

Fisiología, 2^{da} An. Educ. Física.

1971/22

①

44 COPIAS

Fisiología

FISIOLOGIA APLICADA

Una hipótesis importante relacionada con la aparición posible de partículas discretas a partir de la mezcla marina de sustancias químicas, depende de una característica recientemente demostrada en polipépticos sintetizados en tubos de ensayo; cuando se los trata con agua caliente, estos proteinoides se separan de la solución en forma de microesferas ligadas a la membrana las cuales presentan permeabilidad diferencial a los diferentes solutos y capacidad para desdoblar el ATP.

Se supone que las primeras células debieron ser anacróbicas ya que no había suficiente oxígeno libre en la atmósfera. Solamente después de la evolución de la clorofila y la fotosíntesis las plantas verdes liberaron suficiente oxígeno en la atmósfera para permitirles vivir a los organismos animales aeróbicos.

SISTEMAS HOMEOSTÁTICOS

El ambiente actual de las células del organismo es el componente intersticial del LEC. Puesto que las funciones normales de las células dependen de la constancia de este líquido, no es de sorprender que en los animales superiores haya evolucionado un gran número de mecanismos de regulación para mantenerlo. Por mucho que varíen todos los mecanismos vitales, tienen tan sólo un objetivo, el de mantener constantes las condiciones de vida en el líquido que las baña. Este concepto del mantenimiento de un ambiente interno estable, sólo puede alcanzarse a través de la operación de procesos fisiológicos cuidadosamente coordinados, que se denominan homeostasis.

Las actividades de los tejidos y órganos deben estar reguladas e integradas entre sí de tal manera que cualquier cambio que ocurra en el ambiente interno inicie automáticamente una reacción que reduzca al mínimo dicho cambio.

Definiremos un sistema Homeostático o de control como un conjunto de componentes interconectados que funcionan para mantener relativamente constante un parámetro físico-químico del cuerpo.

Se lo define también como un conjunto de mecanismos internos tendientes a mantener las constantes del organismo.

La mayoría de los sistemas biológicos de control pertenecen a la categoría general de las secuencias de estímulos - respuestas, conocidas como reflejos.

La vía mediadora del reflejo se denomina arco reflejo y sus componentes son:

1. Receptor
2. Vía aferente
3. Centro integrador o de control
4. Vía eferente
5. Efector.

Muchas veces se restringe el término reflejo a situaciones en que los primeros cuatro componentes constituyen toda parte del sistema nervioso. Sin embargo, la información aferente y eferente puede ser transportada por vías nerviosas u hormonales.

Un estímulo se define como una variación detectable en el ambiente, tal como un cambio en la temperatura, en la concentración de potasio, en la presión, en el pH, en la glucemia, etc. Un receptor es el componente que recibe el estímulo, esto es, detecta los cambios ambientales. Es el componente sensible a la variable que es objeto de regulación. La vía entre el receptor y el centro integrador se denomina vía aferente. El centro integrador recibe generalmente la entrada de muchos receptores, algunos de los cuales pueden estar respondiendo a tipos completamente diferentes de estímulos. En esta forma, la salida del centro integrador refleja el efecto neto de la entrada aferente total, es decir, representa una integración de segmentos numerosos y frecuentemente conflictivos de información. La salida del centro integrador es luego enviada al último componente del sistema, mecanismo cuyo cambio de actividad constituye la respuesta general del sistema. Este componente conocido como efector recibe la información que llega por la vía eferente desde el centro integrador con la orden impartida por éste para que cambie su actividad. Como resultado de la respuesta del efector, el estímulo original que desencadenó esta secuencia total de eventos puede ser contrarrestado. Al disminuir el estímulo por la respuesta del efector, se reduce la actividad del receptor de tal manera que el flujo de la información del receptor al centro integrador vuelve al nivel original, y a su vez, la actividad del efector es devuelta a su ritmo anterior. La reducción del estímulo por la respuesta del efector constituye la retroalimentación negativa o feed-back negativo. Este tipo de retroalimentación, en la cual la respuesta que se manda al sistema integrador es contraria a la que le dio origen se denomina retroalimentación negativa. Hay sin embargo otro tipo de retroalimentación llamado retroalimentación positiva o feed-back positivo, en donde una perturbación inicial en un sistema desencadena una serie de eventos que aumentan aún más el trastorno. Generalmente tales ciclos ocurren en forma explosiva, conducen generalmente a la inestabilidad y son realmente muy escasos. Ocurren sin embargo en el cuerpo varias reacciones importantes de retroalimentación positiva siendo ejemplos de ellas la coagulación de la sangre, el mecanismo del parto y el amamantamiento. La mayoría de las células del cuerpo actúan como efectores por cuanto su actividad está sujeta al control de los nervios o de las hormonas. Hay sin embargo dos tejidos especializados, el músculo y la glándula que comprenden los efectores principales de los sistemas biológicos de control. Las células musculares especializadas para la generación de fuerza y movimiento y las glándulas para la función de secreción. La retroalimentación negativa se caracteriza por restaurar la variable hacia lo normal después de su desplazamiento inicial, pero no lo puede prevenir. Ej. si se produce un aumento de la temperatura corporal por encima de lo normal (37°C) provocada por la actividad física, el organismo pone en juego un mecanismo homeostático tendiente a restaurarla (transpiración) siendo éste un claro ejemplo de retroalimentación negativa. En general los mecanismos de retroalimentación negativa son los que tienden a mantener la vida ya que restablecen o restauran las variables biológicas alteradas.

FISIOLOGIA APLICADA

CÉLULA

ESTRUCTURAS Y FUNCIONES CELULARES

La célula es la unidad anatómica y funcional de los seres vivos.

En los organismos multicelulares, grupos de células se asocian entre sí para cumplir diversas funciones dando origen a los tejidos, órganos, aparatos y sistemas.

La forma y el tamaño de las células varía substancialmente en función de la información hereditaria, la función, la presión ejercida por las células vecinas, la rigidez de la membrana celular y el de las estructuras derivadas de ella, etc.

La mayoría de las estructuras celulares se hallan debajo del límite de resolución del ojo humano, hecho este que explica la necesidad del uso del microscopio para poder visualizarlas.

Las unidades de medida empleadas en citología son el micrón, el milimicrón, el Angstrom y el micromicrón; a continuación se detallan las relaciones matemáticas de estas unidades.

NOMBRE	ABREVIACIÓN	EQUIVALENTE en mm
Centímetro	Cm	10
Milímetro	mm	1
Micro	μ	10^{-3}
Nanómetro	nm	10^{-6}
Angstrom	\AA	10^{-7}

Antiguamente el citoplasma era considerado como un componente celular formado por el jugo citoplasmático en el cual se encontraban inmersos los organoides celulares y otras diferenciaciones. El concepto moderno nos indica la presencia de tres estructuras bien definidas.

1. Sistema vacuolar citoplasmático.-
2. Hialoplasma o matriz citoplasmática.-
3. Organoides e inclusiones citoplasmáticas.-

1. SISTEMA VACUOLAR CITOPLASMÁTICO. Es un sistema de membranas intracelulares que tabican al citoplasma en compartimentos; es un verdadero citoesqueleto, que limita cavidades. Este sistema vacuolar citoplasmático se subdivide en: membrana plasmática, vacuolas, retículo endoplasmático, complejo de Golgi, membrana nuclear, microsomas.

1-1 Membrana Celular o Plasmática: es la estructura que delimita el hialoplasma separándolo del medio externo celular y confiriéndole su individualidad biológica. El espesor de esta estructura varía según la célula estudiada entre 70 y 100 \AA aproximadamente.

Estructura: está constituida por lípidos (fosfolípidos) y proteínas (lipoproteínas y glucoproteínas). Es una estructura trilaminar o en sandwich (proteína - lípido - proteína). Los

fosfolípidos tienen un extremo cefálico que contiene la porción fosfato, soluble en agua (hidrófila) y las colas, que son bastante insolubles en agua (hidrófobas) y que se orientan hacia el interior de la membrana. Las proteínas se presentan como unidades globulares separadas, que tachonan el interior y el exterior de la membrana, en tanto que otras se extienden a través de la misma constituyendo verdaderas proteínas penetrantes. La función de las proteínas presentes en las membranas es la de actuar como enzimas, como canales iónicos, como receptores para hormonas y neurotransmisores.

Este modelo estructural desarrollado por Robertson recibe el nombre de "unidad de membrana" y se aplica a las membranas mitocondriales, nuclear, del complejo de Golgi, y del retículo endoplásmico.

FUNCIONES

- La membrana plasmática no es una estructura continua, posee "poros" que explica el transporte de sustancias a su través.
- Es una estructura dinámica cuyos componentes se renuevan constantemente a diferentes velocidades.
- Es una estructura semipermeable selectiva ya que permite el paso de los solventes seleccionando a los solutos.
- Las porciones proteicas que la conforman, le confieren un papel preponderante en los procesos de inmunidad celular.
- Según el tejido al cuál pertenezcan las células y la función que deban cumplir, las membranas celulares, sufren modificaciones adaptativas a saber:
 - a) Cilios y flagelos: Son pequeños apéndices que facilitan el movimiento de las sustancias y/o de las propias células. Las células de la mucosa respiratoria poseen cilios que se encargan de arrastrar las partículas sólidas, que ingresan con el aire atmosférico, hacia el exterior merced a los movimientos que las mismas poseen.
 - b) Microvellosidades: Modificaciones de las membranas celulares con el objeto de aumentar la superficie de absorción en algunos órganos como intestino y riñón.

1.2. Vacuolas: son cavidades citoplasmáticas delimitadas por una membrana que se caracteriza por su gran selectividad y especificidad. El contenido de las vacuolas en las células animales está formado por glucógeno aunque también se pueden encontrar vacuolas con algún contenido lipídico y/o proteico y sales minerales.

1.3 Retículo Endoplasmático: es un sistema de canalículos y formaciones vesiculares interrelacionadas.

Estructura: está formado por un sistema de doble membrana que encierra una serie de vacuolas continuas y discontinuas. Presenta tres estructuras bien diferenciadas:

- a) Las cisternas: que son cavidades largas y aplanadas que se ordenan en forma paralela.
- b) Las vesículas: presentan forma redondeada.
- c) Los túbulos: que tienen formas y diámetros muy diversos.

FISIOLOGIA APLICADA

El retículo endoplasmático puede tener su cara citoplasmática tapizada de gránulos llamados ribosomas en cuyo caso recibe el nombre de retículo endoplasmático rugoso o granuloso (R.E.R.). Si no posee ribosomas adheridos al retículo, recibe el nombre de agranular o liso (R.E.L.)

FUNCIONES

- Reticulo endoplásmico liso: su función es la de acumular, almacenar y facilitar el transporte de materiales metabólicos hacia diferentes regiones intracelulares o al medio externo en forma de secreción celular. También tiene como función participar en la síntesis de esteroides. (Véase Química biológica - Lípidos - Esteroides).
- Reticulo endoplásmico rugoso: los ribosomas tienen una activa participación en la síntesis de proteínas y su localización en la cara externa del R.E.R. permitiría que las proteínas sintetizadas lleguen a cualquier parte de la célula o bien hacia el exterior de la misma. *Balanceo grupo compendio de biología celular de Campbell y Harrison capítulo 10, fisiología celular y patología, libro de biología.*

1.4 Complejo de Golgi: estructura intracelular conformada por cisternas, vacuolas y vesículas (delimitadas por una membrana que responde al concepto de unidad de membrana).

Funciones: participa en forma activa en la acumulación, acondicionamiento y excreción celular. En éste organoide se produce el "empaquetamiento" de las sustancias sintetizadas en el interior de la célula y que luego se enviarán al exterior de la misma.

1.5 Membrana Nuclear: Es una diferenciación del sistema vacuolar citoplasmático que separa el nucleoplasma del citoplasma y que se caracteriza por poseer poros.

Estructura: Está formada por dos hojas que delimitan un espacio llamado cisterna perinuclear. La membrana nuclear presenta áreas de discontinuidad o "poros" por donde se realiza el intercambio nucleocitoplasmático de vital importancia en la síntesis proteica.

Químicamente responden al modelo de unidad de membrana propuesto por Robertson.

Funciones: Participa en el intercambio nucleocitoplasmático de carácter selectivo. Resguarda la integridad de las estructuras intranucleares relacionadas con la herencia.

2. HIALOPLASMA: Es un complejo sistema coloidal acuoso formado por miscelas proteicas dispersas en solución. Se lo subdivide en ectoplasma o plasmagel (hialoplasma periférico) y en endoplasma o plasmasol (hialoplasma interno).

Estructura: Ultraestructuralmente el hialoplasma parece estar formado por una red de proteínas fibrilares unidas entre sí por diversos tipos de enlaces químicos, formando una verdadera malla dentro de la cual se encontrarían las moléculas proteicas globulares.

Químicamente está formado por 85% de agua y el resto por proteínas; entre las que figuran las enzimas que participan en el metabolismo intermedio y otros compuestos como ARN, carbohidratos, aminoácidos, etc.

Funciones: En el hialoplasma se producen reacciones metabólicas de síntesis o anabolismo y de degradación o catabolismo.

3. ORGANOIDES E INCLUSIONES CITOPLASMÁTICAS.

3.1 MITOCONDRIAS: Organoides citoplasmáticos que participan en los procesos relacionados con la generación de energía. La forma es variable pudiendo ser esféricas o en forma de habichuela. El número de mitocondrias por célula varía en relación directa con la función de la misma.

Estructura: Las mitocondrias están formadas por dos membranas, una externa y la otra interna, de naturaleza lipoproteica que delimitan un espacio denominado cámara externa, que contiene fluido acuoso. Un segundo espacio queda delimitado por la membrana interna y recibe el nombre de cámara interna o matriz mitocondrial.

La membrana externa es lisa, sin repliegues y en ella se hallan las enzimas encargadas de las oxidaciones biológicas y aportan las materias primas para las reacciones que ocurren en el interior de la mitocondria.

La membrana interna se proyecta hacia el interior formando vellosidades que reciben el nombre de "crestas mitocondriales". El microscopio electrónico puso de manifiesto la presencia de formaciones llamadas "partículas elementales" que tapizan la superficie externa de la membrana externa y la superficie interna de la membrana interna; en estas partículas elementales se encuentran las enzimas que participan en dos procesos de vital importancia en el metabolismo aeróbico y que son el ciclo de krebs y la cadena respiratoria.

El fluido acuoso que ocupa la cámara externa tiene una participación fundamental en los procesos metabólicos, ya que aportan las coenzimas necesarias para los ciclos metabólicos aeróbicos o de glucólisis lenta. Las mitocondrias poseen D.N.A. y pueden sintetizar proteínas, siendo necesario también la participación del D.N.A. nuclear para aportar la información genética capaz de formar los sistemas proteicos mitocondriales.

3.2 Lisosomas: Son organoides citoplasmáticos que contienen enzimas hidrolíticas involucradas en la digestión de materiales incorporados a la célula y en la remoción de sustancias intra y extracelulares. La forma y el tamaño de los lisosomas es variable.

Estructura. Es una membrana de naturaleza lipoproteica que rodea y aísla el complejo enzimático responsable de la acción digestiva de las mismas. En el interior se pueden hallar fragmentos de otras estructuras celulares, bacteria, etc.

Funciones: algunos autores consideran a los lisosomas como el aparato digestivo de la célula ya que allí las enzimas hidrolíticas producen la digestión de las partículas incorporadas al lisosoma o bien si éste se rompe las enzimas se vierten al citoplasma y producen la autodigestión o autólisis con destrucción de organoides intracelulares.

3.3 Ribosomas: Organoides citoplasmáticos involucrados en la biosíntesis de proteínas. Los ribosomas pueden hallarse libres en el citoplasma o bien asociados al retículo endoplasmático dando origen al retículo endoplasmático rugoso. Los ribosomas libres pueden agruparse en número de 3 a 5 formando polirribosomas.

Estructura: Están constituidos en un 65% por A.R.N. y en un 33% por proteínas básicas.

Funciones: Son los sitios de síntesis de proteínas.

FISIOLOGIA APLICADA

3.4 Núcleo Celular: Organoide intracelular constante en todas las células que se dividen. El tamaño, la forma y la posición son variables según la célula en estudio. Está constituido por la membrana nuclear, el jugo nuclear, nucléolo, la cromatina y los cromosomas.

La membrana nuclear es doble y los espacios entre las hojas reciben el nombre de cisternas, presenta zonas de discontinuidad que permiten el paso de moléculas grandes como el A.R.N. Estructuralmente responde el modelo de "unidad de membrana".

El jugo nuclear es una formación líquida gelatinosa en la cual se encuentran inmersos los nucléolos, la cromatina y los cromosomas.

Químicamente está formado por agua como sustancia preponderante, sales disueltas, proteínas globulares y enzimas. El jugo nuclear es el sitio donde se producen todas las reacciones químicas intranucleares.

El nucléolo es un corpúsculo esferoidal formado por A.R.N., fosfoproteínas y enzimas varias. No presenta envolturas membranosas. Se presenta en casi todas las células con forma y número variable. La función del nucléolo es participar en la síntesis proteica y es el encargado de concentrar el A.R.N. que se sintetiza en el núcleo antes de desplazarse hacia el citoplasma.

La cromatina es un material filamentosos o granuloso constituido por ácidos ribonucleicos. Químicamente formado por A.D.N., A.R.N. y proteínas.

Los cromosomas son componentes nucleares dotados de una organización, individualidad y funciones particulares. Son capaces de autoduplicarse manteniendo sus propiedades morfológicas y funcionales a través de sucesivas divisiones celulares.

Las células humanas poseen 46 cromosomas: en los hombres hay 22 pares de cromosomas autosómicos, un gran cromosoma "X" y un pequeño cromosoma "Y"; en las mujeres hay 22 pares de cromosomas autosómicos más dos cromosomas "X".

Los cromosomas están formados por una proteína de sostén y A.D.N. Las unidades últimas de la herencia son los genes en los cromosomas y cada gen es una porción de molécula de A.D.N. La función de los cromosomas es la de almacenar y transmitir la información hereditaria impresa en el código genético.

Cromatina sexual o corpúsculo de Barr: Es un pequeño corpúsculo que usualmente se ubica próximo a la membrana nuclear y que se observa en células en división. Se asocia a la presencia de un cromosoma "X"; la cromatina sexual sólo es observable en células somáticas femeninas normales.

DIVISION CELULAR:

Mitosis. Complejo proceso por el cual una célula eucariota se divide para dar lugar a la formación de dos células hijas, genéticamente y cromosómicamente idénticas a la célula que les dio origen y a la vez idénticas entre sí. Este proceso se cumple en varias fases que reciben el nombre de profase, metafase, anafase y telofase.

Meiosis. Proceso de división celular exclusivo de las células germinativas animales y vegetales que se reproducen sexualmente por el cuál una célula diploide origina una célula haploide con la mitad del número de cromosomas, es decir lleva un solo juego de información hereditaria. (materna o paterna).

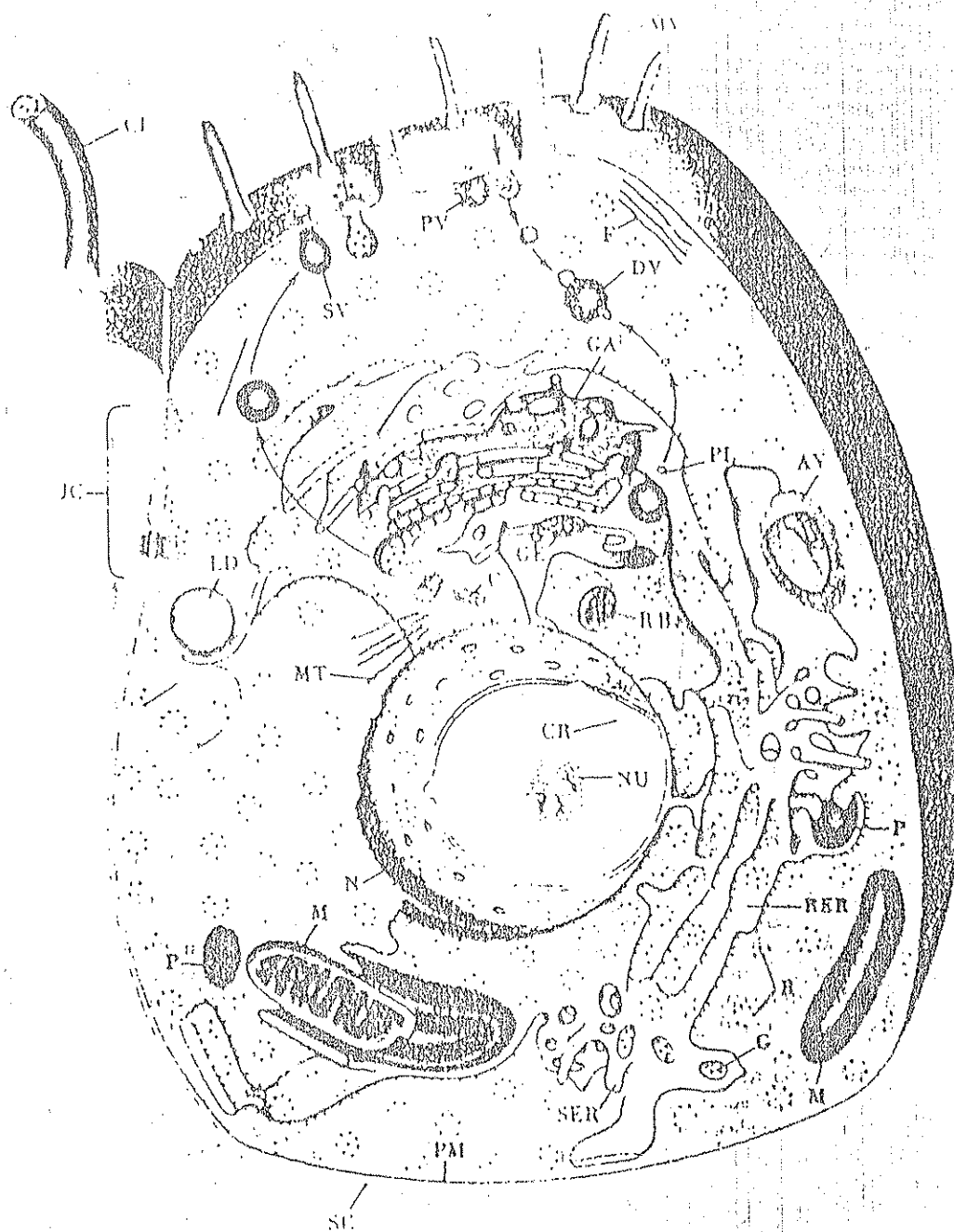


Fig. 1-2. Diagrama de varios modelos de membrana celular (según H. A. Davson, J. F. Danielli, S. J. Singer y otros). A representa la clásica lamina bimolecular de lípido recubierta por proteína, obsérvese la inclusión de un lípido con una porción hidrofílica. B representa la relación de las proteínas integrales y periféricas de la membrana con los componentes lipídicos. Sumariamente las porciones hidrofóbicas de ciertas proteínas permiten su integración dentro de las regiones lipídicas hidrofóbicas. Tanto los componentes lipídicos y proteicos como los grupos asociados de cualquiera de sus superficies, citoplasmática o extracelular, pueden diferir unos de los otros. (De Novikoff y Holtzman, 1976.)

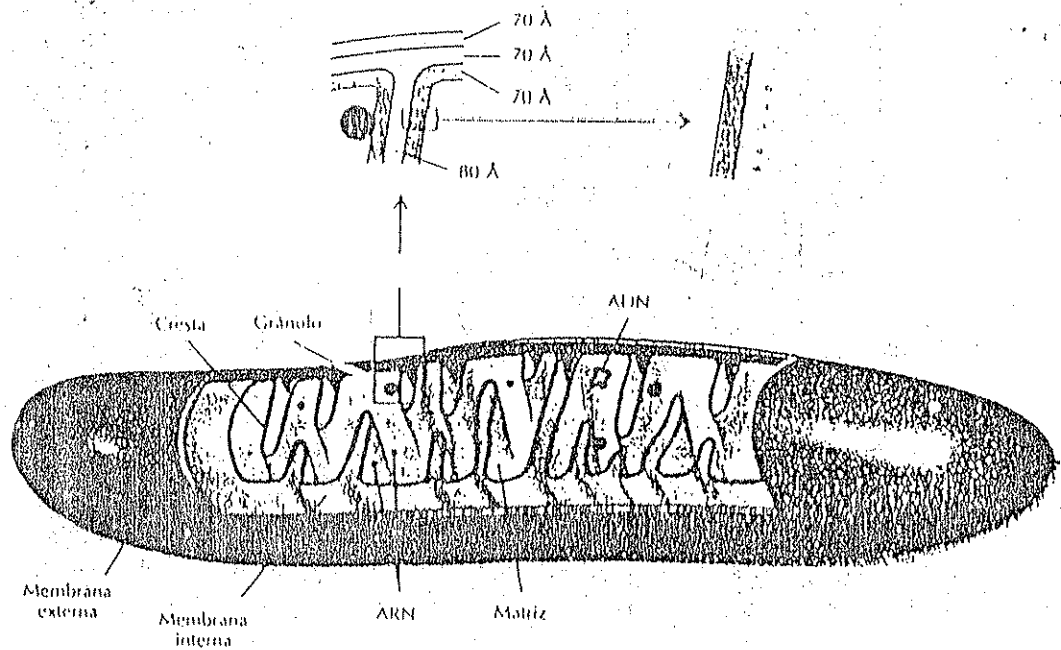
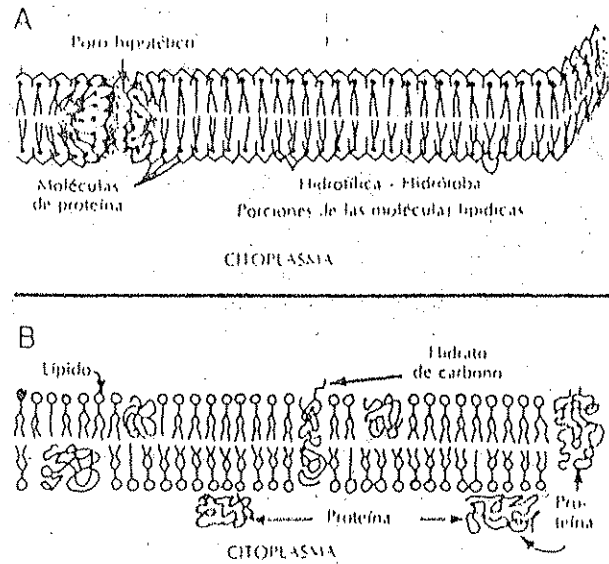


Fig. 1-8. Representación esquemática de una mitocondria, según los trabajos de Ornstein, Palade, Spizman, Fernández Morán y otros. (De Novikoff y Holtzman, 1976.)

FISIOLOGIA APLICADA

AGUA - COMPARTIMENTOS LÍQUIDOS DEL ORGANISMO

El agua, sustancia ampliamente distribuida en la naturaleza, constituye también la sustancia cuantitativamente más importante del organismo humano.

Su importancia reside en que es el solvente en el cual transcurren todas las reacciones químicas de nuestro organismo, participa en el mantenimiento de la temperatura corporal, vehículo de entrada a la célula de los nutrientes y también un medio de eliminación de los productos de desecho. El porcentaje del peso corporal representado por agua varía de un individuo a otro, hecho que queda reflejado en la tabla 1

TABLA 1. Contenido total de agua en los seres humanos (porcentaje de peso)

Edad (años)	Hombre	Mujer
Recién Nacido	80 %	75 %
1 - 5	65 %	65 %
10 - 15	60 %	60 %
16 - 39	60 %	50 %
40 - 59	55 %	48 %
60 o más	50 %	45 %

TABLA 2. Contenido de agua en los tejidos

Tejidos	Porcentaje de agua
Riñón	83 %
Corazón	79 %
Pulmón	79 %
Cerebro	75 %
Músculo esquelético	75 %
Piel	72 %
Hígado	68 %
Hueso	22 %
Tejido Adiposo	10 %

El agua del organismo se encuentra distribuida en los compartimentos intracelulares, extracelulares y transcelulares con representación proporcional y composición química diferente.

En la tabla 3 se detallan las divisiones del agua en el organismo así como su representación proporcional con respecto al peso del individuo.

TABLA 3. Compartimentos Líquidos.

Intracelular	40 %
Extracelular	20 %
	Intersticial 15 %
	Intravascular 5 %
Transcelular	2 %

Compartimentos Intracelulares: Son aquellos que se encuentran limitados por las membranas celulares, incluye el agua que forma el citoplasma celular y los orgánoides celulares.

Compartimentos Extracelulares: Se halla subdividido en varios subcompartimentos, así existe un líquido intravascular que se halla representado por el plasma sanguíneo y la linfa y que circula por la red vascular; el líquido intersticial es aquel que baña la superficie externa de las células. También forma parte del líquido extracelular el agua cristalizada en el hueso y la contenida en el cartílago.

Compartimento Transcelular: Este compartimento comprende los líquidos que están separados del resto del líquido extracelular por una estructura de tejido epitelial, comprende el líquido pleural y pericardio, la bilis, el líquido del tracto gastrointestinal, el líquido cefaloraquídeo y el líquido sinovial, el humor acuoso del ojo, etc.

BALANCE HÍDRICO

La incorporación de agua al organismo se realiza en condiciones normales por vía bucal en forma de líquidos o alimentos sólidos que contienen agua en su composición.

A continuación se detallan en la tabla 4 los ingresos y egresos promedio en 24 Hs.

TABLA 4.

INGRESOS		EGRESOS	
Bebidas	1400 ml	Pérdidas obligatorias- piel y pulmón	850 ml
Alimentos sólidos	800 ml	Materia fecal	150 ml
Agua metabólica	300 ml	Orina	1500 ml
Total	2500 ml	Total	2500 ml

REGULACIÓN DE LA INGESTIÓN Y EXCRECIÓN DE AGUA

IV.

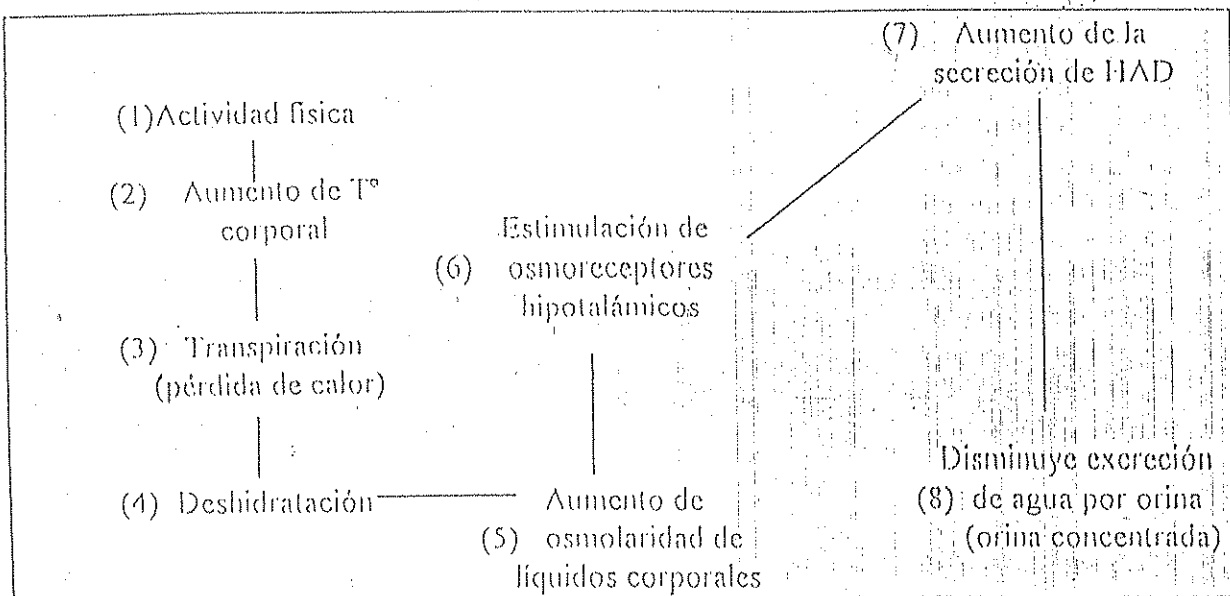
El organismo necesita mantener la constancia de los distintos compartimentos hídricos en relación al volumen y composición electrolítica. En condiciones normales de temperatura y humedad, un trabajo físico liviano provoca una pérdida de agua a través de la transpiración; este mecanismo se ve incrementado cuando el individuo es sometido a trabajos físicos intensos y cuando las condiciones ambientales como temperatura, humedad se ven aumentadas significativamente. Por ejemplo un jugador de fútbol en época estival llega a perder de promedio 3000 mg de peso, pérdida debida a la transpiración. El agua que se pierde a través de la transpiración proviene del líquido intersticial; como los compartimentos establecen comunicaciones extremadamente dinámicas e impulsado por un aumento de la osmolaridad el compartimento intersticial "recibe" agua proveniente del compartimento intravascular (plasma). La caída de la volemia (cantidad de sangre) condiciona la sintomatología que presentan quienes sufren un proceso de deshidratación siempre y cuando el mismo sea de alguna magnitud.

Esta pérdida de agua a través de la transpiración provoca un aumento de la osmolaridad de los líquidos corporales en todos sus compartimentos (recordar que la transpiración es hipotónica con respecto al plasma).

A nivel de hipotálamo existen osmorreceptores que reaccionan ante los cambios de osmolaridad del líquido intracelular y que dan origen a la sensación de sed que lleva al individuo a ingerir voluntariamente líquidos; los cambios de osmolaridad de los líquidos corporales estimulan también la secreción de hormona antidiurética (A D H) producida y almacenada en la neurohipófisis la que actúa a nivel de túbulos distales y colectores del riñón con el objeto de retener agua. La orina reduce su volumen y es más concentrada.

La A D H también actúa cuando existe una disminución de la presión osmótica en los líquidos corporales resultantes de una ingestión de agua por encima de los requerimientos normales, en este caso la neurohipófisis disminuye la liberación de A D H provocando una pérdida de agua a nivel renal.

Esquema simplificado mediante el cual el organismo disminuye la pérdida de agua por riñón



DESHIDRATACIÓN

La pérdida de agua por la transpiración, especialmente en días cálidos adquiere real importancia por cuanto si no se recupera esta pérdida, el individuo puede ver afectada en forma seria su salud por pérdida hídrica y electrolítica provocándole trastornos en la regulación de la temperatura corporal. Es por ello que todos aquellos que estén relacionados con atletas deben conocer normas precisas para evitar el conocido golpe de calor de gran riesgo para el individuo y en última instancia como tratarlo en un primer momento.

GOLPE DE CALOR

El golpe de calor es un síndrome clínico que afecta a aquellas personas que realizan esfuerzos físicos de importancia, en lugares muy cálidos y/o húmedos y que alteran en forma manifiesta los mecanismos homeostáticos que controlan la temperatura corporal. Presentan una serie de síntomas y signos que a continuación se detallan y caracterizan a este síndrome. Manifestaciones clínicas: Calambres musculares, debilidad extrema, cefaleas, mareos, náuseas, piel seca y muy caliente, confusión, temperatura corporal sumamente elevada, inconsciencia.

Este síndrome se puede deber a una alteración a nivel del sistema nervioso central por alteración de los centros nerviosos que regulan la temperatura corporal; también se puede producir una falla en el mecanismo de la transpiración y de esta forma el individuo no puede eliminar el exceso de calor a través de la piel por la transpiración. Este síndrome se puede prevenir si tenemos en cuenta algunas medidas:

1. Usar ropa adecuada. No permitir el uso de ropa de goma, látex o similares para sudar en los días calurosos.
2. Desaconsejar el uso de baños sauna o similares para reducir peso.
3. Permitir la ingestión de agua en forma ilrestricta durante las prácticas atléticas y las competencias.
4. La ingestión de tabletas de sal sin una cantidad adecuada de agua es mucho peor que no tomar tabletas de sal. Cada tableta de 450 mg. de sal debe ingerirse con no menos de 500 ml. de agua.
5. Controlar la pérdida de peso en cada sesión de entrenamiento o competencia con el objeto de reponer con líquidos dicha pérdida.
6. Aclimatación. Adecuar el trabajo en cantidad e intensidad a las condiciones ambientales.
7. Particular atención cuando de niños prepúberes se trate ya que los mecanismos de sudoración no están todavía bien desarrollados.
8. BEBER agua en forma sistemática durante actividades que se desarrollen en ambientes muy calurosos y/o con humedad ambiente elevada. Se recomienda no esperar la sensación de sed pues es un mecanismo tardío (se produce cuando la deshidratación celular ya se ha instalado); beber pequeñas cantidades en forma repetida durante la actividad, entretiempos y el posesfuerzo.

Si el atleta ya presentó el síndrome de "golpe de calor" es necesario actuar con rapidez y tranquilidad con el objeto de brindarle los primeros cuidados y recuérdese que de sus conocimientos dependerá la vida de una persona.

- a) Ubique al enfermo en un lugar fresco y seco.
- b) Elimine el exceso de ropa.
- c) Aplique paños humedecidos con agua fría en toda la superficie corporal.
- d) Si el atleta está lúcido dele a beber pequeñas cantidades de agua fresca.
- e) Transporte al enfermo a un centro asistencial para que reciba atención médica o solicite la presencia de un equipo de emergencias médicas.

LÍQUIDO IDEAL DE REPOSICIÓN INTRA Y POSTESFUERZO

Primeramente debemos aclarar que el agua constituye un excelente líquido para reponer las pérdidas ocasionadas por un esfuerzo físico. Lo primero que hay que considerar es que la transpiración es hipotónica respecto del plasma, esto quiere decir que la concentración de electrolitos presentes en la transpiración es inferior a la de aquel. Lo anteriormente dicho condiciona mucha de las características del líquido que seleccionemos como ideal para reponer las pérdidas producidas durante una actividad física.

- El agua es el vehículo ideal para otras sustancias.
- La concentración de cloruro de sodio debe ser de aproximadamente 1 gr. por litro.
- La concentración de glucosa debe oscilar entre 3-5 % para la mayoría de los deportes y hasta un 10% para deportes de larga duración como las pruebas de fondo y las combinadas. Si se superan estos porcentajes se corre el riesgo de provocar una hipoglucemia reactiva ya que la llegada masiva de glucosa al intestino y su posterior absorción desencadenarán un pico de insulínemia que nos llevará a tal situación. Está demostrado también que las soluciones hipertónicas retardan la apertura del esfínter pilórico y por ende el vaciamiento gástrico. Recordar que el agua se absorbe fundamentalmente en el intestino grueso.
- El líquido debe beberse frío. Los líquidos fríos (no helados) abandonan rápidamente el estómago en tanto que aquellos en estado natural o calientes retardan la apertura del esfínter pilórico.
- El agregado de saborizantes, extractos, esencias es de gran importancia ya que este líquido debe ser de sabor agradable.

En el comercio se expenden algunas bebidas como el Isostar, una solución isotónica donde se combinan glúcidos y electrolitos en proporciones adecuadas.

En 1978, Tom Osler, un corredor de maratón y de ultramaratón mundial, fue al Ball State University Human Performance Laboratory para ser estudiado durante su intento de correr y caminar continuamente durante 72 h. Las mediciones en el laboratorio indicaron que sus músculos estuvieron usando principalmente hidratos de carbono para obtener energía durante las primeras horas de ejercicio. Con el transcurso de las horas, una proporción cada vez mayor de la energía necesaria para continuar esta prueba se obtenía de las grasas. Finalmente, durante las últimas 24 h de esfuerzo, casi la totalidad de su energía la proporcionaron las reservas de grasa de su cuerpo, a pesar de la continua ingestión de leche saturada con azúcar y de un pastel de aniversario de 46 x 53 cm. A pesar de la toma de 9.000 kcal durante las primeras 24 h, Tom se vio forzado a finalizar su esfuerzo a las 70 h, agotado y sin energía, habiendo recorrido 322 km.

Muchos diccionarios definen el término energía como la capacidad para realizar un trabajo. Desgraciadamente, esto equivale a no decir nada de las muchas funciones biológicas que dependen de la producción y liberación de energía.

La energía puede adoptar un cierto número de formas, tales como:

- química,
- eléctrica,
- electromagnética,
- térmica,
- mecánica y
- nuclear.

Según las leyes de la termodinámica, todas las formas de energía son intercambiables. La energía química, por ejemplo, puede usarse para crear la energía eléctrica almacenada en una batería, que puede usarse entonces para realizar un trabajo mecánico proporcionando potencia a un motor. La energía no se crea ni se destruye jamás. En vez de esto, sufre una degradación continuada pasando de una forma a otra, convirtiéndose finalmente en calor. Normalmente, entre el 60 y el 70% de la energía total del cuerpo humano se degrada a calor. ¿Cómo emplea nuestro cuerpo la energía antes de que la misma alcance esta fase final?

Energía para la actividad celular

Toda la energía tiene su origen en el sol como energía lumínica. Las reacciones químicas en las plantas (fotosíntesis) convierten la luz en energía química almacenada. A su vez, nosotros obtenemos energía comiendo plantas, o animales que se alimentan de plantas. La energía se almacena en los alimentos en forma de hidratos de carbono, grasas y proteínas. Estos componentes alimenticios básicos pueden descomponerse en nuestras células para liberar la energía acumulada.

Puesto que toda la energía se degrada finalmente en calor, la cantidad de energía liberada en una reacción biológica se calcula a partir de la cantidad de calor producido. La energía en los sistemas biológicos se mide en kilocalorías (kcal). Por definición, 1 kcal equivale a la cantidad de energía precisa para elevar la temperatura de 1 kg de agua desde 1 °C hasta

15 °C. La combustión de una cerilla, por ejemplo, libera aproximadamente 0,5 kcal, mientras que la combustión completa de un gramo de hidratos de carbono genera aproximadamente 4,0 kcal.

En las células se usa alguna energía libre para el crecimiento y la reparación a lo largo del cuerpo. Tales procesos, tal como habíamos mencionado anteriormente, aumentan la masa muscular durante el entrenamiento y reparan los daños musculares después de la finalización del ejercicio, o de haberse producido una lesión. También se necesita energía para el transporte activo de muchas sustancias, tales como la glucosa y los Ca^{++} , a través de las membranas celulares. El transporte activo tiene una importancia crítica para la supervivencia de las células y para el mantenimiento de la homeostasis. Una parte de la energía liberada en nuestro cuerpo es usada también por las miofibrillas para producir el deslizamiento de los filamentos de actina y de miosina, dando como resultado la acción muscular y la generación de fuerza, tal como hemos visto en el capítulo 2. Vamos a ocuparnos principalmente de este último fenómeno.

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).

PUNTO CLAVE

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. Tal como se ve en la tabla 5.1, 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.

Tabla 5.1 Reservas corporales de combustibles y de energía

Hidratos de carbono		
Glucógeno hepático	110	451
Glucógeno muscular	250	1.025
Glucosa en fluidos corporales	15	62
Total	375	1.538
Grasa		
Subcutánea	7,800	70,980
Intramuscular	161	1,465
Total	7,961	72,445

Nota. Estas estimaciones están basadas en un peso corporal medio de 65 kg con un 12% de grasa corporal.

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 en la figura 5.1, se obtiene sustancialmente más energía de una cantidad determinada de grasa (9 kcal/g) que de la misma cantidad de hidratos de carbono (4 kcal/g). 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.

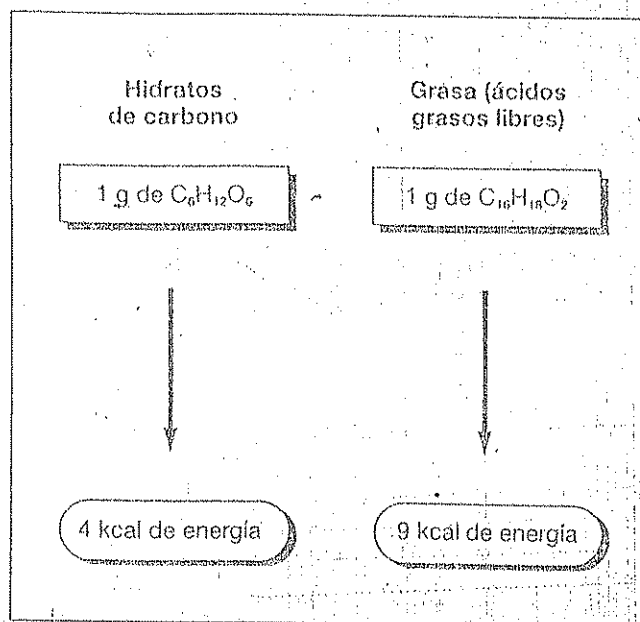


Figura 5.1 La producción de energía a partir de 1 g de hidratos de carbono y de 1 g de grasa.

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 (figura 5.2). 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 cómo se almacena esta energía. En la sección siguiente, examinaremos la producción del compuesto ATP, depósito de energía.

RESUMEN

1. Entre el 60 y el 70% de la energía del cuerpo humano se degrada a calor. El resto se utiliza para trabajos mecánicos y actividades celulares.
2. Obtenemos la energía de los alimentos: hidratos de carbono, grasas y proteínas.
3. La energía que obtenemos de los alimentos se almacena en un compuesto altamente energético: el ATP.
4. Los hidratos de carbono proporcionan aproximadamente 4 kcal de energía por gramo, comparados con las 9 kcal/g de las grasas. Pero la energía de los hidratos de carbono es más accesible. Las proteínas también pueden proporcionar energía.

Bioenergética: producción de ATP

Una molécula de ATP (figura 5.3) 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 (figura 5.3b). ¿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.

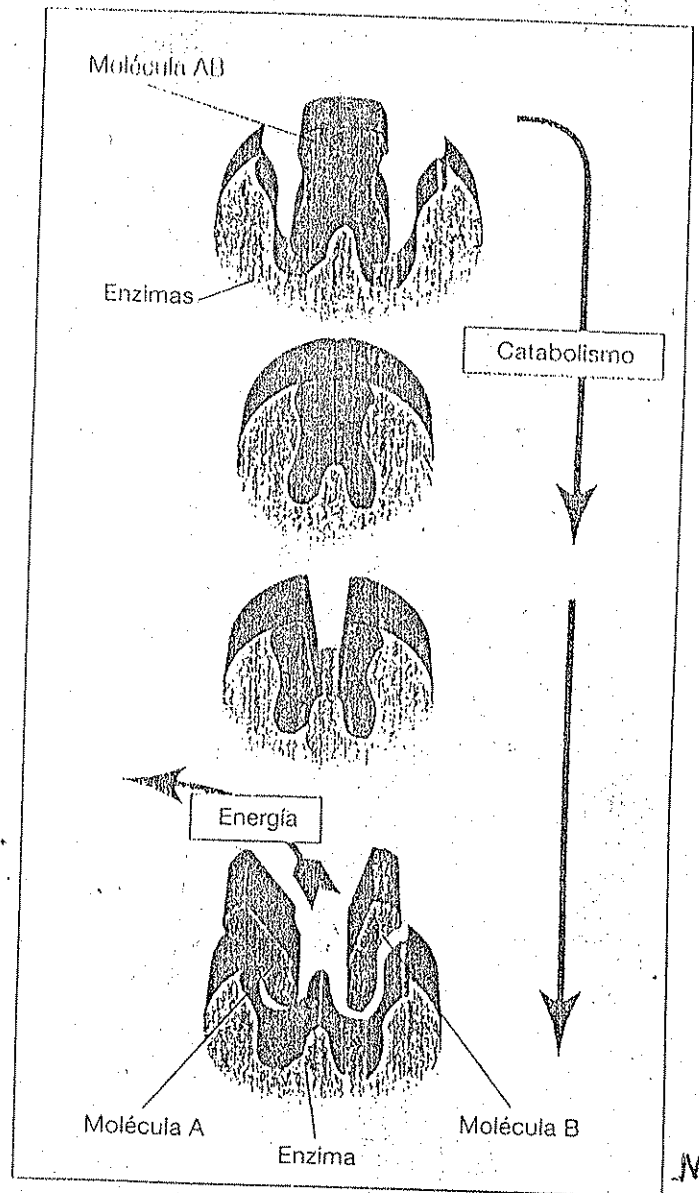


Figura 5.2 La acción de las enzimas en el catabolismo (descomposición) de compuestos.

bico. Cuando estas reacciones tienen lugar con la ayuda de oxígeno, el proceso global se denomina metabolismo aeróbico, y la conversión aeróbica de ADP a ATP es la fosforilación oxidativa.

Las células generan ATP mediante tres métodos:

1. El sistema ATP-PC.
2. El sistema glucolítico.
3. 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

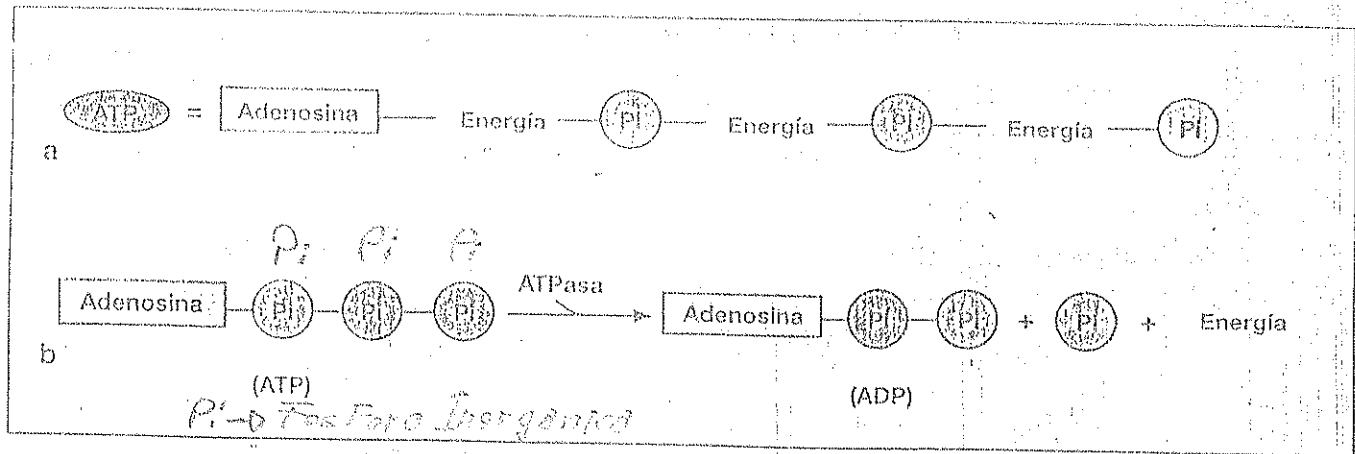


Figura 5.3 (a) Composición estructural de una molécula de ATP, mostrando los enlaces de fosfato de alta energía, y (b) liberación de energía.

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 el ATP para mantener un suministro relativamente constante.

La liberación de energía por parte del PC es facilitada por la enzima creatincinasa (CK), que actúa sobre el PC para separar el P_i de la creatina. La energía liberada puede usarse entonces para unir P_i a una molécula de ADP, formando ATP. En la figura 5.4 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.

Este proceso es rápido y puede llevarse a cabo sin ninguna estructura especial dentro de la célula. Aunque puede ocu-

rrir 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 (véase la figura 5.5). 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.

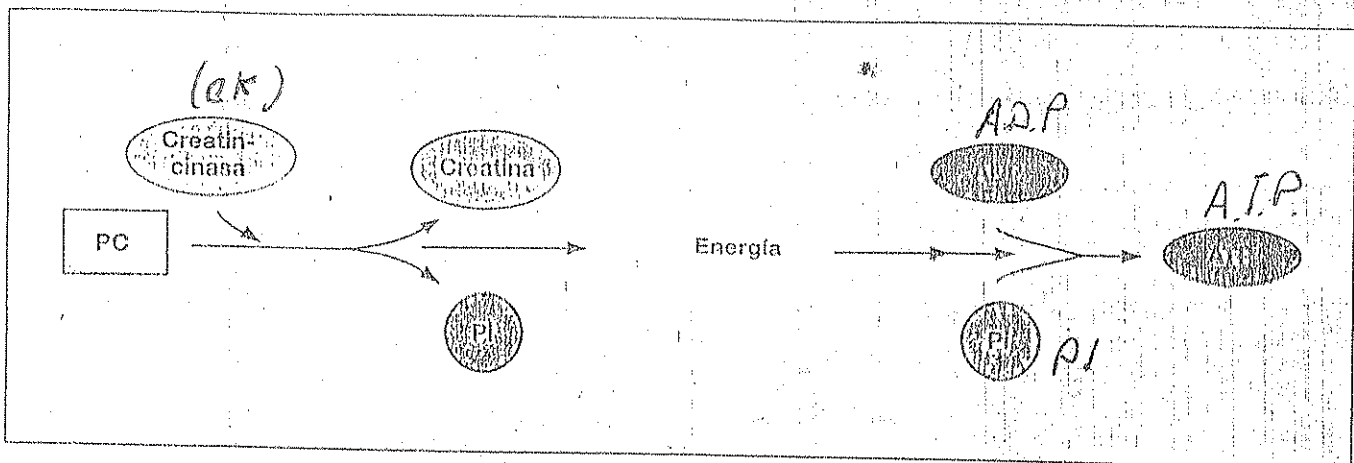


Figura 5.4 Mantenimiento de los niveles de ATP a partir de la energía acumulada en PC.

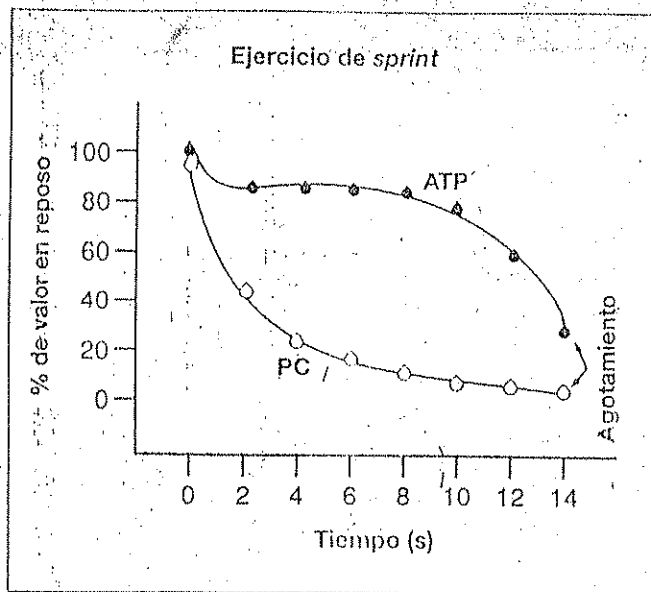


Figura 5.5 Cambios en el ATP y el PC muscular durante los primeros segundos de esfuerzo muscular máximo.

Sistema glucolítico

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. En la figura 5.6 se muestra una visión general de este proceso.

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 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. En este texto, 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 descom-

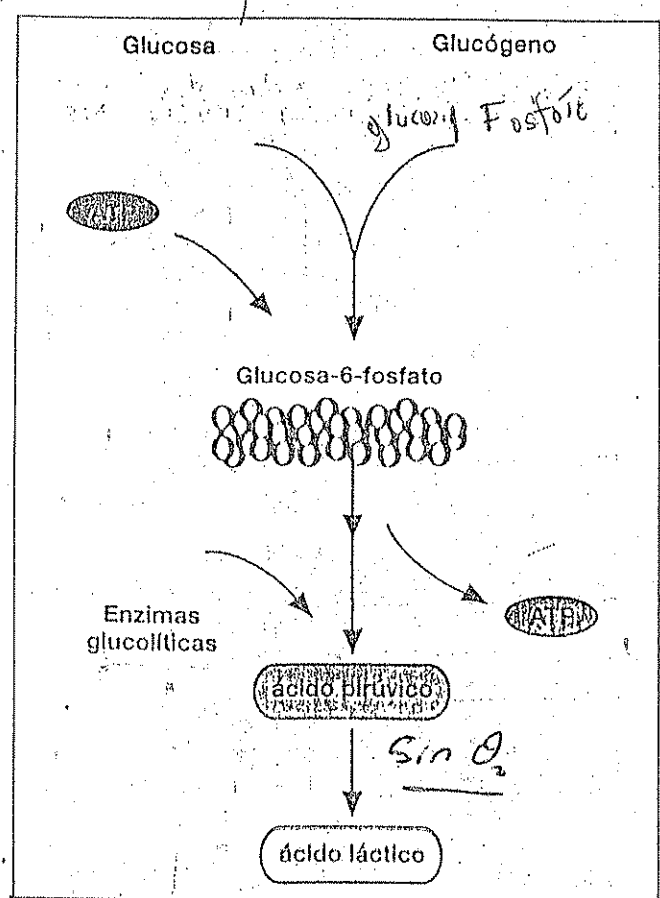


Figura 5.6 Una visión global de la glucólisis.

1 mol glucógeno 3 mols ATP

posición 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 1 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 min, 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 $C_3H_5O_3$. 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. Volvamos nuestra atención al tercer sistema de energía.

Sistema oxidativo

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

Para seguir esta discusión, véase el diagrama esquemático de la figura 5.7. La producción oxidativa de ATP abarca tres procesos:

1. Glucólisis.
2. Ciclo de Krebs.
3. 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 oxí-

RESUMEN

1. El ATP se genera mediante tres sistemas energéticos:
 - El sistema ATP-PC.
 - El sistema glucolítico.
 - El sistema oxidativo.
2. En el sistema ATP-PC, P_i es separado de la fosfocreatina mediante la acción de la creatinasa. P_i puede combinarse entonces con ADP para formar ATP. Este sistema es anaeróbico, y su función principal es mantener los niveles de ATP. La producción de energía es de 1 mol de ATP por 1 mol de PC.
3. El sistema glucolítico comprende el proceso de la glucólisis, por el cual la glucosa o el glucógeno se descompone en ácido pirúvico mediante las enzimas glucolíticas. Cuando se lleva a cabo sin oxígeno, el ácido pirúvico se convierte en ácido láctico. Un mol de glucosa produce 2 moles de ATP, pero 1 mol de glucógeno produce 3 moles de ATP.
4. Los sistemas ATP-PC y glucolítico son contribuidores importantes de energía durante los primeros minutos de ejercicio de alta intensidad.

geno 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 CO_2 se difunde fácilmente fuera de las células y es transportado por la sangre hasta los pulmones para ser espirado.

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

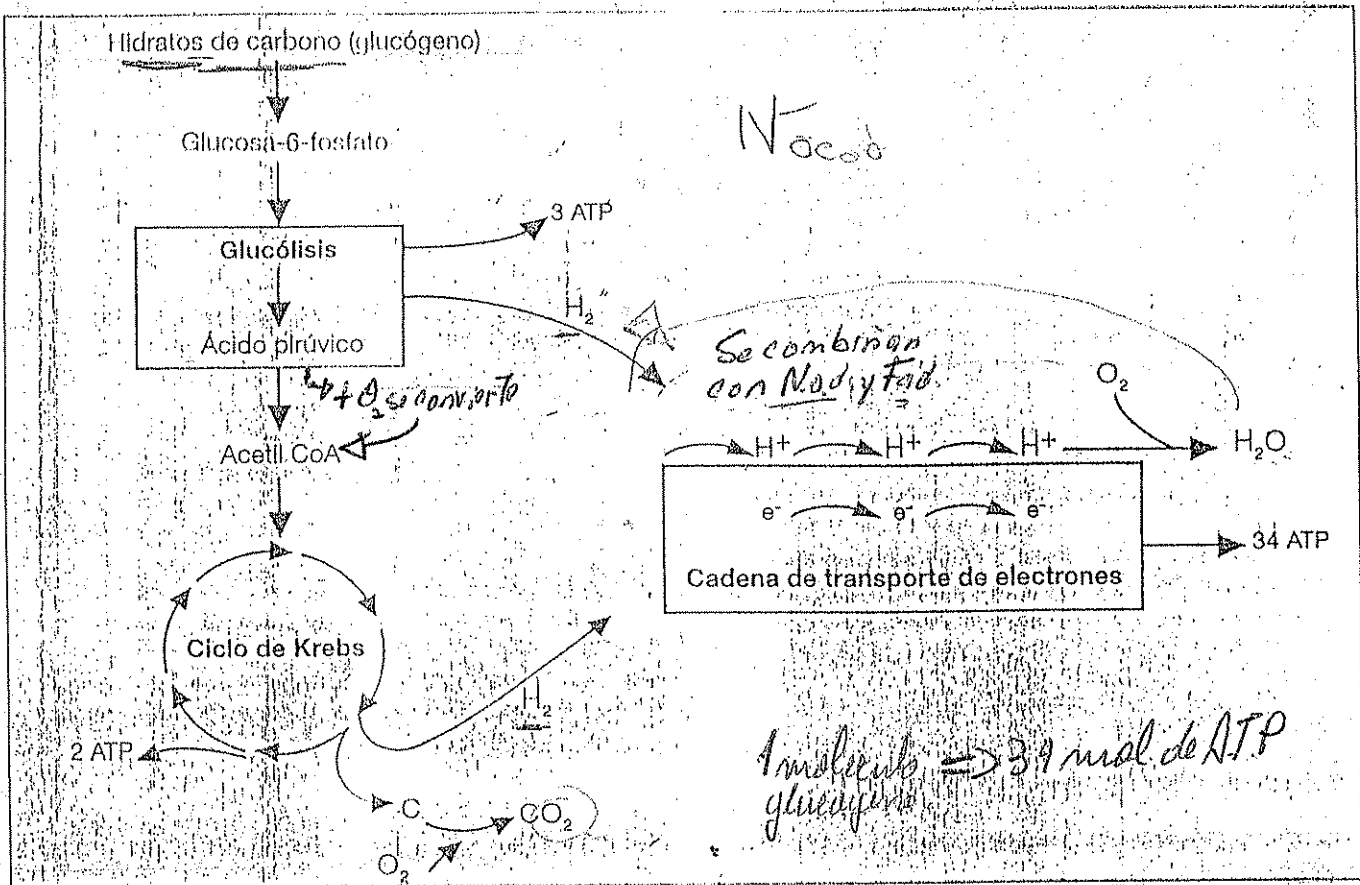


Figura 5.7 Oxidación de los hidratos de carbono.

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). En la tabla 5.2 se resume la energía obtenida.

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, tal como se ve en la figura 5.8. Al entrar

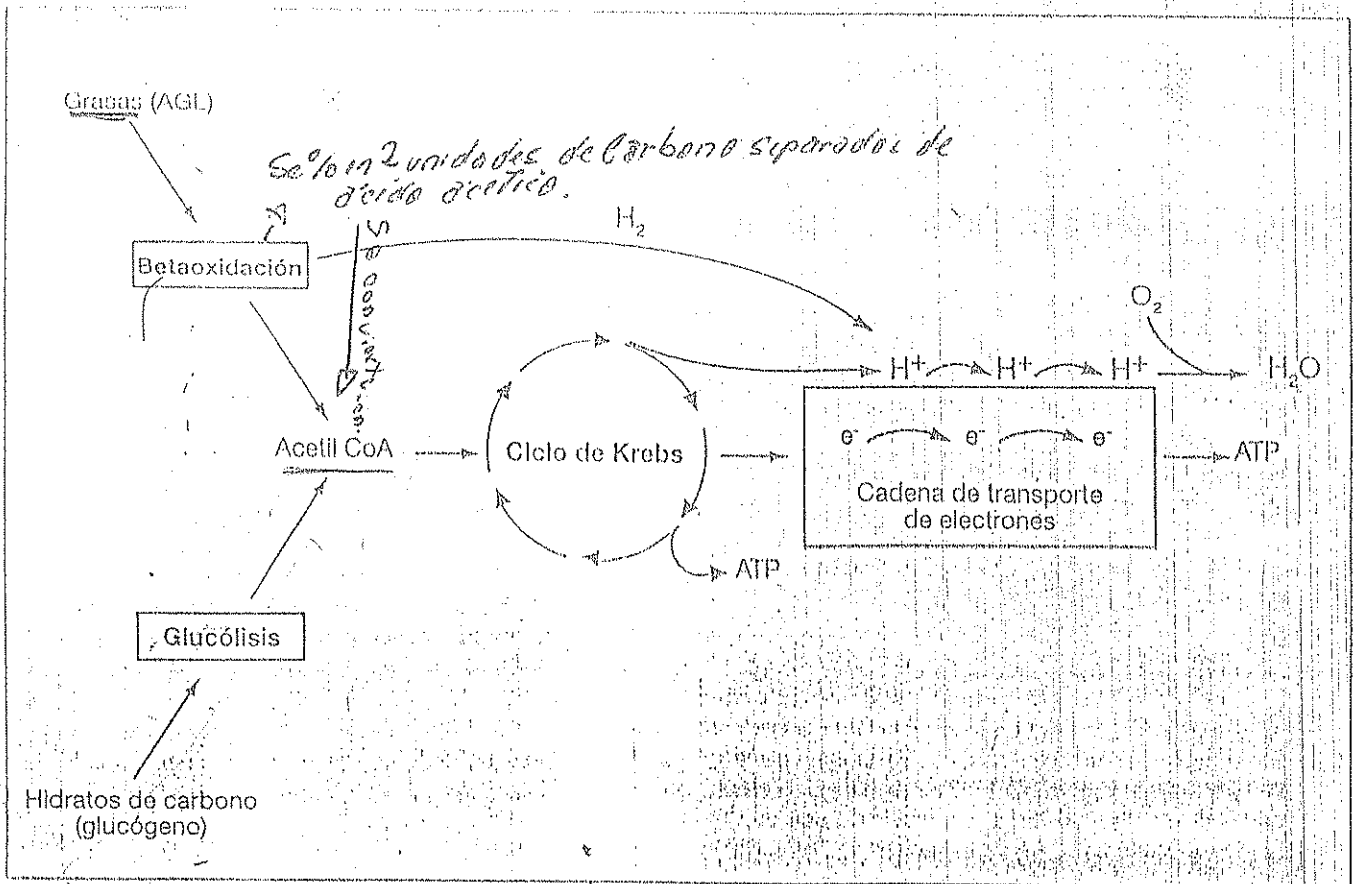


Figura 5.8 El metabolismo de las grasas y el de los hidratos de carbono comparten algunos caminos comunes.

Tabla 5.2 Producción de energía a partir de la oxidación del glucógeno hepático

Etapa del proceso	ATP producido por 1 mol de glucógeno hepático	
	Directo	Por fosforilización oxidativa
Glucólisis (glucosa en ácido pirúvico)	3	6
Ácido pirúvico en acetil CoA	0	6
Ciclo de Krebs	2	22
Subtotal	5	34
Total		39

* Hace referencia al ATP producido por H⁺ y electrones transferidos a la cadena de transporte de electrones.

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 B).

En este proceso, la cadena de carbono de un ácido graso libre es dividida en unidades 2-carbono separadas de ácido acético. Por ejemplo, si un ácido graso libre tiene una cadena 16-carbono, la betaoxidación produce 8 moléculas de ácido acético. Cada molécula de ácido acético se convierte entonces en acetil CoA.

Ciclo de Krebs y cadena de transporte de electrones. A partir de este punto, el metabolismo de las grasas sigue el mismo camino que el de los hidratos de carbono. El acetil CoA formado por betaoxidación entra en el ciclo de Krebs. Éste genera hidrógeno, que es transportado hacia la cadena de transporte de electrones, junto con el hidrógeno generado durante la betaoxidación, para sufrir la fosforilación oxidativa. Como en el metabolismo de la glucosa, los productos de deshecho de la oxidación de los ácidos grasos libres son el ATP, el H₂O y el CO₂. No obstante, la combustión completa

de una molécula de ácidos grasos libres requiere más oxígeno porque contiene considerablemente más carbono que una molécula de glucosa.

PUNTO CLAVE

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 de 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. Esta 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 (tal como se ve en la tabla 5.3), 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 capturada para formar ATP. El restante 60% es liberado como calor.

Tabla 5.3 Producción de energía a partir de la oxidación de ácido palmítico ($C_{16}H_{32}O_2$)

Fase del proceso	ATP producido a partir de 1 molécula de ácido palmítico	
	Directo	Mediante fosforilación oxidativa
Activación de ácidos grasos		-2
Betaoxidación		35
Ciclo de Krebs	8	88
Subtotal	8	121
Total		129

Metabolismo de las proteínas

Tal como se ha indicado antes, los hidratos de carbono y los ácidos grasos son los combustibles preferidos por nuestros cuerpos. Pero las proteínas, o más bien los aminoácidos que las forman, también son utilizadas. Algunos aminoácidos pueden convertirse en glucosa (mediante la gluconeogénesis). Alternativamente, algunos pueden convertirse en varios productos intermedios del metabolismo oxidativo (tales como el piruvato o el acetil CoA) para entrar en el proceso oxidativo.

La producción de energía a partir de las proteínas no se determina tan fácilmente como la de los hidratos de carbono o la de las grasas, porque las proteínas también contienen nitrógeno. Cuando los aminoácidos son catabolizados, una parte del nitrógeno liberado se usa para formar nuevos aminoácidos, pero el nitrógeno restante no puede ser oxidado por el cuerpo. En lugar de ello es convertido en urea y luego excretado, principalmente por la orina. Esta conversión requiere el uso de ATP, porque se gasta algo de energía en este proceso.

Cuando las proteínas se descomponen mediante combustión en el laboratorio, la producción de energía es de 5,65 kcal por gramo. No obstante, cuando son metabolizadas en el cuerpo, debido a la energía consumida en la conversión del nitrógeno en urea, la producción de energía es de sólo unas 5,20 kcal por gramo, un 8% menos que el valor en el laboratorio.

Para valorar con precisión el ritmo del metabolismo de las proteínas, debe determinarse la cantidad de nitrógeno que se elimina del cuerpo. Estas mediciones exigen recoger orina durante períodos de 12 a 24 h, lo cual es evidente que hace perder mucho tiempo. Puesto que el cuerpo sano utiliza pocas proteínas durante el reposo y el ejercicio (generalmente mucho menos del 5% al 10% del total de la energía consumida), las estimaciones del consumo energético suelen ignorar el metabolismo de las proteínas.

Capacidad oxidativa de los músculos

Hemos visto que los procesos del metabolismo oxidativo son los que tienen los niveles más elevados de producción de energía. Serían ideales si estos procesos funcionasen siempre a la máxima capacidad. Pero, al igual que en todos los sistemas fisiológicos, operan con ciertas limitaciones. La capacidad oxidativa, denominada con el término QO_2 , de un músculo es la medida de su capacidad máxima para usar oxígeno. En esta sección, veremos las limitaciones de la capacidad oxidativa de nuestros músculos.

Actividad enzimática

La capacidad de las fibras musculares para oxidar los hidratos de carbono y las grasas es difícil de determinar. Numerosos estudios han demostrado la existencia de una estrecha relación entre la capacidad de un músculo para ejecutar ejercicios aeróbicos prolongados y la actividad de sus enzimas oxidativas. Dado que se necesitan muchas enzimas para la oxidación, la actividad enzimática de nuestras fibras musculares proporciona una indicación razonable de su potencial oxidativo.

Medir la actividad de la enzima en los músculos es impracticable, por lo que se han elegido unos pocos representantes para reflejar la capacidad aeróbica de las fibras. Las enzimas medidas más frecuentemente son el succinatodeshidrogenasa (SDH) y el citratosintasa (CS), enzimas mitocondriales que intervienen en el ciclo de Krebs. La figura 5.9 ilustra la relación entre la actividad del SDH en el músculo vasto externo y la capacidad oxidativa muscular. Los músculos de los deportistas de resistencia tienen actividades enzimáticas oxidativas que son casi el doble o el cuádruple más grandes que las de los hombres y mujeres no entrenados.^{5,6}

Composición de los músculos en cuanto a tipos de fibra y entrenamiento de resistencia

La composición de un músculo en cuanto a tipos de fibras determina, en parte, su capacidad oxidativa. Tal como se indicaba en el capítulo 3, las fibras musculares ST tienen una mayor capacidad para la actividad aeróbica que las fibras FT, ya que las fibras ST tienen más mitocondrias y concentraciones más elevadas de enzimas oxidativas. Las fibras FT son más aptas para la producción de energía glucolítica. Por lo tanto, en general, cuantas más fibras ST haya en nuestros músculos, mayor será la capacidad oxidativa de dichos músculos. Por ejemplo, se ha dicho que los corredores de fondo de elite poseen más fibras ST, y más mitocondrias, así como actividades enzimáticas oxidativas musculares más elevadas que los individuos no entrenados.^{5,6}

El entrenamiento de resistencia mejora la capacidad oxidativa de todas las fibras, especialmente de las fibras FT. El entrenamiento que impone demandas sobre la fosforilación oxidativa estimula a las fibras musculares a desarrollar más mitocondrias, que son también mayores y contienen más enzimas oxidativas. Al aumentar las enzimas en las fibras para la betaoxidación, este entrenamiento capacita también al músculo a depender de modo más determinante de la grasa y de la producción de ATP.

Necesidades de oxígeno

Aunque la capacidad oxidativa de nuestros músculos viene determinada por el número de mitocondrias y por la cantidad de enzimas oxidativas presentes, el metabolismo oxidativo depende en última instancia de un aporte adecuado de oxígeno. Cuando está en reposo, la necesidad que nuestro cuerpo tiene de ATP es relativamente pequeña, requiriendo un transporte mínimo de oxígeno. Cuando la intensidad del ejercicio aumenta, también lo hacen las demandas de oxígeno. Para satisfacerlas, nuestro ritmo de producción de ATP oxidativa también aumenta. Esforzándose por satisfacer las necesidades de oxígeno por parte de los músculos, el ritmo y la profundidad de la respiración se incrementa, mejorando el intercambio de gases en los pulmones, y la velocidad de los latidos del corazón también se incrementa, bombeando más sangre oxigenada a los músculos.

El cuerpo humano almacena poco oxígeno. Por esta razón, la cantidad de oxígeno que entra en la sangre cuando pa-

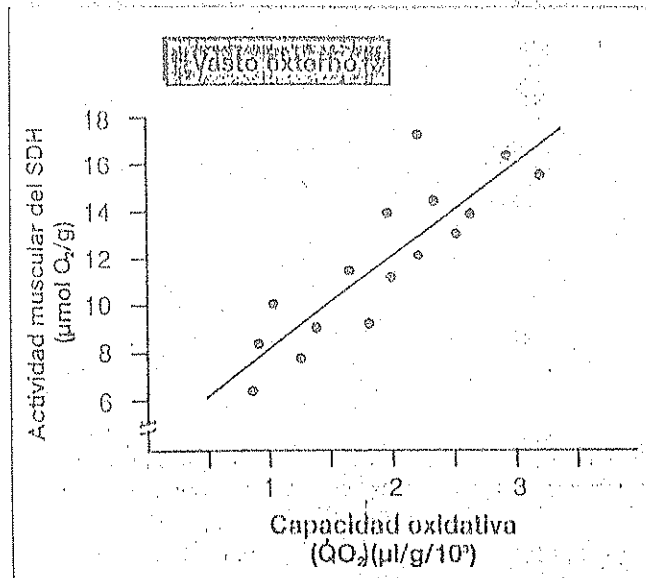


Figura 5.9 Relación entre la actividad del succinatodeshidrogenasa (SDH) muscular y la capacidad oxidativa ($\dot{V}O_2$).

RESUMEN

1. El sistema oxidativo conlleva la descomposición de los combustibles con la ayuda del oxígeno. Este sistema produce más energía que el ATP-PC o el sistema glucolítico.
2. La oxidación de los hidratos de carbono trae consigo la glucólisis, el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones. El resultado final es H_2O , CO_2 y 38 o 39 moléculas de ATP por cada molécula de hidratos de carbono.
3. La oxidación de las grasas comienza con la betaoxidación de los ácidos grasos libres, siguiendo después el mismo camino que la oxidación de los hidratos de carbono: el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones. La producción de energía para la oxidación de las grasas es mucho más elevada que para la oxidación de los hidratos de carbono, y varía cuando se oxidan ácidos grasos libres.
4. La oxidación de las proteínas (aminoácidos) es más compleja porque contienen nitrógeno, que no se puede oxidar. Las proteínas tienen una contribución relativamente pequeña en la producción de energía, por lo que su metabolismo con frecuencia se pasa por alto.
5. La capacidad oxidativa de nuestros músculos depende de sus niveles de enzimas oxidativas, de su composición en cuanto a tipos de fibras y de la disponibilidad de oxígeno.

sa por los pulmones es directamente proporcional a la cantidad usada por nuestros tejidos para el metabolismo oxidativo. En consecuencia, puede hacerse una estimación razonablemente precisa de la producción de energía aeróbica midiendo la cantidad de oxígeno consumido en los pulmones.

Medición de la utilización de energía durante el ejercicio

La producción de energía en las fibras musculares no puede medirse directamente. Pero pueden usarse numerosos métodos indirectos de laboratorio para calcular el ritmo y la intensidad del consumo energético cuando el cuerpo está en reposo y durante el ejercicio. Varios de estos métodos han sido usados desde principios de este siglo. Otros son nuevos y sólo recientemente se han usado en la fisiología del esfuerzo. En las secciones siguientes analizaremos algunos de estos métodos de medición.

Calorimetría directa

Tal como se ha indicado antes, sólo alrededor del 40% de la energía liberada durante el metabolismo de la glucosa y de las grasas se usa para producir ATP. El restante 60% se convierte en calor, por lo que un modo de estimar el ritmo y la intensidad de producción de energía es medir la producción de calor de nuestro cuerpo. Esta técnica se llama **calorimetría directa**.

Este enfoque fue descrito por primera vez por Zuntz y Hagemann a finales del siglo XIX. Desarrollaron el calorímetro (ilustrado en la figura 5.10), que es una cámara aislada herméticamente. Las paredes de la cámara contienen tuberías de cobre a través de las cuales pasa agua. El cambio de temperatura del agua se registra, así como los cambios de temperatura en el aire que entra y deja la cámara al respirar. Estos cambios se deben al calor que genera el cuerpo. Al usar los valores resultantes, es posible calcular nuestro metabolismo.

La construcción y el uso de los calorímetros son caros, y son lentos en cuanto a la generación de resultados. Su única ventaja real es que miden el calor directamente. Aunque un calorímetro puede facilitar una medición precisa del consumo total de energía del cuerpo, no puede seguir cambios rápidos en la liberación de energía. Por este motivo, el metabolismo energético durante el ejercicio intenso no puede estudiarse con un calorímetro. En consecuencia, actualmente este método no se usa casi nunca, puesto que es más fácil y menos caro medir el consumo energético valorando el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono que se produce durante la fosforilación oxidativa.

Calorimetría indirecta

Tal como se ha indicado antes, el metabolismo de la glucosa y de las grasas depende de la disponibilidad de O_2 al tiempo que produce CO_2 y agua. La cantidad de O_2 y de CO_2 intercambiada en los pulmones normalmente iguala a la usada y li-

berada por los tejidos del cuerpo. Sabiendo esto, nuestro consumo calórico puede estimarse midiendo nuestros gases respiratorios. Este método de estimación del consumo energético se llama **calorimetría indirecta** porque la producción de calor no se mide directamente. En lugar de ello, se calcula a partir del intercambio respiratorio de CO_2 y de O_2 .

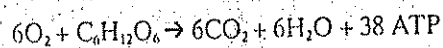
La figura 5.11 muestra algunos de los equipos usados para medir la producción de CO_2 y el consumo de O_2 . Aunque este equipo es molesto y limita el movimiento, ha sido adaptado para su uso en una diversidad de condiciones en el laboratorio, en el campo de juego, etc.

Relación de intercambio respiratorio

Para estimar la cantidad de energía empleada por el cuerpo, es necesario conocer el tipo de alimentos (hidratos de carbono, grasas o proteínas) que se están oxidando. El contenido de carbono y oxígeno en la glucosa, en los ácidos grasos libres y en los aminoácidos difiere espectacularmente. En consecuencia, la cantidad de oxígeno usado durante el metabolismo depende del tipo de combustible que se oxida. La calorimetría indirecta mide la cantidad de CO_2 liberado ($\dot{V}CO_2$) y de oxígeno consumido ($\dot{V}O_2$). La proporción entre estos dos valores se denomina **relación de intercambio respiratorio**, o R.

$$R = \dot{V}CO_2 / \dot{V}O_2$$

En general, la cantidad de oxígeno necesario para oxidar completamente una molécula de hidratos de carbono o de grasa es proporcional a la cantidad de carbono existente en dicho combustible. Por ejemplo, la glucosa ($C_6H_{12}O_6$) contiene seis átomos de carbono. Durante la combustión de la glucosa, se usan seis moléculas de oxígeno para producir seis moléculas de CO_2 , 6 moléculas de H_2O , 38 moléculas de ATP:



Evaluando cuánto CO_2 se libera en comparación con la cantidad de O_2 consumido, hallamos que la proporción del intercambio respiratorio es 1/0:

$$R = \dot{V}CO_2 / \dot{V}O_2, 6CO_2 / 6O_2 = 1/0$$

Tal como se ve en la tabla 5.4, el valor de R varía según el tipo de combustible que se usa para obtener energía. Los ácidos grasos libres tienen considerablemente más carbono e hidrógeno, pero menos oxígeno que la glucosa. Consideremos el ácido palmítico, $C_{16}H_{32}O_2$. Para oxidar completamente esta molécula, dando CO_2 y H_2O , se necesitan 23 moléculas de oxígeno:

Jeremy Schill, de 9 años de edad, pesaba solamente 29,5 kg, pero esto no le impidió levantar la parte posterior del coche familiar de 1.860 kg del pecho de su padre. El coche se había deslizado del gato mecánico mientras Rique Schill estaba trabajando debajo de él, atrapándolo debajo del eje posterior. Cuando Jeremy comprendió que su padre se estaba asfixiando lentamente, el muchacho levantó lo bastante el coche como para permitir respirar a su padre y para que su madre pudiese poner otro gato debajo del parachoques posterior.

Cuando nuestros corazones laten, cuando una comida que hemos tomado se desplaza a lo largo de nuestro intestino y cuando movemos cualquier parte de nuestro cuerpo, los músculos intervienen. La miríada de funciones del sistema muscular las ejecutan solamente tres tipos de músculos:

1. Liso.
2. Cardíaco.
3. Esquelético.

Los músculos lisos reciben la denominación de músculos involuntarios, porque no están directamente bajo nuestro control consciente. Se hallan en las paredes de la mayoría de vasos sanguíneos, capacitándolos para contraerse o dilatarse a fin de regular el flujo sanguíneo. Se hallan también en las paredes de la mayoría de órganos internos, permitiéndoles contraerse y relajarse, quizá para mover la comida a través del tracto digestivo, para expulsar la orina o para dar a luz a un niño.

El músculo cardíaco se halla solamente en el corazón, abarcando la mayor parte de la estructura de éste. Comparte algunas características con los músculos esqueléticos, pero, igual que los músculos lisos, no se halla bajo nuestro control consciente. El músculo cardíaco se controla a sí mismo, con un mero afinamiento por parte de los sistemas nervioso y endocrino. El músculo cardíaco se analiza plenamente en el capítulo 8.

Generalmente, prestamos sólo atención a aquellos músculos que podemos controlar conscientemente. Éstos son los músculos esqueléticos, o voluntarios, denominados así porque se unen a y mueven el esqueleto. Conocemos muchos de estos músculos por sus nombres —deltoides, pectoral, bíceps—, pero el cuerpo humano contiene más de 215 parejas de músculos esqueléticos. El pulgar está controlado, él solo, por nueve músculos independientes.

El ejercicio requiere movimiento del cuerpo, lo cual se consigue a través de la acción de los músculos esqueléticos. Puesto que éste es un libro sobre fisiología del esfuerzo y del deporte, nuestro interés primordial es la estructura y la función de los músculos esqueléticos. No obstante, aunque las estructuras anatómicas de los músculos lisos, cardíacos y esqueléticos difieren un poco, sus principios de acción son similares.

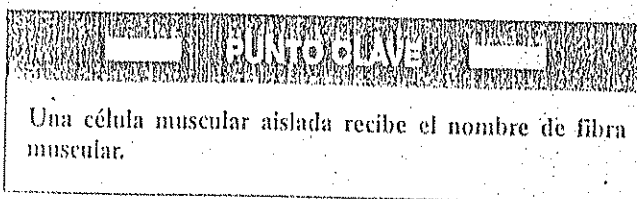
Estructura y función de los músculos esqueléticos

Cuando pensamos en los músculos, tendemos a considerar a cada uno de ellos como una sola unidad. Esto es natural porque un músculo esquelético parece actuar como una unidad

independiente. Pero los músculos esqueléticos son mucho más complejos que esto.

Si diseccionásemos un músculo, primero cortaríamos el tejido conectivo exterior que lo recubre. Ésto es el epimisio, que rodea todo el músculo, manteniéndolo unido. Una vez cortado el epimisio, se ven pequeños haces de fibras envueltos por una vaina de tejido conectivo. Estos haces reciben el nombre de fascículos; es el perimisio.

Por último, cortando el perimisio y usando una lupa, se pueden ver las fibras musculares, que son las células musculares individuales. Cada una de las fibras musculares está también cubierta por una vaina de tejido conectivo, denominada endomisio.



Una célula muscular aislada recibe el nombre de fibra muscular.

Ahora que ya sabemos cómo encajan las fibras musculares en la totalidad del músculo, veámoslas más de cerca.

Fibra muscular

Las fibras musculares tienen un diámetro entre 10 y 80 micrómetros (μm), casi invisibles para el ojo humano. La mayoría de ellas tienen la misma longitud que el músculo al que pertenecen. Esto significa que una fibra muscular en el muslo puede tener más de 35 cm de largo. El número de fibras musculares por cada músculo varía considerablemente, dependiendo del tamaño y de la función de éste.

Sarcolema

Si observamos de cerca una fibra muscular individual, veremos que está rodeada por una membrana de plasma, denominada sarcolema. En el extremo de cada fibra muscular, su sarcolema se funde con el tendón, que se inserta en el hueso. Los tendones están formados por cuerdas fibrosas de tejido conectivo que transmiten la fuerza generada por las fibras musculares a los huesos, creando con ello movimiento. Por lo tanto, normalmente cada fibra muscular individual está unida, en última instancia, al hueso a través del tendón.

Sarcoplasma

Dentro del sarcolema, con la ayuda de un microscopio se puede ver que una fibra muscular contiene subunidades sucesivamente más pequeñas, tal como muestra la figura 2.1. De éstas, las mayores son las miofibrillas, que analizaremos separadamente. De momento, consideraremos que las miofibrillas son estructuras similares a cuerdas que abarcan toda la longitud de las fibras musculares. Una sustancia similar a la gelatina llena los espacios existentes entre las miofibrillas. Es el sarcoplasma. Es la parte fluida de las fibras musculares -su citoplasma-. El sarcoplasma contiene principalmente proteínas, minerales, glucógeno y grasas disueltas, así como las necesarias organelas. Se diferencia del citoplasma de la mayoría de las células, porque contiene una gran cantidad de depósitos de glucógeno, así como un compuesto que se combina con el oxígeno, la mioglobina, que es muy similar a la hemoglobina.

Túbulos transversales. El sarcoplasma contiene también una extensa estructura de túbulos transversales (túbulos T), que son extensiones del sarcolema (membrana de plasma) que pasa lateralmente a través de la fibra muscular. Estos túbulos están interconectados cuando pasan por entre las miofibrillas, permitiendo que los impulsos nerviosos recibidos por el sarcolema sean transmitidos rápidamente a miofibrillas individuales. Los túbulos proporcionan también caminos hacia las partes interiores de la fibra muscular para las sustancias transportadas en los fluidos extracelulares, tales como la glucosa, el oxígeno y los iones.

Retículo sarcoplasmático. Dentro de las fibras musculares se halla también una red longitudinal de túbulos, conocida como el retículo sarcoplasmático. Estos canales membranosos corren parejos a las miofibrillas y dan vueltas alrededor de ellas. El retículo sarcoplasmático sirve como depósito para el calcio, que es esencial para la contracción muscular. La figura 2.2

RESUMEN

1. Una célula muscular individual se denomina fibra muscular.
2. La fibra muscular está rodeada por una membrana de plasma llamada sarcolema.
3. El citoplasma de una fibra muscular se llama sarcoplasma.
4. La extensa red de túbulos visibles en el sarcoplasma incluye los túbulos T, que permiten la comunicación y el transporte de sustancias por toda la fibra muscular, y el retículo sarcoplasmático, que almacena calcio.

muestra los túbulos T y el retículo sarcoplasmático. Comenta-remos su función con más detalle cuando hablemos sobre el proceso de la actividad muscular.

Miofibrilla

Cada fibra muscular individual contiene entre varios centenares y varios miles de miofibrillas. Estas son los elementos contráctiles de los músculos esqueléticos. Las miofibrillas aparecen como largos filamentos de subunidades todavía más pequeñas: los sarcómeros.

Estriaciones y sarcómero

Bajo un microscopio, las fibras musculares esqueléticas tienen una apariencia rayada que las distingue. Debido a estas marcas, o estriaciones, los músculos esqueléticos reciben también la denominación de músculos estriados. Esto se observa tam-

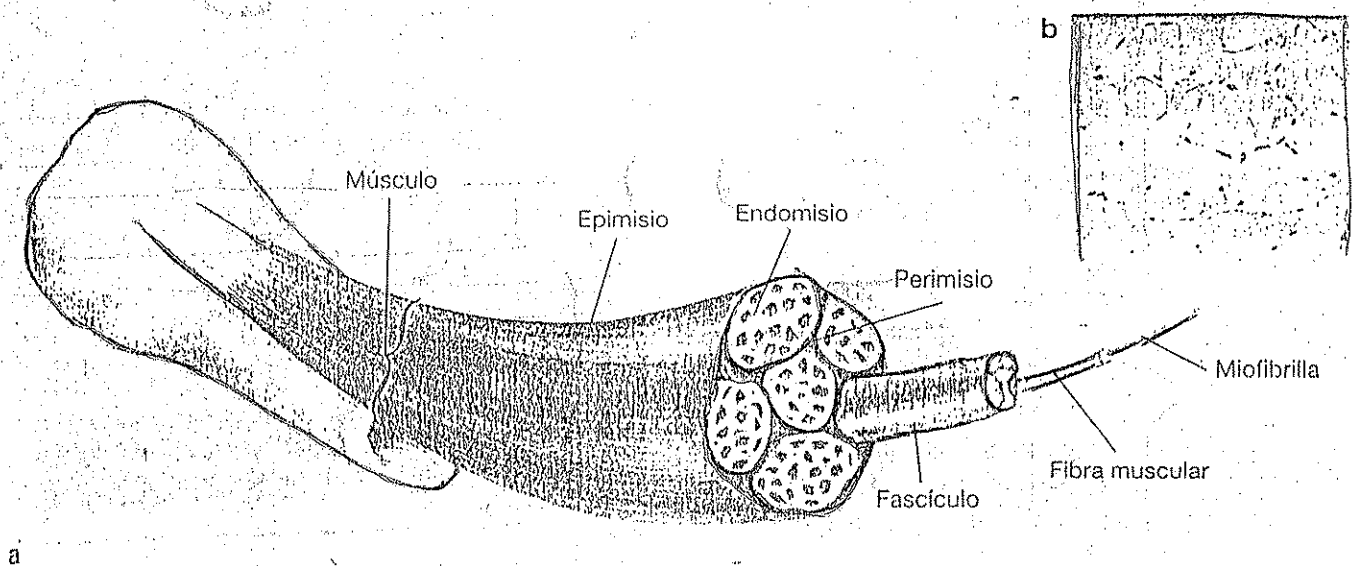


Figura 2.1 - (a) La estructura básica del músculo y (b) una fotomicrografía de una sección cortada de músculo esquelético.

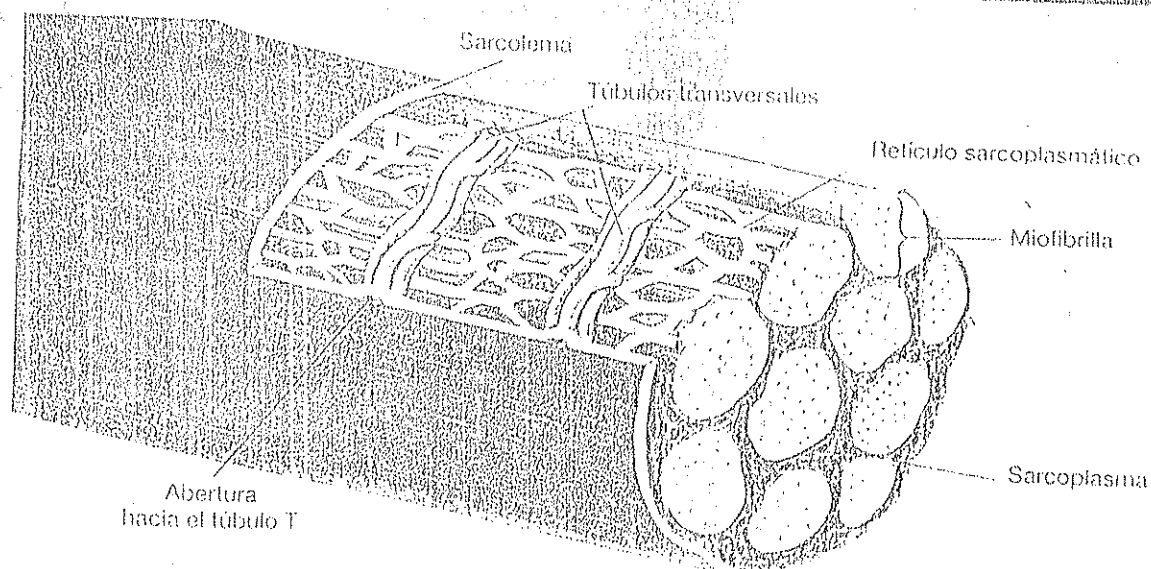


Figura 2.2 Los túbulos transversales y el retículo sarcoplasmático.

bién en el músculo cardíaco, por lo que éste puede considerarse como un músculo estriado.

Si observamos la figura 2.3, que muestra miofibrillas, podremos ver claramente las estriaciones. Obsérvese cómo las regiones oscuras, conocidas como bandas A, se alternan con regiones claras, conocidas como bandas I. Cada banda oscura A tiene una región más clara en su centro, la zona H, que es visible solamente cuando la miofibrilla está relajada. Ahora veamos las bandas claras I. Estas son interrumpidas por una franja oscura conocida como línea Z.

Un sarcómero es la unidad funcional básica de una miofibrilla. Cada miofibrilla se compone de numerosos sarcómeros unidos de un extremo a otro en las líneas Z. Cada sarcómero incluye lo que se halla entre cada par de líneas Z, en la siguiente secuencia:

- Una banda I (zona clara).
- Una banda A (zona oscura).
- Una zona H (en medio de la banda A).
- El resto de la banda A.
- Una segunda banda I.

El sarcómero es la unidad funcional más pequeña de un músculo.

Si miramos una miofibrilla individual a través de un microscopio electrónico, podemos diferenciar dos tipos de pequeños filamentos de proteínas que son los responsables de la acción muscular. Los filamentos más delgados son la actina y

los más gruesos son la miosina. Dentro de cada miofibrilla hay aproximadamente 3.000 filamentos de actina y 1.500 de miosina, uno al lado del otro. Las estriaciones observadas en las fibras musculares son el resultado de la alineación de estos filamentos, tal como se ilustra en la figura 2.4. La banda clara I indica la región del sarcómero donde solamente hay filamentos delgados de actina. La banda oscura A representa la re-

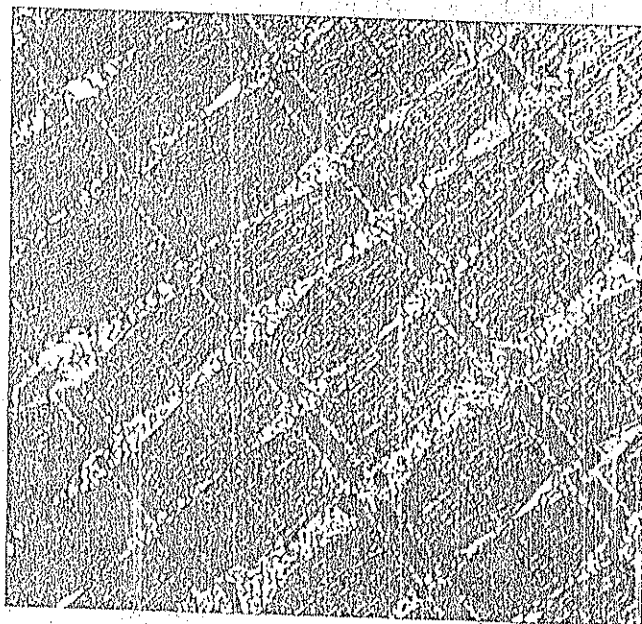


Figura 2.3 Una micrografía electrónica de miofibrillas. Obsérvese la presencia de estriaciones.

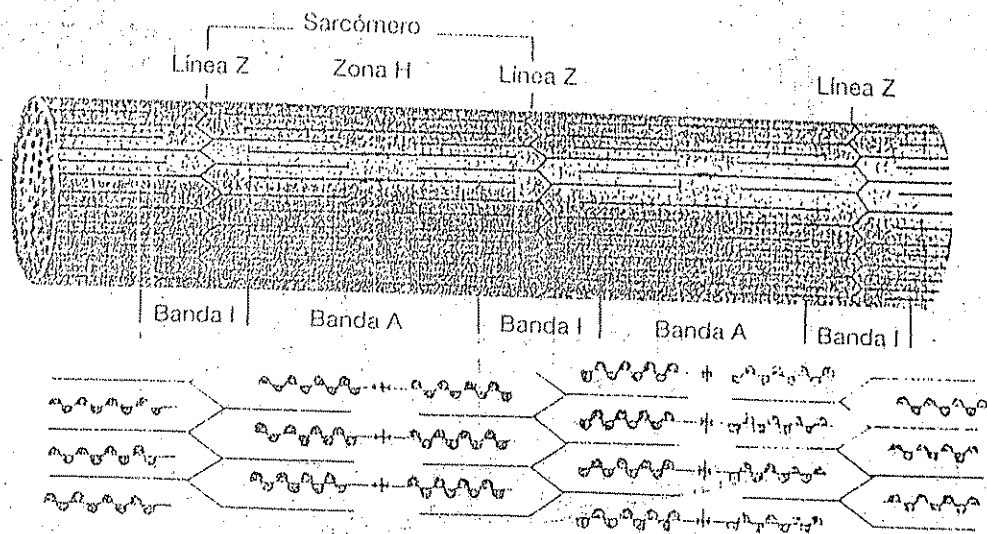


Figura 2.4 La unidad funcional básica de una miofibrilla es el sarcómero, que contiene una estructura especializada de actina y de filamentos de miosina.

gión que contiene tanto los filamentos gruesos de miosina como los filamentos delgados de actina. La zona H es la porción central de la banda A, que aparece solamente cuando el sarcómero se halla en estado de reposo. Sólo está ocupada por los filamentos gruesos. La ausencia de los filamentos de actina hace que la zona H aparezca más clara que la banda A adyacente. La zona H es visible solamente cuando el sarcómero está relajado, ya que éste se acorta durante la contracción y los filamentos de actina son arrastrados hacia esta zona, dándole la misma apariencia que el resto de la banda A.

Filamentos de miosina. Aunque hemos dicho que cada miofibrilla contiene aproximadamente 3.000 filamentos de actina y 1.500 filamentos de miosina, estos números son engañosos. Alrededor de dos tercios de las proteínas de los músculos esqueléticos son miosina. Recordemos que los filamentos de miosina son gruesos. Cada uno de ellos está formado, normalmente, por unas 200 moléculas de miosina alineadas juntas de punta a punta.

Cada molécula de miosina se compone de dos hilos de proteínas juntos enrollados (ver figura 2.5). Uno de los extremos de cada hilo está doblado formando una cabeza globular, denominada cabeza de miosina. Cada filamento contiene varias de estas cabezas, que sobresalen del filamento de miosina para formar puentes cruzados que interactúan durante la acción muscular, con puntos activos especializados sobre los filamentos de actina.

Filamentos de actina. Cada filamento de actina tiene uno de los extremos insertado en una línea Z, con el extremo contrario extendiéndose hacia el centro del sarcómero, tendido en el espacio sito entre los filamentos de miosina. Cada filamento de actina contiene un punto activo al que puede adherirse la cabeza de miosina.

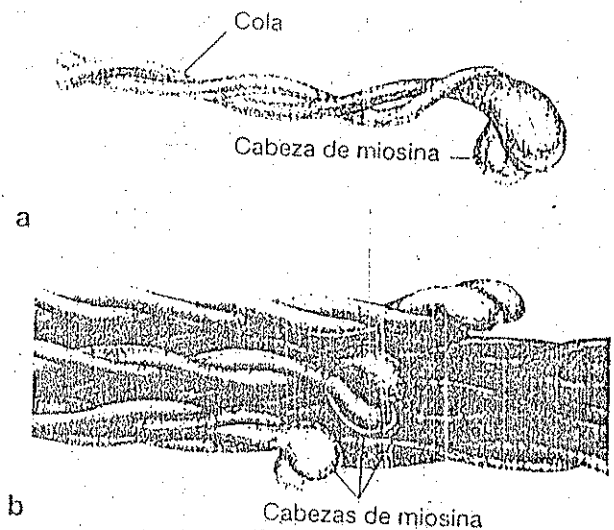


Figura 2.5 (a) Una molécula de miosina y (b) un filamento de miosina.

Cada filamento delgado, aunque nos refiramos a él como un filamento de actina, se compone en realidad de tres tipos diferentes de moléculas:

1. Actina.
2. Tropomiosina.
3. Troponina.

La actina forma la columna vertebral del filamento. Individualmente, las moléculas de actina son globulares y se unen

entre sí para formar hilos de moléculas de actina. Luego, dos hilos se enrollan formando un diseño helicoidal, muy similar a dos filamentos de perlas entrelazados.

La tropomiosina es una proteína en forma de tubo que se enrolla alrededor de hilos de actina, encubriendo en las hendiduras entre ellos. La troponina es una proteína más compleja que se une a intervalos regulares a los dos hilos de actina y a la tropomiosina. En la figura 2.6 se muestra esta disposición. La tropomiosina y la troponina actúan juntas de un modo intrincado junto con iones calcio para mantener la relajación o para iniciar la acción de la miofibrilla, que analizaremos más adelante en este capítulo.

RESUMEN

1. Las miofibrillas se componen de sarcómeros, las unidades funcionales más pequeñas de un músculo.
2. Un sarcómero se compone de filamentos de dos proteínas, que son responsables de la contracción muscular.
3. La miosina es un filamento grueso, que se dobla formando una cabeza globular en un extremo.
4. Un filamento de actina se compone de actina, tropomiosina y troponina. Un extremo de cada filamento de actina se une a una línea Z.

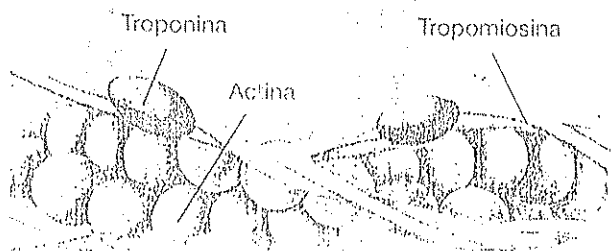


Figura 2.6 Un filamento de actina, compuesto por moléculas de actina, tropomiosina y troponina.

Acción de las fibras musculares

Cada fibra muscular está inervada por un solo nervio motor, finalizando cerca de la mitad de la fibra muscular. El único nervio motor y todas las fibras musculares a las que inerva reciben colectivamente la denominación de unidad motora. Esta sinapsis entre un nervio motor y una fibra muscular se denomina unión neuromuscular. Es el lugar en que se produce la unión entre los sistemas nervioso y muscular. Examinemos este proceso.

UNIDAD MOTORA

Una unidad motora consta de una sola neurona motora y de todas las fibras musculares a las que abastece.

Impulso motor

Los hechos que provocan que una fibra muscular actúe son complejos. El proceso, representado en la figura 2.7, es iniciado por el impulso de un nervio motor. El impulso nervioso llega a las terminaciones del nervio, denominadas axones terminales, que están localizadas muy cerca del sarcómero. Cuando el impulso llega, estas terminaciones nerviosas segregan una sustancia neurotransmisora denominada acetilcolina que se une a los receptores en el sarcómero (ver figura 2.7a). Si se une una cantidad suficiente de acetilcolina a los receptores, se transmitirá una carga eléctrica a todo lo largo de la fibra muscular. A esto se lo conoce como disparar o generar un potencial de acción. Un potencial de acción debe generarse en la célula muscular antes de que ésta pueda actuar. En el capítulo 3 se analizan de forma más completa estos hechos nerviosos.

Función del calcio

Además de despolarizar la membrana de la fibra, el impulso eléctrico viaja a través de la estructura de túbulos de la fibra (túbulos T y retículo sarcoplasmático) hacia el interior de la célula. La llegada de una carga eléctrica hace que el retículo sarcoplasmático libere grandes cantidades de iones calcio almacenados en el sarcoplasma (ver figura 2.7b).

En estado de reposo, se cree que las moléculas de tropomiosina se hallan encima de los puntos activos de los filamentos de actina, impidiendo la unión de las cabezas de miosina. Una vez los iones calcio son liberados del retículo sarcoplasmático, se unen con la troponina en los filamentos de actina. Se cree que entonces la troponina, con su fuerte afinidad por los iones calcio, inicia el proceso de acción levantando las moléculas de tropomiosina de los lugares activos de los filamentos de actina. Esto se muestra en la figura 2.7c. Puesto que la tropomiosina normalmente oculta los puntos activos, bloquea la atracción entre el puente cruzado de miosina y el filamento de actina. No obstante, una vez la tropomiosina ha sido separada de los lugares activos mediante la troponina y el calcio, las cabezas de miosina pueden unirse a los puntos activos de los filamentos de actina.

Teoría del filamento deslizante

¿Cómo se acortan las fibras musculares? La explicación de este fenómeno se denomina teoría del filamento deslizante. Cuando un puente cruzado de miosina se une a un filamento de actina, los dos filamentos se deslizan uno a lo largo del otro. Se cree que las cabezas de miosina y los puentes cruza-

dos sufren un cambio de conformación en el instante en que se unen a los puntos activos de los filamentos de actina. El brazo del puente cruzado y la cabeza de miosina experimentan una fuerte atracción intermolecular que hace que la cabeza se incline hacia el brazo y que tire de los filamentos de acti-

na y miosina en direcciones opuestas (ver figura 2.8). Esta inclinación de la cabeza se denomina **ataque de fuerza**.

Inmediatamente después de que la cabeza de miosina se incline, se separa del punto activo, gira nuevamente hacia su posición original y se une a un nuevo punto activo un poco

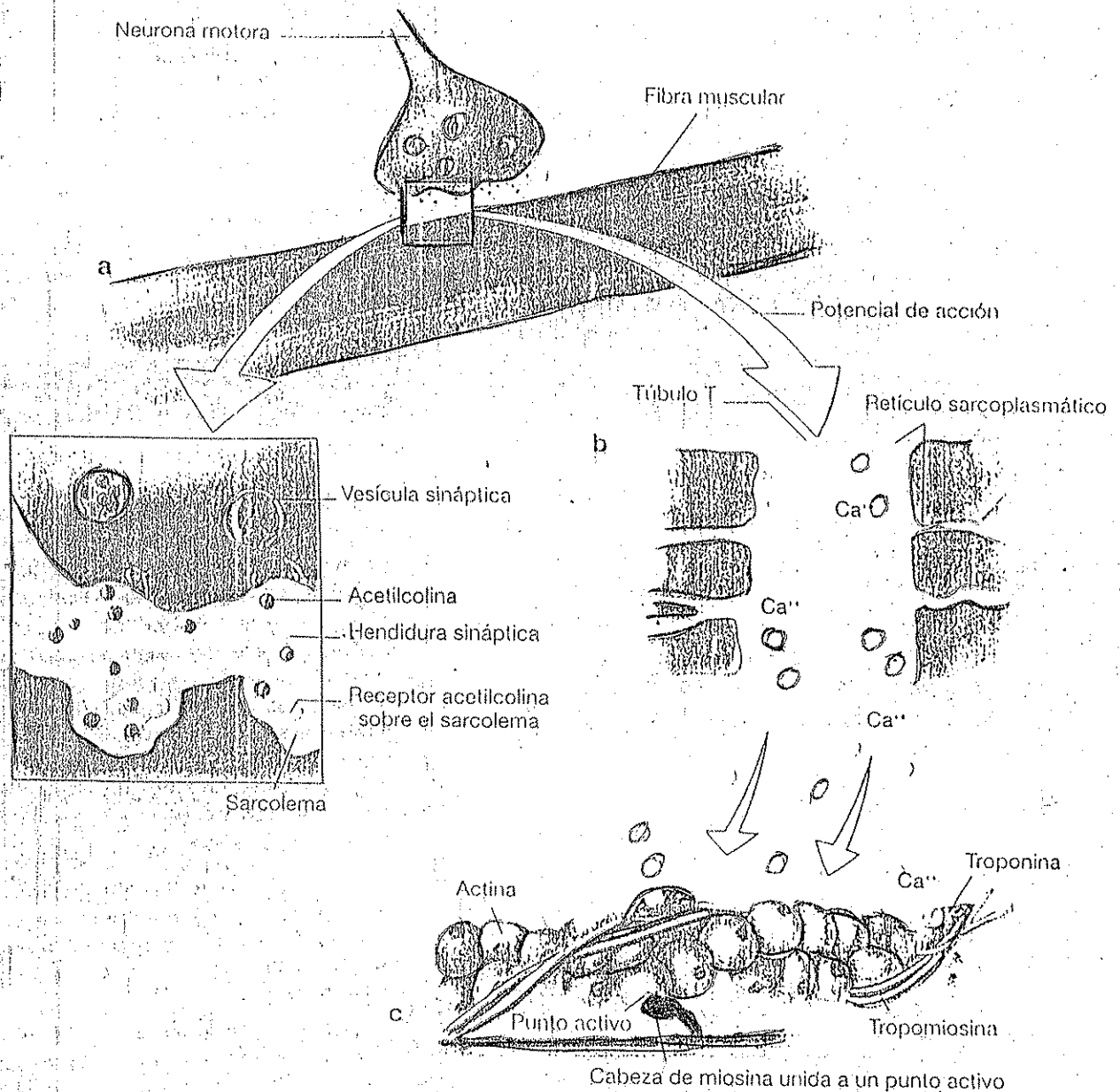


Figura 2.7 La secuencia de acontecimientos que conducen a una acción muscular. (a) Una neurona motora libera acetilcolina, que se fija a receptores sobre el sarcolema. Si se une suficiente acetilcolina, se genera un potencial de acción en la fibra muscular. (b) El potencial de acción activa la liberación de Ca^{++} desde el retículo sarcoplasmático hacia el sarcoplasma. (c) El Ca^{++} se une con troponina sobre el filamento de actina, y la troponina expulsa la tropomiosina de los lugares activos, permitiendo que las cabezas de miosina se adhieran al filamento de actina.

más adelante del filamento de actina. Uniones repetidas y ataques de fuerza hacen que los filamentos se deslicen unos a lo largo de los otros dando lugar a la aparición del nombre teoría del filamento deslizante. Este proceso continúa hasta que los extremos de los filamentos de miosina llegan a las líneas Z. Durante este deslizamiento (contracción), los filamentos de actina son llevados unos más cerca de los otros y sobresalen hacia la zona H, sobrepasándose en última instancia. Cuando esto sucede, la zona H deja de ser visible.

Energía para la acción muscular

La acción muscular es un proceso activo que requiere energía. Además del lugar de enlace para la actina, una cabeza de miosina

sina contiene un punto de enlace para el ATP (trifosfato de adenosina). La molécula de miosina debe enlazarse con el ATP para que la acción muscular se produzca ya que el ATP proporciona la energía necesaria.

La enzima ATPasa, que está localizada sobre la cabeza de miosina, divide el ATP para dar ADP (difosfato de adenosina), P_i y energía. La energía liberada en esta descomposición del ATP se usa para unir la cabeza de miosina con el filamento de actina. Por lo tanto, el ATP es la fuente química de energía para la acción muscular. En el capítulo 5 analizaremos esto con mucho mayor detalle.

Final de la acción muscular

La acción muscular continúa hasta que el calcio se agota. Entonces, el calcio es bombeado nuevamente hacia el retículo sarcoplásmico, donde es almacenado hasta que llega un nuevo impulso nervioso a la membrana de la fibra muscular. El calcio es devuelto al retículo sarcoplásmico mediante un

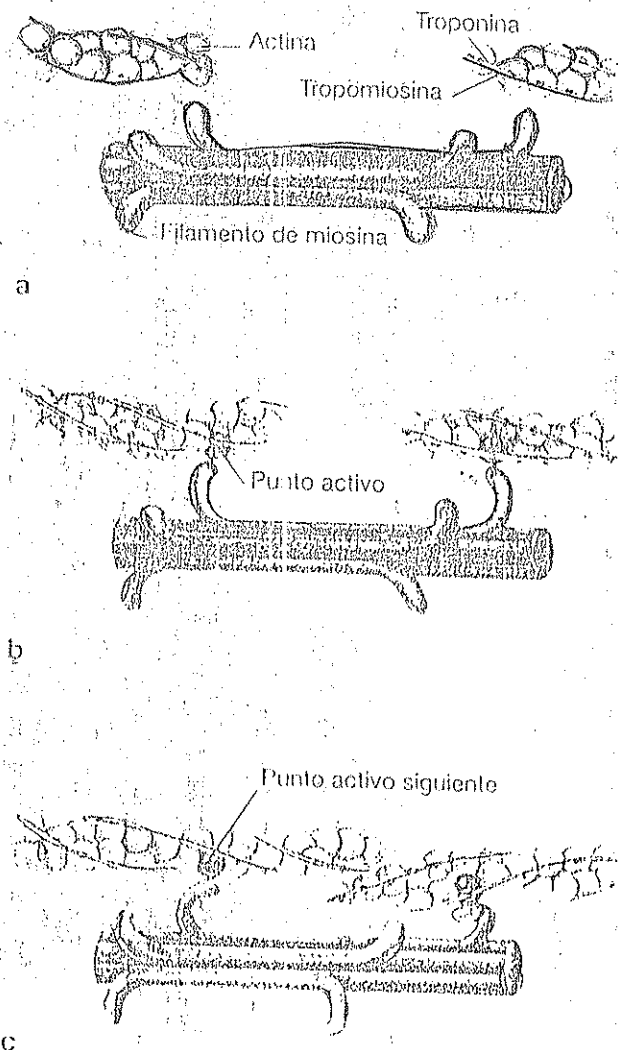


Figura 2.8 Una fibra muscular (a) relajada, (b) contrayéndose y (c) completamente contraída, ilustrando la acción de trinquete responsable del deslizamiento de la actina y de los filamentos de miosina.

RESUMEN

1. La acción muscular se inicia con un impulso nervioso motor. El nervio motor libera acetilcolina, que abre las puertas de los iones en las membranas de las células musculares, permitiendo que el sodio entre en la célula muscular (despolarización). Si la célula se despolariza suficientemente, se dispara un potencial de acción y la acción muscular se produce.
2. El potencial de acción viaja a lo largo del sarcolema, después a través del sistema de túbulos y finalmente hace que el calcio almacenado sea liberado del retículo sarcoplásmico.
3. El calcio se enlaza con la troponina, y luego ésta levanta las moléculas de tropomiosina de los puntos activos sobre el filamento de actina, abriendo estos puntos para que se enlacen con la cabeza de miosina.
4. Una vez se enlaza con el punto activo de actina, la cabeza de miosina se inclina, arrastrando el filamento de actina de modo que los dos se deslicen uno a través del otro. La inclinación de la cabeza de miosina es el ataque de fuerza.
5. La energía es requerida antes de que la acción muscular pueda ocurrir. La cabeza de miosina se enlaza con el ATP, y el ATPasa que se encuentra en la cabeza divide el ATP en ADP y P_i , liberando energía para alimentar la contracción.
6. La acción muscular finaliza cuando el calcio es bombeado nuevamente desde el sarcoplasma al retículo sarcoplásmico para almacenarlo. Este proceso, que conduce a la relajación, requiere también energía aportada por el ATP.

sistema activo de bombeo del calcio. Éste es otro proceso demandante de energía tanto para las fases de acción como para las de relajación.

Cuando el calcio es eliminado, la troponina y la tropomiosina son desactivadas. Esto bloquea el enlace de los puentes cruzados de miosina y de los filamentos de actina e interrumpe la utilización de A.T.P. En consecuencia, los filamentos de miosina y de actina vuelven a su estado original relajado.

Músculos esqueléticos y ejercicio

Ahora que hemos revisado la estructura general de los músculos y los procesos mediante los que actúan las miofibrillas, estamos más preparados para contemplar más específicamente el funcionamiento muscular durante el ejercicio. Nuestra resistencia y velocidad dependen en gran medida de la capacidad de nuestros músculos para producir energía y fuerza. Veamos cómo desempeñan los músculos esta tarea.

La aguja para realizar biopsias musculares

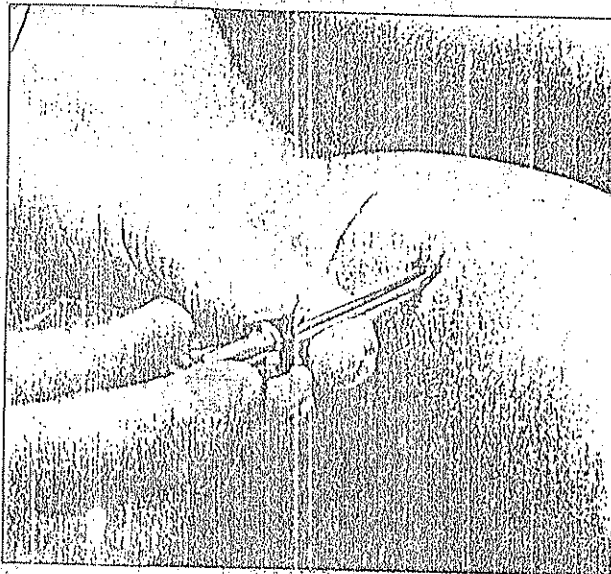
Antes era difícil examinar el tejido muscular humano de especímenes vivos. ¿Permitiría el lector que alguien cortase su cuerpo para extraer quirúrgicamente algún músculo? La mayoría de las primeras investigaciones musculares usaban músculos de animales de laboratorio. Pero ahora los avances tecnológicos permiten obtener muestras de tejido muscular en sujetos humanos, incluso durante el ejercicio.

Las muestras se extraen mediante biopsia muscular, que implica extraer del vientre de un músculo un trozo muy pequeño para su análisis. El área de donde se toma la biopsia se adormece primero mediante un anestésico local, luego se practica una pequeña incisión (aproximadamente de 0,5 cm) con un escalpelo a través de la piel, del tejido subcutáneo y de la aponeurosis. Luego se inserta una aguja hueca hasta la profundidad adecuada en el vien-

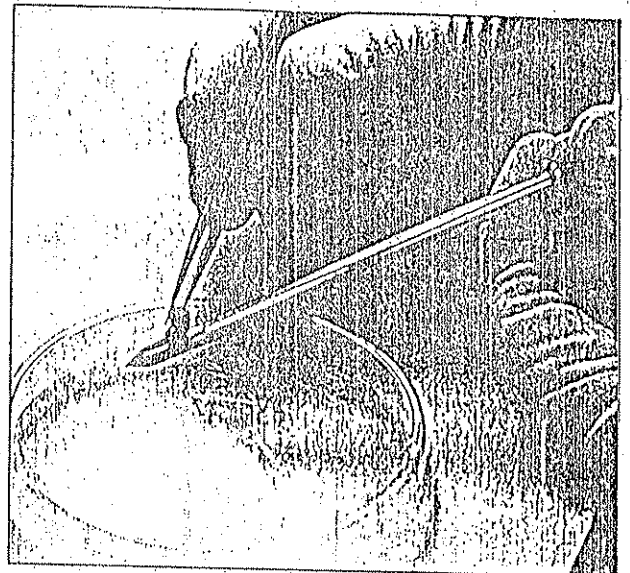
tre del músculo (ver figura 2.9a). Se empuja un pequeño émbolo a través del interior de la aguja para recortar una muestra muy pequeña de músculo.

La aguja de biopsia se retira, y la muestra, que pesa entre 10 y 100 g, se extrae (ver figura 2.9b), se limpia de sangre, se monta y se congela rápidamente. Luego se corta finamente, se tiñe y se examina bajo un microscopio. La figura 2.9a ilustra el uso de una aguja de biopsia para obtener una muestra de un músculo de la pierna de una corredora de elite; la figura 2.9b muestra una visión cercana de una aguja de biopsia muscular.

Este método nos permite estudiar fibras musculares y medir los efectos del ejercicio agudo y del entrenamiento crónico en su composición. Los análisis microscópicos y bioquímicos de las muestras nos ayudan a comprender la maquinaria de los músculos para la producción de energía.



a



b

Figura 2.9 (a) Una aguja de biopsia muscular es insertada en el vientre del músculo para extraer una muestra de tejido muscular; (b) la muestra de músculo que se extrae puede luego estudiarse.

Fibras musculares de contracción lenta y de contracción rápida

No todas las fibras musculares son iguales. Un mismo músculo esquelético contiene dos tipos principales de fibras: de contracción lenta (ST, del inglés *slow-twitch*) y de contracción rápida (FT, del inglés *fast-twitch*). Las fibras de contracción lenta necesitan aproximadamente 110 ms para alcanzar su máxima tensión cuando son estimuladas. Las fibras de contracción rápida, por otro lado, pueden alcanzar su máxima tensión en unos 50 ms.

Aunque sólo se ha identificado un tipo de fibra ST, las fibras FT pueden clasificarse con mayor detalle. Los dos tipos más importantes de fibras FT son las de contracción rápida de tipo a (FTa) y las de contracción rápida de tipo b (FTb). La figura 2.10 es una micrografía de un músculo humano en la que secciones finamente cortadas (10 µm) de una muestra muscular se han teñido químicamente para diferenciar los tipos de fibra. Las fibras ST están teñidas en negro, las fibras FTa no es así, y las fibras FTb están teñidas en gris. Aunque en esta figura no se aprecia, se ha identificado un tercer subtipo de fibras de contracción rápida: las de tipo c (FTc).

Las diferencias entre las fibras FTa, FTb y FTc no se entienden del todo, pero se cree que las fibras FTa son las que se movilizan con más frecuencia. Únicamente las fibras ST se movilizan con mayor frecuencia que las fibras FTa. Las fibras FTc son las que se usan con menos frecuencia. Por término medio, la mayoría de los músculos están compuestos por aproximadamente un 50% de fibras ST y un 25% de fibras FTa. El restante 25% son principalmente fibras FTb, formando las fibras FTc solamente del 1% al 3% del músculo. Puesto que los conocimientos sobre ellas son limitados, no vamos a

seguir discutiendo sobre las fibras FTc. El porcentaje exacto de estos tipos de fibras en diversos músculos varía enormemente, por lo que las cifras aquí citadas son promedios.

Características de las fibras ST y FT

Sabiendo que existen diferentes tipos de fibras musculares, necesitamos conocer su significado. ¿Qué funciones desempeñan en la actividad física? Para contestar a esto, examinemos primero cómo se diferencian los tipos de fibras.

ATPasa. Los tipos de fibras ST y FT derivan sus nombres de la diferencia de su velocidad de acción, que es el resultado principalmente de diferentes formas de miosina ATPasa. Recordemos que la miosina ATPasa es la enzima que divide el ATP para liberar energía a fin de producir la contracción o de permitir la relajación. Las fibras ST tienen una forma lenta de miosina ATPasa, mientras que las fibras FT tienen una forma rápida. En respuesta a la estimulación nerviosa, el ATP se divide más rápidamente en fibras FT que en fibras ST. En consecuencia, las fibras FT disponen de energía para la contracción más rápidamente que las fibras ST.

El sistema usado para clasificar las fibras musculares emplea un tinte químico aplicado a un corte fino de tejido. Esta técnica de teñido actúa sobre la ATPasa en las fibras. Así, las fibras ST, FTa y FTb se tiñen de diferente forma, tal como vemos en la figura 2.10. Esta técnica hace que parezca que cada fibra muscular tenga un solo tipo de ATPasa, pero las fibras pueden tener una mezcla de tipos. Algunas tienen un predominio de ST-ATPasa, pero otras tienen principalmente FT-ATPasa. Su apariencia en una preparación teñida para el microscopio debe contemplarse como un continuo, más que como tipos absolutamente distintos.

La tabla 2.1 resume las características de los distintos tipos de fibras musculares; incluye también nombres alternativos que se usan en otros sistemas de clasificación para referirse a los tipos de fibras musculares.

Retículo sarcoplasmático. Las fibras FT tienen un retículo sarcoplasmático mucho más desarrollado que las fibras ST. Así, las fibras FT son más propensas a liberar calcio en las células musculares cuando se las estimula. Se cree que esta capacidad contribuye a la mayor velocidad de acción de las fibras FT.

Unidades motoras. Recordemos que una unidad motora es una sola neurona motora y las fibras musculares que inerva. La neurona parece determinar que las fibras sean ST o FT. En una unidad motora ST, la neurona motora tiene un pequeño cuerpo celular e inerva una agrupación de entre 10 y 180 fibras musculares. Por el contrario, una unidad motora FT tiene un cuerpo celular más grande y más axones, e inerva entre 300 y 800 fibras musculares.

Una disposición tal de las unidades motoras significa que, cuando una sola neurona motora ST estimula sus fibras, se contraen muchas menos fibras musculares que cuando una única neurona motora FT estimula las suyas. En consecuen-

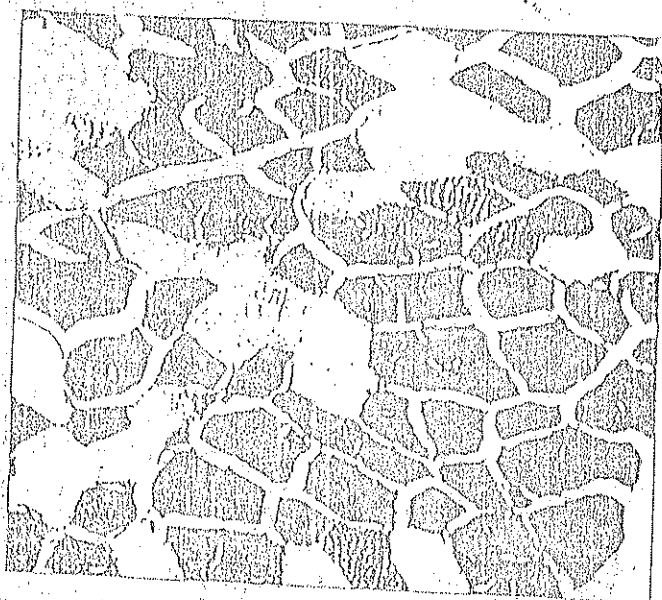


Figura 2.10 Una fotomicrografía mostrando fibras musculares de contracción lenta (ST) y de contracción rápida (FT).

Tabla 2.1 Clasificación de los tipos de fibra muscular

Sistema de clasificación	CLASIFICACIÓN DE LAS FIBRAS		
	Contracción lenta (OL)	Contracción rápida (FTa)	Contracción rápida (FTb)
Característica			
Capacidad oxidativa	Alta	Moderadamente alta	Baja
Capacidad glucolítica	Baja	Alta	La más alta
Velocidad contráctil	Lenta	Rápida	Rápida
Resistencia a la fatiga	Alta	Moderada	Baja
Fuerza de la unidad motora	Baja	Alta	Alta

Nota. En este texto usamos el sistema 1 para clasificar los tipos de fibras musculares. Los otros sistemas se usan también con frecuencia. El sistema 2 clasifica las fibras ST como tipo I y las fibras FT como tipo IIa y tipo IIb. El sistema 3 clasifica los tipos de fibra basándose en la velocidad de contracción de las fibras y en el principal modo de producción de energía. Las fibras ST reciben la denominación de fibras OL (oxidativas lentas), las fibras FTa son fibras GOR (glucolíticas oxidativas rápidas) y las FTb son consideradas como fibras G (glucolíticas rápidas).

cia, las fibras motoras FT alcanzan su punto máximo de tensión más deprisa y generan relativamente más fuerza que las fibras ST. No obstante, la fuerza de las fibras ST y FT individuales no es espectacularmente distinta.¹

PUNTO CLAVE

La diferencia en el desarrollo de la fuerza entre las unidades motoras FT y ST se debe al número de fibras musculares por unidad motora, no a la fuerza generada por cada fibra.

Distribución de los tipos de fibras

Tal como se ha mencionado antes, los porcentajes de fibras ST y FT no son los mismos en todos los músculos del cuerpo. Generalmente, los músculos de las extremidades superiores y de las inferiores de una persona tienen composiciones de fibras similares. Diversos estudios han demostrado que las personas con predominio de fibras ST en los músculos de sus piernas tendrán probablemente también un alto porcentaje de fibras ST en los músculos de sus brazos. Para las fibras FT existe una relación similar. Hay algunas excepciones, no obstante. El músculo sóleo (en la pantorrilla, por debajo de los gemelos), por ejemplo, está compuesto casi enteramente por fibras ST.

Tipos de fibras y ejercicio

Hemos visto las distintas maneras en que difieren las fibras ST y FT. Basándonos en estas diferencias, podemos esperar que estos tipos de fibras tengan también diferentes funciones cuando se está físicamente activo. Efectivamente, éste es el caso.

Fibras ST. En general, las fibras musculares de contracción lenta tienen una elevada resistencia aeróbica. Definamos este

término. Aeróbico significa "en presencia de oxígeno", por lo que la oxidación es un proceso aeróbico. Las fibras ST son muy eficientes en la producción de ATP a partir de la oxidación de los hidratos de carbono y de las grasas.

Recordemos que la ATP se necesita para producir la energía necesaria para la acción y la relajación muscular. Mientras dura la oxidación, las fibras ST continúan produciendo ATP, permitiendo que las fibras sigan activas. La capacidad para mantener la actividad muscular durante un período de tiempo prolongado es conocida como resistencia muscular, por lo que las fibras ST tienen una elevada resistencia aeróbica. Por ello, se movilizan con más frecuencia durante las pruebas de resistencia de baja intensidad, tales como las carreras de maratón o al nadar por la calle de una piscina.

Fibras FT. Por otro lado, las fibras musculares de contracción rápida tienen una relativamente mala resistencia aeróbica. Están mejor adaptadas para rendir anaeróbicamente (sin oxígeno) que las fibras ST. Esto significa que su ATP se forma a través de las vías anaeróbicas, no mediante la oxidación. (Estas vías se analizarán en detalle en el capítulo 5.)

Las unidades motoras FTa generan considerablemente más fuerza que las unidades motoras ST, pero se fatigan fácilmente debido a su limitada capacidad de resistencia. Así, las fibras FTa parece que se usan principalmente durante las pruebas breves de resistencia de alta intensidad tales como la carrera de una milla (1.609 m) o los 400 m de natación.

Aunque la trascendencia de las fibras FTb no se conoce del todo, aparentemente no son activadas con facilidad por el sistema nervioso. Por ello, se usan más bien con poca frecuencia en las actividades normales de baja intensidad, pero se emplean predominantemente en las pruebas altamente explosivas tales como las carreras de 100 m y las pruebas de natación de 50 m. En la tabla 2.2 se resumen las características de los distintos tipos de fibras.

Tabla 2.2 Características estructurales y funcionales de los tipos de fibras musculares

Características	Tipos de fibras		
	ST	FTa	FTb
Fibras por neurona motora	10-180	300-800	300-800
Tamaño de la neurona motora	Pequeña	Grande	Grande
Velocidad de conducción del nervio	Lenta	Rápida	Rápida
Velocidad de contracción (m/s)	50	110	110
Tipo de miosina ATPasa	Lenta	Rápida	Rápida
Desarrollo del retículo sarcoplasmático	Bajo	Alto	Alto
Fuerza de la unidad motora	Baja	Alta	Alta
Capacidad aeróbica (oxidativa)	Alta	Moderada	Baja
Capacidad anaeróbica (glucolítica)	Baja	Alta	Alta

Determinación del tipo de fibra

Las características de las fibras musculares ST y FT parecen quedar determinadas en una fase temprana de la vida, quizás antes de transcurridos los primeros años. Estudios con mellizos han mostrado que la composición de las fibras musculares viene determinada genéticamente, variando poco desde la niñez hasta la edad madura. Estos estudios revelan que los gemelos tienen composiciones de fibras musculares casi idénticas, mientras que los mellizos difieren en sus perfiles de fibras. Los genes que heredamos de nuestros padres determinan qué neuronas motoras inervan nuestras fibras musculares individuales. Después de haberse establecido la inervación, nuestras fibras musculares se diferencian (se especializan) según el tipo de neurona que las estimula.

Pero esto puede cambiar con el tiempo. A medida que envejecemos, nuestros músculos tienden a perder fibras FT, lo cual incrementa el porcentaje de fibras ST.

Movilización de fibras musculares

Cuando una neurona motora estimula una fibra muscular, se requiere una intensidad mínima de estimulación, denominada umbral, para obtener una respuesta. Si la estimulación es inferior a su umbral, no se produce ninguna acción muscular. Pero con cualquier estimulación igual o superior al umbral, se produce una acción máxima en la fibra muscular. Esto se conoce como la ley del todo o nada. Puesto que todas las fibras musculares de una misma unidad motora reciben la misma estimulación nerviosa, la totalidad de las fibras de la unidad motora actúan al máximo siempre que se satisface el umbral. Así, la unidad motora exhibe también una ley del todo o nada.

Cuando se activan más fibras musculares, se produce más fuerza. Cuando se necesita poca fuerza, sólo son activadas unas pocas fibras musculares. Recordemos de nuestro análisis anterior que las unidades motoras FT contienen más fibras musculares que las unidades motoras ST. La acción muscular esquelética implica una movilización selectiva de fibras musculares ST o FT, dependiendo de las demandas de la

RESUMEN

1. La mayoría de los músculos esqueléticos contienen tanto fibras ST como fibras FT.
2. Los diferentes tipos de fibras tienen diferentes ATPasas. La ATPasa en las fibras FT actúa con mayor rapidez, proporcionando energía para la acción muscular con mayor velocidad que la ATPasa en las fibras ST.
3. Las fibras FT tienen un retículo sarcoplasmático mucho más desarrollado, mejorando el aporte de calcio necesario para la acción muscular.
4. Las neuronas motoras que abastecen a las unidades motoras FT son mayores y aportan más fibras de lo que hacen las neuronas para las unidades motoras ST. Así las unidades motoras FT tienen más fibras para contraer y pueden producir más fuerza que las unidades motoras ST.
5. Las proporciones de fibras ST y FT en los músculos de los brazos y de las piernas de un individuo suelen ser bastante similares.
6. Las fibras ST tienen una alta resistencia aeróbica y son muy adecuadas para las actividades de resistencia de baja intensidad.
7. Las fibras FT son mejores para la actividad anaeróbica. Las fibras FTa son bien utilizadas en las series explosivas. Las fibras FTb no se comprenden bien, pero se sabe que no se movilizan fácilmente para que actúen.

actividad que se ejecuta. En los primeros años setenta, Gollnick y cols. demostraron que, efectivamente, esta movilización selectiva es determinada no por la velocidad de la acción, sino por el nivel de fuerza exigido al músculo.^{5,6}

La figura 2.11 ilustra la relación entre el desarrollo de la fuerza y la movilización de las fibras ST, FTa y FTb. Durante los ejercicios de baja intensidad, tales como andar, la mayor parte de la fuerza muscular es generada por fibras ST. Cuando las demandas de tensión muscular aumentan a intensidades

de ejercicio más altas, tales como *jogging*, las fibras FTa se suman a la fuerza de trabajo. Por último, en pruebas en las que se necesita fuerza máxima, tales como las carreras de *sprint*, las fibras FTb también se activan.

No obstante, incluso durante la realización de esfuerzos máximos, el sistema nervioso no moviliza el 100% de las fibras disponibles. A pesar de nuestro deseo de producir más fuerza, solamente una fracción de nuestras fibras musculares son estimuladas en un momento específico. Esto ayuda a prevenir lesiones en nuestros músculos y tendones. Si pudiésemos contraer todas las fibras de nuestros músculos al mismo tiempo, la fuerza generada desgarraría por igual los músculos o sus tendones.

Durante los encuentros que duran varias horas, hay que hacer ejercicio a un ritmo submáximo, con lo que la tensión de nuestros músculos será relativamente baja. Como resultado, el sistema nervioso tiende a movilizar las fibras musculares mejor adaptadas para las actividades de resistencia: las fibras ST y algunas fibras FTa. Conforme prosigue el ejercicio, estas fibras agotan su principal fuente de combustible (el glucógeno) y el sistema nervioso debe movilizar más fibras FTa para mantener la tensión muscular. Por último, cuando las fibras ST y FTa quedan agotadas, se recurre a las fibras FTb para continuar el esfuerzo por mantener el ejercicio.

Esto puede explicar por qué la fatiga parece llegar por etapas en pruebas como las carreras de maratón, que duran 42,139 km. Probablemente, también explica por qué mantener un determinado ritmo cerca del final de la prueba exige un gran esfuerzo consciente. Este esfuerzo consciente da como resultado la activación de las fibras musculares que no son fácilmente movilizables. Tal información es de importancia práctica para comprender las demandas específicas del entrenamiento y del rendimiento. En los capítulos 4 y 7 estudiaremos esto con mayor profundidad.

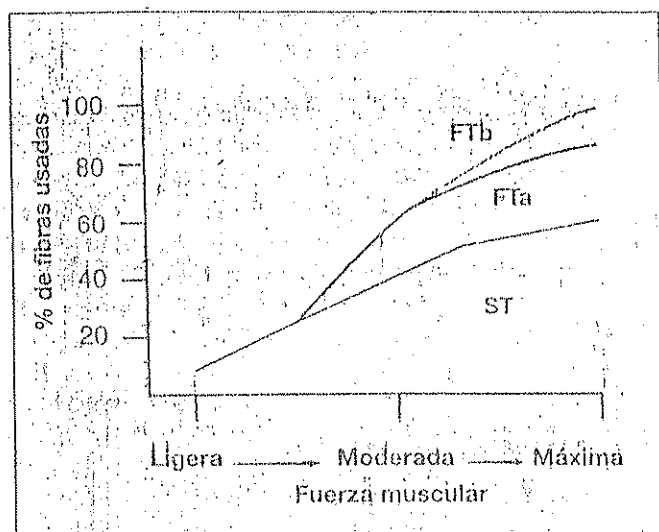


Figura 2.11 Movilización en forma de rampa de las fibras musculares de contracción rápida y de contracción lenta.

RESUMEN

1. Las unidades motoras dan respuestas de todo o nada. Para que una unidad sea movilizada y activada, el impulso del nervio motor debe satisfacer o superar el umbral. Cuando esto sucede, todas las fibras musculares de la unidad motora actúan al máximo. Si no se llega al umbral de estimulación, ninguna de las fibras de esta unidad actúa.
2. Se produce más fuerza activando más unidades motoras y, por lo tanto, más fibras musculares.
3. En las actividades de baja intensidad, la mayor parte de la fuerza muscular es generada por las fibras ST. Cuando la resistencia aumenta, se movilizan fibras FTa, y si necesita fuerza máxima, se activan las fibras FTb. Durante las pruebas de larga duración se sigue el mismo modelo de movilización.

Tipo de fibra y éxito deportivo

El conocimiento de la composición y el uso de las fibras musculares sugiere que los deportistas que tienen un alto porcentaje de fibras ST pueden tener una cierta ventaja en las pruebas prolongadas de resistencia, mientras que quienes tienen un predominio de fibras FT pueden estar mejor dotados para las actividades breves y explosivas. ¿Es posible que las proporciones de los diferentes tipos de fibras musculares de un deportista determinen el éxito deportivo?

La tabla 2.3 muestra la composición de las fibras musculares de los deportistas con éxito en una diversidad de pruebas deportivas. Compárense los corredores. Tal como hemos anticipado, los músculos de las extremidades inferiores de los corredores de fondo, que dependen de su capacidad de resistencia, tienen un predominio de fibras ST. Estudios de corredores de fondo masculinos y femeninos de elite revelaron que, en muchos, los músculos gemelos (pantorrilla) presentan más del 90% de fibras ST. Asimismo, aunque la sección transversal de fibras musculares varía notablemente entre los corredores de fondo de elite, las fibras musculares ST en los músculos de sus extremidades inferiores ocupan en promedio un 22% más de sección transversal que las fibras FT.

Por el contrario, los músculos gemelos se componen principalmente de fibras FT en los *sprinters*, que dependen de la velocidad y de la fuerza. Aunque los nadadores tienden a tener porcentajes más elevados de fibras ST (del 60% al 65%) en sus músculos que los sujetos no entrenados (del 45% al 55%), las diferencias en los tipos de fibra entre los nadadores buenos y de elite no son aparentes.^{2,3,4}

Se ha demostrado que los campeones mundiales de maratón poseen del 93% al 99% de fibras ST en sus músculos gemelos. Los *sprinters* de nivel mundial, no obstante, tienen sólo alrededor del 25% de fibras ST en este músculo.

Tabla 2.3 Porcentajes de sección transversal de fibras musculares de contracción lenta (ST) y de contracción rápida (FT) en músculos esqueléticos de deportistas hombres (H) y mujeres (M)

Deportista	Sexo	Músculo	Porcentaje de fibras			
			ST	FT	ST	FT
Corredores de <i>sprint</i>	H	Gemelo	24	76	5,878	6,034
	M	Gemelo	27	73	3,252	3,930
Corredores de fondo	H	Gemelo	79	21	8,342	6,485
	M	Gemelo	69	31	4,411	4,128
Ciclistas	H	Vasto externo	57	43	6,333	6,116
	M	Vasto externo	51	49	5,487	5,216
Nadadores	H	Deltoides posterior	67	33	---	---
Levantadores de pesos	H	Gemelo	44	56	5,060	8,910
	H	Deltoides	53	47	5,010	8,450
Trideportistas	H	Deltoides posterior	60	40	---	---
	H	Vasto externo	63	37	---	---
	H	Gemelo	59	41	---	---
Piragüistas	H	Deltoides posterior	71	29	4,920	7,040
Lanzadores de peso	H	Gemelo	38	62	6,367	6,441
No deportistas	H	Vasto externo	47	53	4,722	4,709
	M	Gemelo	52	48	3,501	3,141

La composición en cuanto a fibras de los músculos de los corredores de fondo y de los *sprinter* es notablemente distinta. No obstante, puede ser un poco arriesgado pensar que podemos seleccionar a corredores de fondo y *sprinter* campeones basándonos únicamente en el tipo de fibra muscular predominante. Otros factores, tales como la función cardiovascular y el tamaño muscular, también contribuyen al éxito en estas pruebas de resistencia, velocidad y fuerza. Así, la composición en fibras por sí sola no es un modo fiable de pronóstico del éxito deportivo.

Utilización de los músculos

Hemos examinado los diferentes tipos de fibras musculares. Entendemos que, cuando se estimulan, todas las fibras de una unidad motora actúan al mismo tiempo y que distintos tipos de fibras se van movilizándose por fases, dependiendo de la naturaleza de la actividad. Ahora podemos volver al nivel general, centrando nuestra atención en cómo funcionan los músculos para producir movimiento.

Los más de 215 pares de músculos esqueléticos del cuerpo varían ampliamente en cuanto a tamaño, forma y utilización. Cada movimiento coordinado requiere la aplicación de fuerza muscular. Esto se logra mediante:

- los agonistas o movilizadores principales, músculos que son los principales responsables del movimiento;
- los antagonistas, músculos que se oponen a los movilizadores principales, y
- los sinérgicos, músculos que ayudan a los movilizadores principales.

Tal como se ilustra en la figura 2.12, la flexión uniforme del codo requiere el acortamiento de los músculos braquial anterior y bíceps braquial (agonistas) y la relajación del tríceps braquial (antagonista). El músculo supinador largo (sinérgico) ayuda al braquial y al bíceps braquial en su flexión de la articulación.

Los agonistas producen la mayor parte de la fuerza necesaria para cualquier movimiento dado. Los músculos actúan sobre los huesos con los que están unidos, tirando de los unos hacia los otros. Los sinérgicos facilitan esta acción y a veces intervienen en la afinación de la dirección del movimiento. Los antagonistas desempeñan una función protectora. Consideremos los cuádriceps (anterior) y los isquiotibiales (posterior) de los muslos. Cuando los isquiotibiales (agonistas) se contraen con fuerza, los cuádriceps (antagonistas) también se contraen ligeramente, oponiéndose al movimiento de los isquiotibiales. Esto impide el estiramiento excesivo de los cuádriceps mediante una fuerte contracción de los isquiotibiales y permite un movimiento más controlado del muslo. Esta acción opuesta entre los agonistas y los antagonistas produce también tono muscular.

Tipos de acción muscular

El movimiento muscular puede clasificarse generalmente en tres tipos de acciones:

1. Concéntricas.
2. Estáticas.
3. Excéntricas.

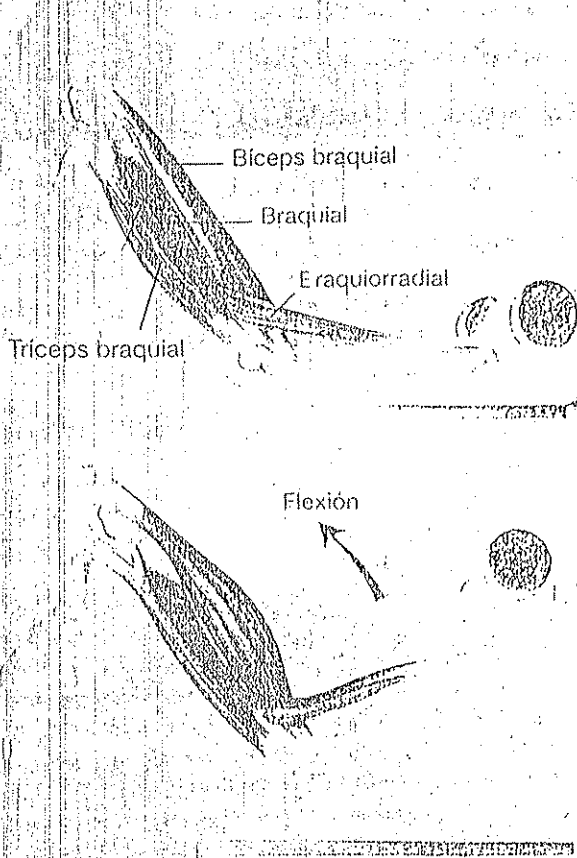


Figura 2.12 Las acciones de los músculos agonistas, antagonistas y sinérgicos durante la flexión del codo.

En muchas actividades, tales como correr y saltar, pueden tener lugar los tres tipos de acciones en la ejecución de un movimiento suave y coordinado. No obstante, para aclarar las cosas, examinaremos cada tipo por separado.

Acción concéntrica. La acción principal de los músculos, el acortamiento, recibe la denominación de acción concéntrica. Esta se muestra en la figura 2.13a. Estamos muy familiarizados con este tipo de acción. Para comprender el acortamiento muscular, recordemos nuestra discusión anterior sobre el modo en que los filamentos de actina y de miosina se deslizan los unos a lo largo de los otros. Puesto que se produce movimiento articular, las acciones concéntricas se consideran como acciones dinámicas.

Acción estática. Los músculos pueden actuar también sin moverse. Cuando esto ocurre, el músculo genera fuerza, pero su longitud permanece estática (invariable). Esto recibe la denominación de acción estática, vista en la figura 2.13b, ya que el ángulo de la articulación no cambia. Ha recibido también la denominación de acción isométrica. Sucede, por ejemplo, cuando intentamos levantar un objeto que es más pesado que la fuer-

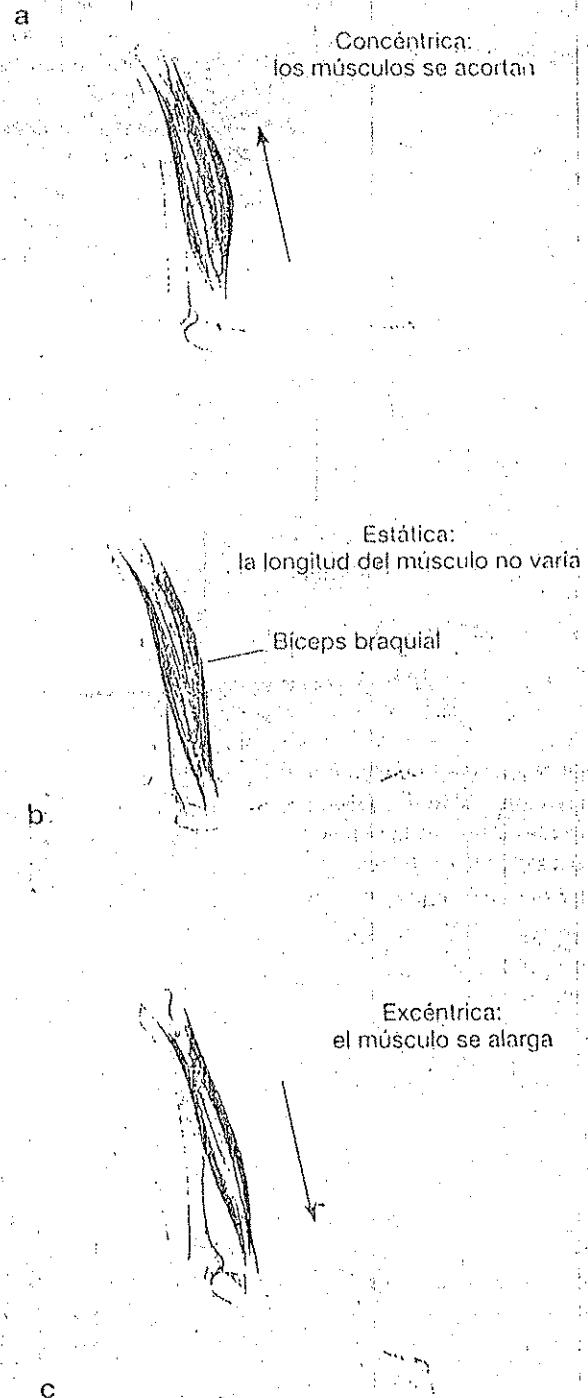


Figura 2.13 (a) Durante las acciones de los músculos concéntricos, los filamentos de actina (delgados) se arrastran haciendo que se aproximen, incrementando su sobreposición con los filamentos de miosina (gruesos). (b) Durante las acciones de los músculos estáticos, los puentes cruzados de miosina se forman y se reciclan, pero la fuerza es demasiado grande para que los filamentos de actina se muevan. (c) Durante las acciones de los músculos excéntricos, los filamentos de actina se separan.

za generada por nuestro músculo, o cuando sostenemos el peso de un objeto manteniéndolo fijo con el codo flexionado. En ambos casos, percibimos que los músculos están tensos, pero que no pueden mover el peso y por lo que no se acortan. En esta acción, los puentes cruzados de miosina se forman y son reciclados, produciendo fuerza, pero la fuerza externa es demasiado grande para que los filamentos de actina se muevan. Permanecen en su posición normal, de modo que el acortamiento no puede tener lugar. Si se pueden reclutar suficientes unidades motoras como para producir la necesaria fuerza para superar la resistencia, una acción estática puede convertirse en una acción dinámica.

Acción excéntrica. Los músculos pueden producir fuerza incluso cuando se alargan. Este movimiento es una acción excéntrica, mostrada en la figura 2.13c. Puesto que el movimiento articular se produce, ésta es también una acción dinámica. Un ejemplo de esto es la acción del bíceps braquial cuando el codo se extiende para bajar un gran peso. En este caso, los filamentos de actina son arrastrados en dirección contraria al centro del sarcómero, esencialmente estirándolo.

Generación de fuerza

La fortaleza de nuestros músculos refleja su capacidad para producir fuerza. Si se tiene fuerza para levantar un peso de 135 kg en prensa de banca, es que los músculos son capaces de producir suficiente fuerza para superar una carga de 135 kg. Incluso cuando están descargados (no intentando levantar un peso), estos músculos deben generar todavía suficiente fuerza como para mover los huesos a los que están unidos. El desarrollo de esta fuerza muscular depende de lo siguiente:

- El número de unidades motoras activadas.
- El tipo de unidades motoras activadas.
- El tamaño del músculo.
- La longitud inicial del músculo cuando se activa.

- El ángulo de la articulación.
- La velocidad de acción del músculo.

Examinemos estos componentes.

Unidades motoras y tamaño muscular. Previamente, hemos analizado las unidades motoras. Recapitulando, diremos que se puede generar más fuerza cuando se activan más unidades motoras. Las unidades motoras FT generan más fuerza que las unidades motoras ST puesto que cada unidad motora FT tiene más fibras musculares que una unidad ST.

De manera similar, músculos más grandes, al tener más fibras musculares, pueden producir más fuerza que músculos más pequeños.

Longitud de los músculos. Los músculos y sus tejidos conectivos (aponeurosis y tendones) tienen la propiedad de la elasticidad. Cuando se estiran, esta elasticidad da como resultado energía acumulada. Durante la actividad muscular posterior, esta energía acumulada se libera, aumentando la intensidad de la fuerza.

En el cuerpo intacto, la longitud muscular está restringida por la disposición anatómica y la unión de los músculos a los huesos. Cuando está unido al esqueleto, un músculo con la longitud correspondiente al estado de reposo está normalmente bajo una ligera tensión, ya que se halla moderadamente elongado. Si un músculo fuera liberado de sus uniones, adoptaría una longitud relajada, un tanto más corta.

Las mediciones indican que puede generarse fuerza máxima en un músculo cuando éste es elongado primero hasta una longitud aproximadamente un 20% superior a la de reposo. Cuando el músculo está elongado hasta esta longitud, la combinación de energía acumulada y la fuerza de acción muscular se optimizan, resultando una mayor producción de fuerza máxima.

Aumentar o reducir la longitud muscular más allá del 20% reduce el desarrollo de la fuerza. Por ejemplo, si el músculo es

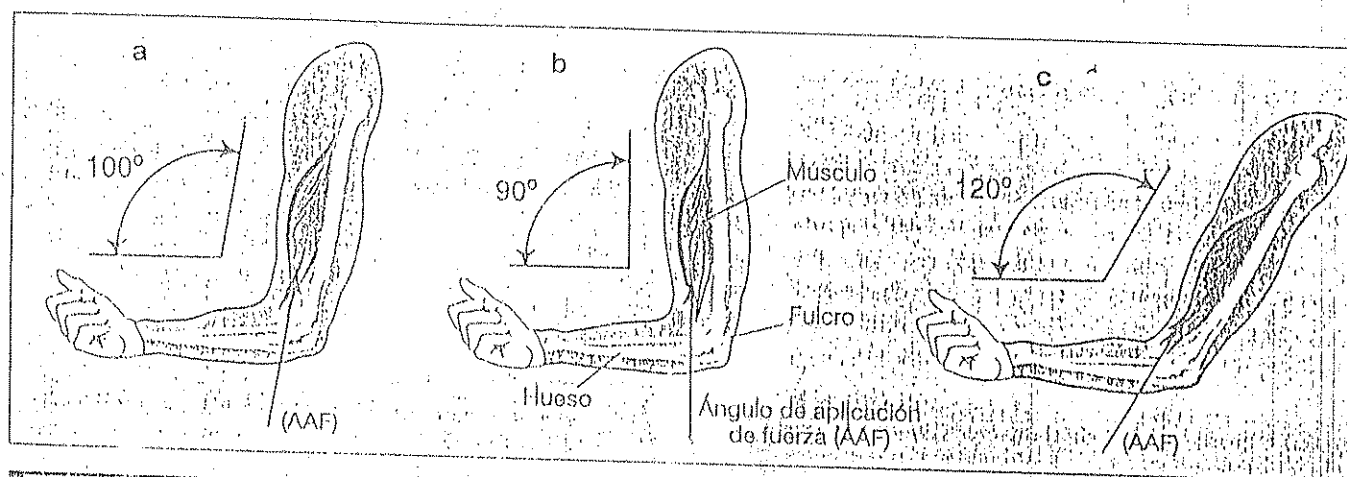


Figura 2.14 Cada articulación tiene un ángulo óptimo de aplicación de fuerza (AAF). (a) Para el bíceps braquial actuando a través del codo, el ángulo óptimo es de 100 grados. (b) La reducción o (c) el incremento del ángulo de la articulación altera el ángulo de aplicación de fuerza y reduce la fuerza transferida del músculo al hueso.

elongado hasta dos veces su longitud de reposo, la fuerza que produce será casi igual a cero. La energía está todavía acumulada en el músculo debido al estiramiento. De hecho, más estiramiento significa más energía acumulada.

Pero hay que considerar otro factor. La fuerza creada por las fibras musculares durante la acción muscular depende del número de puentes cruzados en contacto con los filamentos de actina en cualquier momento dado. Cuantos más están en contacto al mismo tiempo, más fuerte será la acción muscular. Cuando las fibras musculares están sobreelongadas, los filamentos de actina y de miosina quedan más separados entre sí. La menor sobreposición entre estos filamentos da como resultado un menor número de puentes cruzados uniéndose para crear fuerza.

Ángulo de la articulación. Dado que los músculos ejercen su fuerza a través de las palancas óseas, comprender la disposición física de estas poleas musculares y de estas palancas óseas es crucial para entender el movimiento. Consideremos el bíceps braquial. La unión del tendón al bíceps abarca solamente una décima parte de la distancia comprendida entre el surco del codo y la resistencia pesada que se mantiene en la mano. Así, para sostener un peso de 4,5 kg, el músculo debe ejercer 10 veces (45 kg) esta fuerza.

La fuerza generada en el músculo es transferida al hueso a través de la inserción muscular (tendón). Al igual que con la longitud muscular, un ángulo articular óptimo hará que la intensidad de la fuerza transmitida al hueso sea la máxima. Este ángulo depende de las posiciones relativas de la inserción tendinosa en el hueso y de la carga que se está moviendo. En nuestro ejemplo del bíceps braquial, el mejor ángulo articular para la aplicación de los necesarios 45 kg de fuerza es de 100° .

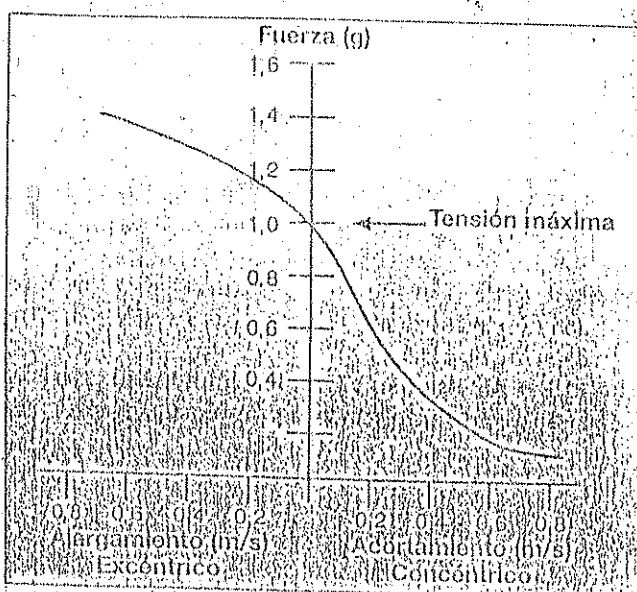


Figura 15. Relación entre la longitud del músculo y la producción de fuerza. Adaptado de Åstrand y Rodahl (1985).

Una mayor o menor flexión de la articulación del codo alterará el ángulo en que se aplica la fuerza, reduciendo la intensidad de la fuerza transferida al hueso. Esto se ilustra en la figura 2.14.

Velocidad de acción. La capacidad para desarrollar fuerza depende también de la velocidad de la acción muscular. Durante las acciones concéntricas (acortamiento), el desarrollo de la fuerza máxima decrece progresivamente a velocidades más altas. Pensemos cuando intentamos levantar un objeto muy pesado. Tendemos a hacerlo lentamente, maximizando la fuerza que le podemos aplicar. Si lo agarramos y tratamos de elevarlo rápidamente, probablemente no podremos, o incluso puede ser que nos lesionemos. No obstante, con acciones excéntricas (alargamiento), es cierto lo contrario. Las acciones excéntricas rápidas permiten la aplicación máxima de la fuerza.

Estas relaciones se representan en la figura 2.15. Las acciones excéntricas se muestran a la izquierda y las concéntricas a la derecha. Obsérvese que las unidades son metros por segundo, por lo que cuanto más alto es el número, más rápida es la acción muscular (moverse 0,8 m en 1 s es más rápido que moverse solamente 0,2 m en el mismo tiempo).

RESUMEN

1. Los músculos que intervienen en un movimiento pueden clasificarse como:
 - agonistas (movilizadores principales),
 - antagonistas (oponentes), o
 - sinergistas (colaboradores).
2. Los tres tipos principales de acción muscular son:
 - concéntrica, en que el músculo se acorta;
 - estática, en que el músculo actúa, pero el ángulo articular no varía, y
 - excéntrica, en que el músculo se alarga.
3. La producción de fuerza puede incrementarse movilizándolo más unidades motoras.
4. La producción de fuerza puede maximizarse si el músculo se elonga un 20% antes de la acción. En este punto, la cantidad de energía acumulada y el número de puentes cruzados actina-miosina unidos son óptimos.
5. Todas las articulaciones tienen un ángulo óptimo en el que los músculos cruzan la función articular para producir fuerza máxima. Este ángulo varía con la posición relativa de la inserción muscular sobre el hueso y la carga impuesta sobre el músculo.
6. La velocidad de la acción afecta también la cantidad de fuerza producida. Para la acción concéntrica, la fuerza máxima puede lograrse con contracciones más lentas. Cuanto más nos acercamos a la velocidad cero (estática), más fuerza se puede generar. Con las acciones excéntricas, no obstante, los movimientos más rápidos permiten una mayor producción de fuerza.