono más bien abundante. Las reacciones combinadas de oxidación, el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones producen 129 moléculas de ATP a partir de una molécula de ácido palmítico, comparado con sólo 38 moléculas de ATP a partir de la glucosa o 39 a partir del glucógeno. Aunque esta producción parece bastante elevada, sólo aproximadamente el 40% de la energía liberada por el metabolismo de las moléculas de glucosa o de ácidos grasos libres es capturado para formar ATP. El restante 60% es liberado como calor.