

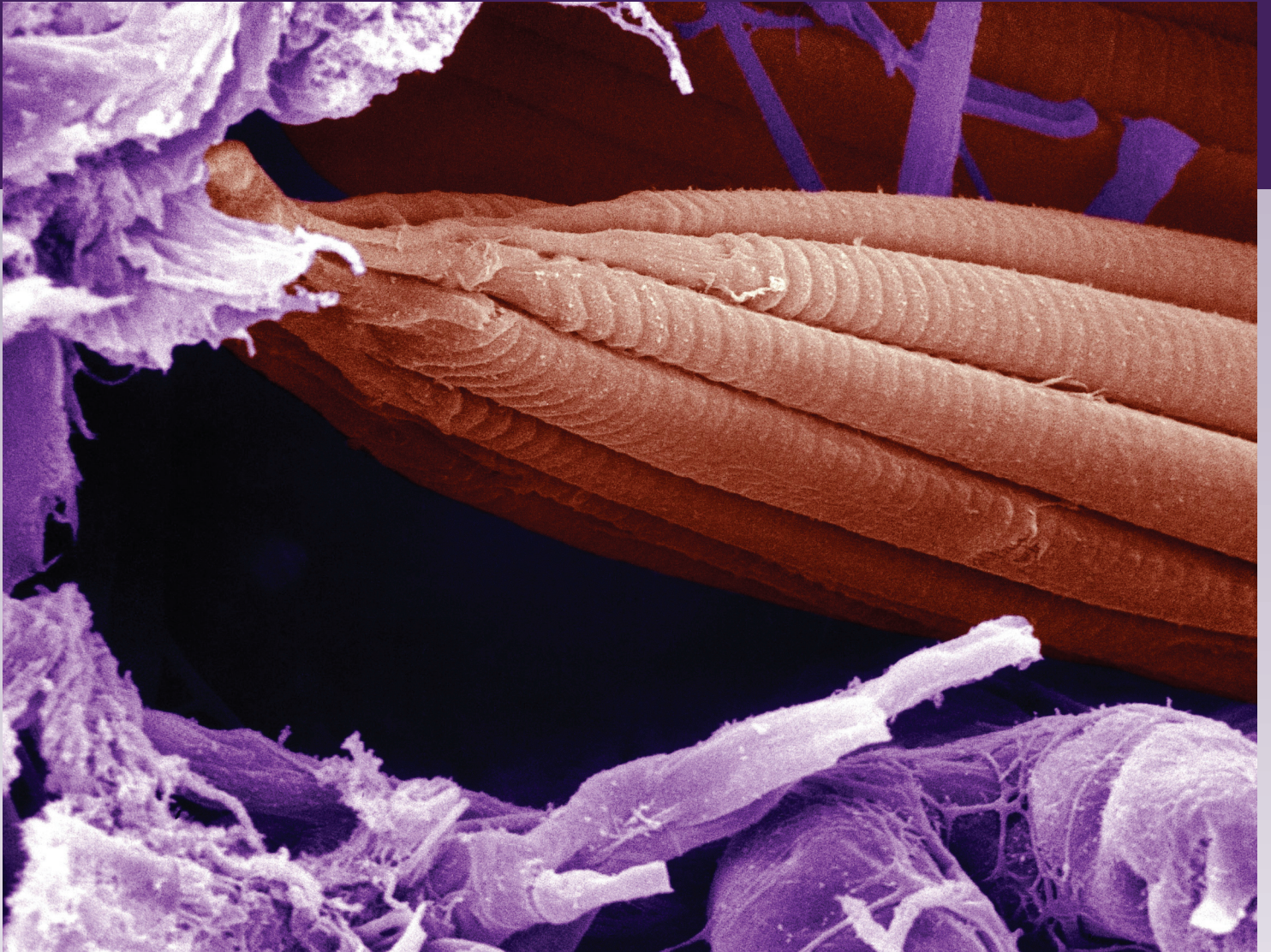
# PARTE I

## Ejercicio muscular

**E**n la introducción, estudiamos los cimientos de la fisiología del ejercicio y el deporte. Definimos estas dos disciplinas, vimos parte de la historia de su desarrollo y establecimos los conceptos básicos que se encuentran en todo el libro. También examinamos las herramientas y los métodos de la investigación usados por los fisiólogos del ejercicio. Con esta base, estamos en condiciones de comenzar nuestra misión de comprender cómo el cuerpo humano realiza actividad física. Como el músculo es la base del movimiento, iniciamos con el Capítulo 1, “Estructura y función del músculo durante el ejercicio”, donde nos enfocaremos en los músculos esqueléticos, analizando la estructura y la función de estos y de las fibras musculares y el modo en que producen el movimiento corporal. Aprenderemos las diferencias entre los distintos tipos de fibras musculares y por qué estas diferencias son importantes según el tipo específico de actividad. En el Capítulo 2, “Combustible para el ejercicio: bioenergética y metabolismo muscular”, estudiaremos los principios básicos del metabolismo haciendo hincapié en la fuente primaria de energía, el adenosintrifosfato (ATP), que llega desde las comidas que ingerimos a través de tres sistemas energéticos. En el Capítulo 3, “Control neural del músculo durante el ejercicio”, analizaremos cómo el sistema nervioso inicia y controla la acción de los músculos. En el Capítulo 4, “Control hormonal durante el ejercicio”, presentaremos una revisión del sistema endocrino y luego nos enfocaremos en el control hormonal del metabolismo energético y el equilibrio de los líquidos y electrolitos corporales durante el ejercicio. Por último, en el Capítulo 5, “Gasto energético y fatiga”, analizaremos la forma de medición del gasto energético, cómo el gasto de energía se modifica entre el estado de reposo y las diferentes intensidades de ejercicio, y las causas de la fatiga que limitan el rendimiento en el ejercicio.







# Estructura y función del músculo durante el ejercicio

# 1

## En este capítulo

---

### Anatomía funcional del músculo esquelético

29

- Fibras musculares 30
- Miofibrillas 31
- Contracción de la fibra muscular 33

---

### Músculo esquelético y ejercicio

37

- Tipos de fibras musculares 37
- Reclutamiento de fibras musculares 42
- Tipos de fibra y éxito deportivo 43
- Utilización de los músculos 44

---

### Conclusión

46



## Liam Hoekstra

posee atributos psíquicos y físicos, al igual que muchos deportistas o atletas profesionales: músculos abdominales marcados, suficiente fuerza para realizar hazañas como doblar una barra de hierro y la capacidad de hacer abdominales en posición vertical de cabeza, y una velocidad y agilidad sorprendentes. Sin embargo, ¡Liam tiene 19 meses de edad y pesa 10 kg (22 libras)! Liam presenta un extraño trastorno genético llamado hipertrofia muscular relacionada con la miostatina, el cual fue descrito por primera vez en un ternero vacuno anormalmente musculoso a finales de los años 1990. La miostatina es una proteína que inhibe el crecimiento de los músculos esqueléticos; la hipertrofia muscular relacionada con la miostatina es una mutación genética que bloquea la producción de este inhibidor del crecimiento y, por lo tanto, promueve el rápido crecimiento y desarrollo de los músculos esqueléticos.

El trastorno de Liam es extremadamente raro en los humanos, y hay menos de 100 casos documentados en todo el mundo. Sin embargo, el estudio de este fenómeno genético podría permitir a los científicos develar los secretos de cómo crecen y se deterioran los músculos esqueléticos. La investigación sobre la enfermedad de Liam puede llevar a nuevos tratamientos para los trastornos musculares degenerativos como la distrofia muscular. Por otro lado, también puede abrir todo un mundo nuevo de abuso de fármacos por parte de los deportistas que buscan atajos para desarrollar el tamaño y la fuerza de sus músculos, no muy diferente del uso ilícito y peligroso de los esteroides anabólicos.

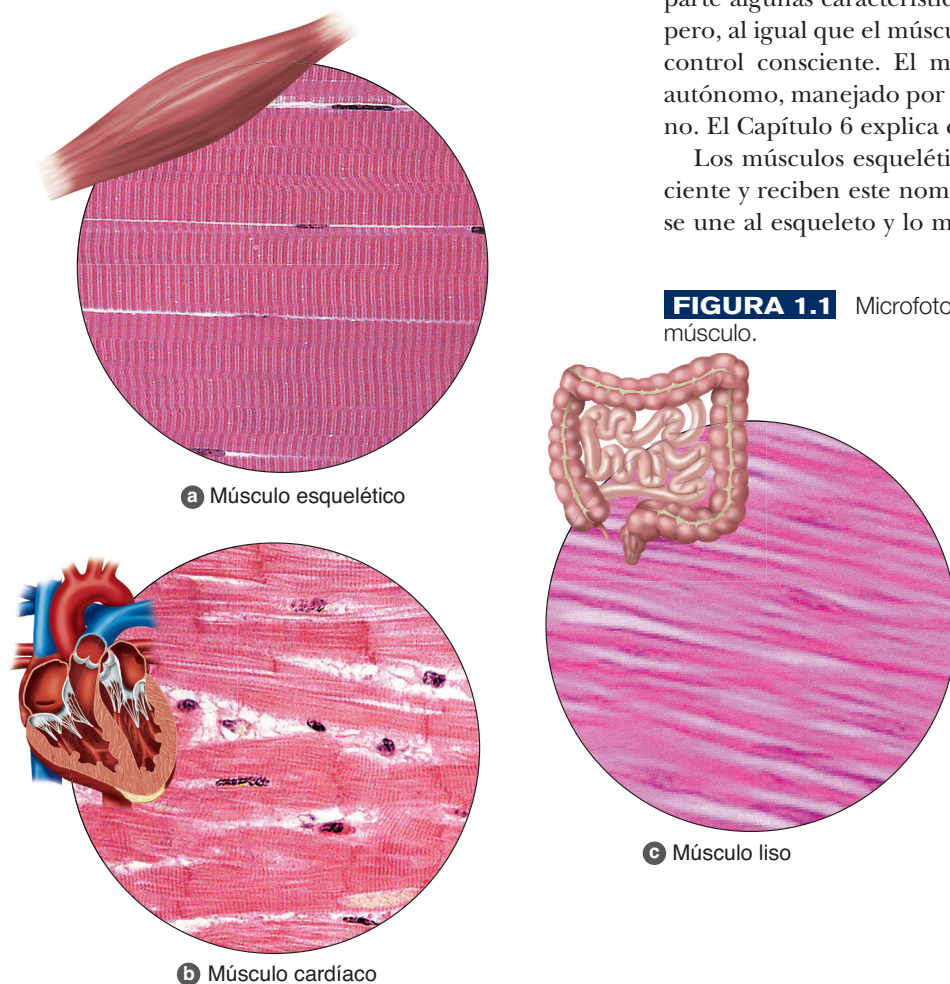
Cuando late el corazón, cuando la comida digerida se desplaza por los intestinos y cuando el cuerpo se mueve, intervienen los músculos. Tres tipos de músculos son los que realizan estas múltiples y variadas funciones del sistema muscular (véase la Figura 1.1): el liso, el cardíaco y el esquelético.

Al músculo liso se lo denomina músculo involuntario, dado que no se encuentra bajo el control consciente di-

recto. Se halla en las paredes de la mayoría de los vasos sanguíneos, lo que les permite contraerse o dilatarse para regular el flujo sanguíneo. También se encuentra en las paredes de la mayoría de los órganos internos, lo que les permite contraerse y relajarse, por ejemplo, para hacer mover la comida por el tubo digestivo, para eliminar la orina o para dar a luz.

El músculo cardíaco sólo se encuentra en el corazón, donde compone la mayor parte de su estructura. Comparte algunas características con el músculo esquelético, pero, al igual que el músculo liso, no se encuentra bajo el control consciente. El músculo cardíaco tiene control autónomo, manejado por los sistemas nervioso y endocrino. El Capítulo 6 explica en detalle este músculo.

Los músculos esqueléticos están bajo el control consciente y reciben este nombre porque la mayoría de ellos se une al esqueleto y lo mueve. Junto con los huesos del



**FIGURA 1.1** Microfotografías de los tres tipos de músculo.



esqueleto, conforman el **sistema musculoesquelético**. Conocemos muchos de estos músculos por sus nombres (deltoides, pectorales, bíceps, por citar algunos), pero el cuerpo humano contiene más de 600 músculos esqueléticos. El pulgar solo está controlado por nueve músculos independientes.

El ejercicio requiere del movimiento del cuerpo, que se consigue gracias a la acción de los músculos esqueléticos. Como la fisiología del ejercicio y el deporte depende del movimiento humano, el foco principal de este capítulo es la estructura y la función de los músculos esqueléticos. Pese a algunas diferencias en cuanto a estructura anatómica entre los músculos liso, cardíaco y esquelético, sus mecanismos de control y principios de acción son similares.

## Anatomía funcional del músculo esquelético

Cuando pensamos en los músculos, nos imaginamos cada uno de ellos como un todo, o sea, como si fueran una sola unidad. Esto es natural, ya que el músculo esquelético aparentemente actúa como una entidad única. Pero los músculos esqueléticos son mucho más complejos que eso.

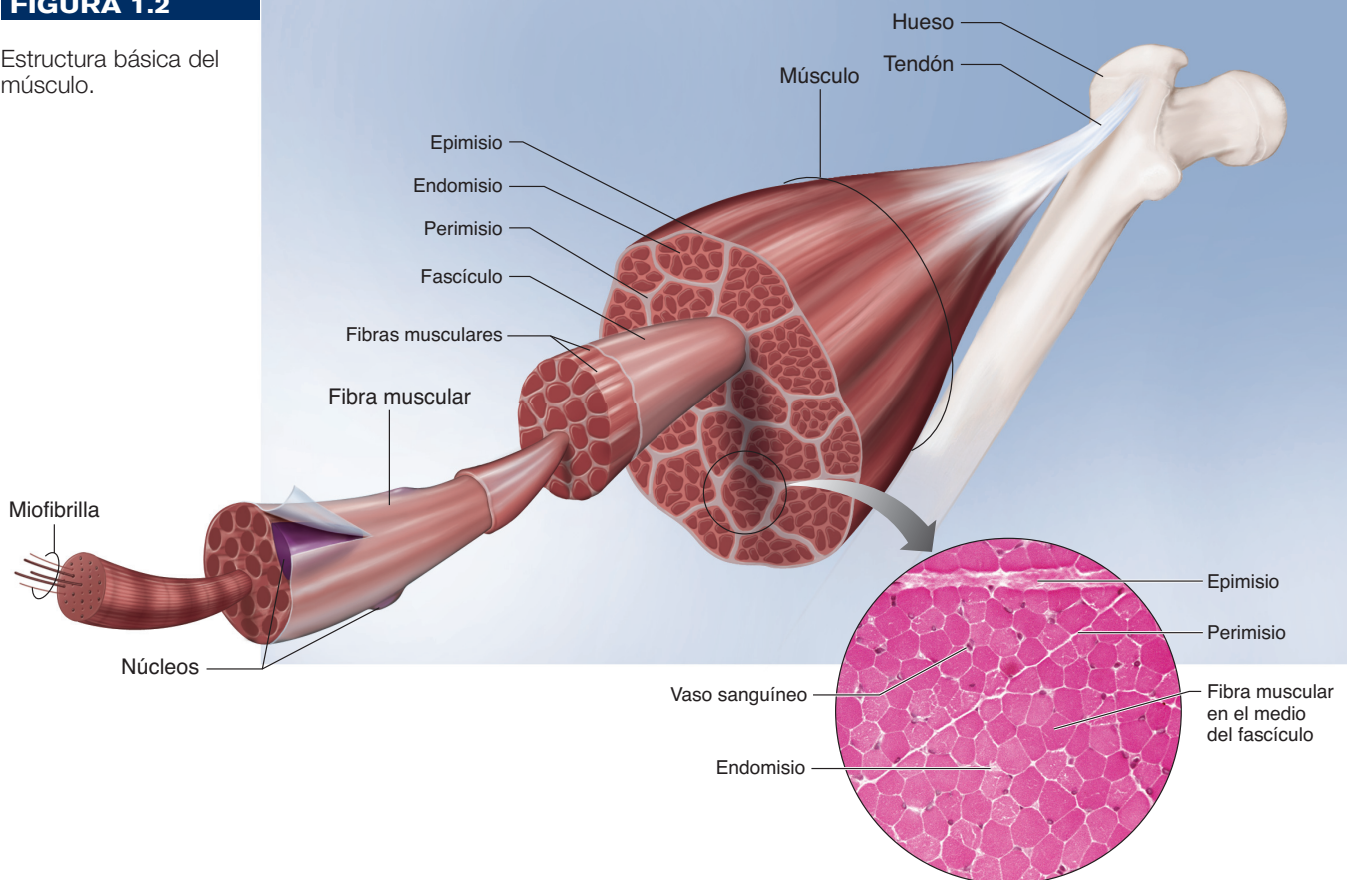
Cuando disecamos un músculo, primero cortamos el tejido conectivo externo que lo recubre, o **epimisio** (Figura 1.2). Éste rodea todo el músculo y lo mantiene unido. Una vez abierto el epimisio, podemos ver pequeños haces de fibras envueltos en una vaina de tejido conectivo. Estos haces se denominan fascículos, y la vaina de tejido conectivo que rodea cada **fascículo** es el **perimisio**.

Por último, al cortar el perimisio y utilizar un microscopio, podemos ver las **fibras musculares**, cada una de las cuales es una célula muscular. A diferencia de la mayoría de las células del cuerpo, las musculares son multinucleadas. Una vaina de tejido conectivo, llamada **endomisio**, también cubre cada fibra muscular. En general, se cree que las fibras musculares se extienden de un extremo del músculo al otro. Sin embargo, el microscopio permite detectar que (la sección central y más ancha de los músculos) suele dividirse en compartimentos o bandas fibrosas transversales (inscripciones).

Debido a esta compartimentación, en los seres humanos las fibras musculares de mayor longitud tienen unos 12 cm (4,7 pulgadas), lo que corresponde a unos 500 000 sarcómeros, la unidad funcional básica de la miofibrilla. El número de fibras en los distintos músculos oscila entre

**FIGURA 1.2**

Estructura básica del músculo.



varios centenares (p. ej., músculo tensor del tímpano, unido a esta membrana) y más de un millón (p. ej., músculo gastrocnemio interno).<sup>6</sup>

## Concepto clave

Cada célula muscular aislada recibe el nombre de fibra muscular. Tiene una membrana y las mismas organelas (mitocondria, lisosomas y demás) que otros tipos de células, pero es la única célula multinucleada.

## Fibras musculares

Las fibras musculares tienen un diámetro que oscila entre 10 y 120  $\mu\text{m}$ , por lo que son casi invisibles a simple vista. Las secciones presentadas a continuación describen la estructura de cada fibra muscular.

### Plasmalema

Si observamos de cerca una fibra muscular aislada, vemos que está rodeada de una membrana plasmática llamada **plasmalema** (Figura 1.3). El plasmalema forma parte de una unidad mayor a la que se conoce con el nombre de **sarcolema**. El sarcolema está compuesto por el plasmalema y la membrana basal. (En algunos libros de texto se usa el término sarcolema como sinónimo de plasmalema)<sup>6</sup>. En el extremo de cada fibra muscular, su plasmalema se fusiona con el tendón, el cual se inserta en el hueso. Los tendones están formados por cordones fibrosos de tejido conectivo que transmiten la fuerza generada por las fibras musculares a los huesos y así producen movimiento. Por lo tanto, cada fibra muscular está, de hecho, unida al hueso a través del tendón.

El plasmalema tiene varias características únicas que son clave para la función de las fibras musculares. Aparecen como una serie de pliegues poco profundos a lo largo de la superficie de la fibra cuando ésta se con-

trae o permanece en estado de reposo, pero que desaparece cuando la fibra se estira. Este plegamiento permite que la fibra muscular se estire sin romper el plasmalema. A su vez, esta membrana tiene pliegues de unión en la zona de innervación en la placa motora, que contribuye a transmitir el potencial de acción desde la motoneurona hasta la fibra muscular, tal como lo explica este capítulo más adelante. Por último, el plasmalema ayuda a mantener el equilibrio ácido-base y transporta metabolitos desde la sangre capilar hacia la fibra muscular.<sup>6</sup>

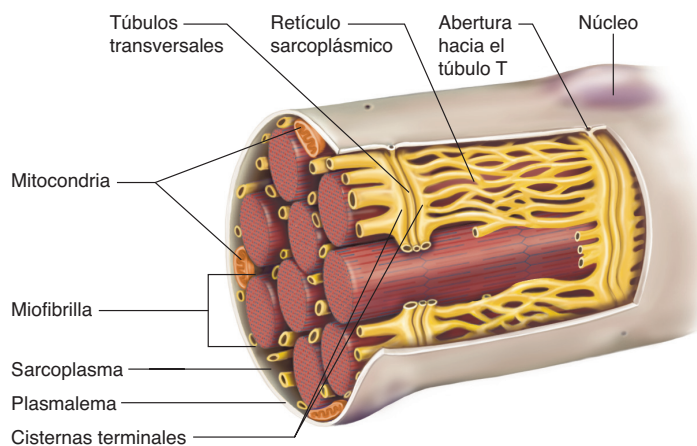
Las **células satélite** están situadas entre el plasmalema y la membrana basal. Estas células participan en el crecimiento y desarrollo del músculo esquelético y en la adaptación del músculo a las lesiones, la inmovilización y el entrenamiento. Este punto se analizará con mayor profundidad en los próximos capítulos.

### Sarcoplasma

Como se muestra en la Figura 1.3, dentro del plasmalema, una fibra muscular contiene subunidades sucesivamente más pequeñas, la mayor de las cuales es la miofibrilla, el elemento contráctil del músculo, que describiremos luego. Una sustancia gelatinosa cubre los espacios que quedan entre las miofibrillas y en su interior. Este es el **sarcoplasma**. Es la parte líquida de la fibra muscular (su citoplasma). El sarcoplasma contiene principalmente proteínas, minerales, glucógeno y lípidos disueltos, y también los orgánulos necesarios. Difiere del citoplasma de la mayoría de las células porque contiene abundantes depósitos de glucógeno y concentraciones altas de mioglobina, un compuesto que permite la fijación de oxígeno, muy similar a la hemoglobina hallada en los glóbulos rojos.

**Túbulos transversales** En el sarcoplasma, también se observa una amplia red de **túbulos transversales (túbulos T)** que son extensiones del plasmalema y que atraviesan lateralmente la fibra muscular. Estos túbulos se interconectan entre las miofibrillas y permiten una rápida transmisión de los impulsos nerviosos recibidos por el plasmalema hacia cada una de ellas. Asimismo, los túbulos sirven de vía desde el exterior de la fibra hacia su interior para permitir que las sustancias ingresen en la célula y para eliminar los productos de desecho.

**Retículo sarcoplásmico** En el interior de la fibra muscular, también se encuentra una red longitudinal de túbulos, conocida como **retículo sarcoplásmico**. El trayecto de estos canales membranosos es paralelo a las miofibrillas y se enrollan alrededor de éstas. Este retículo sirve como depósito de calcio, esencial para la contracción muscular. La Figura 1.3 ilustra los túbulos T y el retículo sarcoplásmico. Más adelante, cuando describamos el proceso de la contracción muscular, analizaremos sus funciones con mayor detalle.



**FIGURA 1.3** Estructura de una fibra muscular.



## Revisión

- Cada célula muscular recibe el nombre de fibra muscular.
- La fibra muscular está rodeada por una membrana plasmática llamada plasmalema.
- El citoplasma de una fibra muscular se denomina sarcoplasma.
- La amplia red de túbulos presente en el sarcoplasma está constituida por túbulos T, que permiten la comunicación y el transporte de sustancias en toda la fibra muscular, y el retículo sarcoplásmico, depósito de calcio.

## Miofibrillas

Cada fibra muscular contiene entre varios cientos y varios miles de **miofibrillas**, que son los elementos contráctiles del músculo esquelético. Se trata de filamentos largos constituidos por subunidades aún más pequeñas: los sarcómeros. Bajo el microscopio electrónico, las miofibrillas aparecen como largas hebras de sarcómeros.

## Sarcómero

Vistas bajo con un microscopio óptico, las fibras musculares esqueléticas presentan un aspecto rayado distintivo. Debido a estas marcas o estriaciones, el músculo esquelético también recibe el nombre de músculo estriado. Estas mismas estriaciones están presentes en el músculo cardíaco, motivo por el cual también puede considerarse músculo estriado.

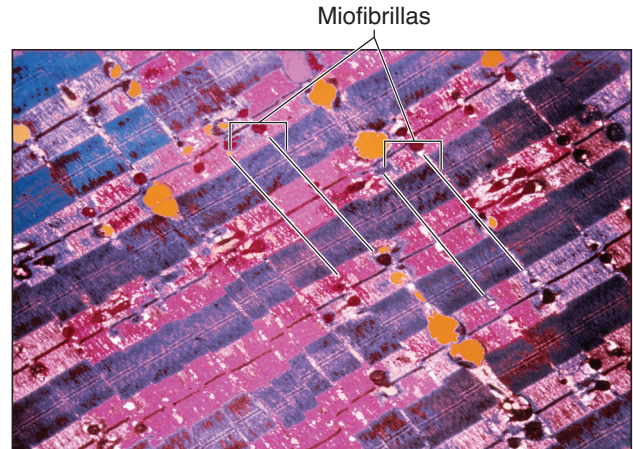
Para ver estas las estriaciones, remítase a la Figura 1.4, en la que se aprecian las miofibrillas dentro de una fibra muscular aislada. Las zonas oscuras, conocidas como bandas A, se alternan con regiones más claras, conocidas como bandas I. Cada banda A oscura tiene una parte más clara en el centro, la zona H, que es visible sólo cuando la miofibrilla se encuentra relajada. Hay una línea oscura en el medio de la zona H, llamada línea M. Las bandas I claras se encuentran interrumpidas por una franja oscura a la que se conoce con el nombre de disco Z, o bien, línea Z.

El **sarcómero** es la unidad funcional básica de una miofibrilla y la unidad contráctil básica de un músculo. Cada miofibrilla consta de una serie de sarcómeros unidos cabo a cabo en los discos Z. Cada sarcómero incluye el contenido entre cada par de discos Z en esta secuencia:

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

## Concepto clave

El sarcómero es la unidad funcional básica del músculo.

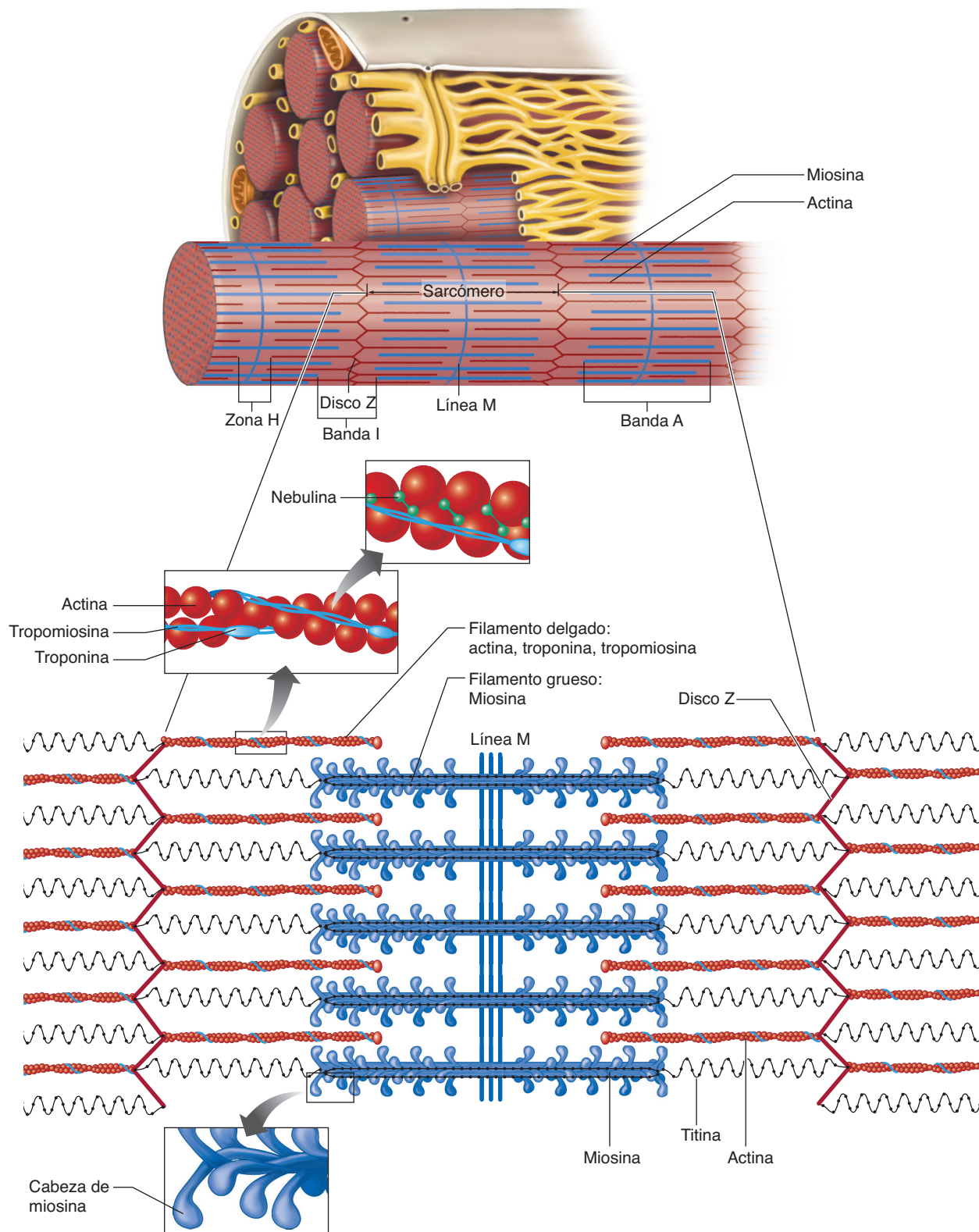


**FIGURA 1.4** Microfotografía electrónica de miofibrillas. Se observa la presencia de estriaciones. Las regiones azules representan las bandas A, y las rosas, las bandas I.

Si observamos cada miofibrilla a través de un microscopio electrónico, es posible diferenciar dos tipos de pequeños filamentos de proteínas, responsables de la contracción muscular. Básicamente, los filamentos más delgados están compuestos por **actina**, y los más gruesos, por **miosina**. Las estriaciones vistas en las fibras musculares son resultado de la alineación de estos filamentos, según se ilustra en la Figura 1.4. La banda I clara indica la región del sarcómero donde sólo hay filamentos delgados. La banda A oscura representa las regiones que contienen tanto filamentos gruesos como delgados. La zona H es la porción central de la banda A, y en ella se observan filamentos gruesos únicamente. La ausencia de filamentos delgados le da un aspecto más claro a la zona H en comparación con la banda A adyacente. En el centro de la zona H, se halla la línea M, compuesta por proteínas que sirven de lugar de unión para los filamentos gruesos y contribuyen a estabilizar la estructura del sarcómero. Los discos Z, compuestos por proteínas, aparecen en cada extremo del sarcómero. Junto con otras dos proteínas, la titina y la nebulina, proporcionan puntos de unión y estabilidad para los filamentos finos.

**Filamentos gruesos** Cerca de dos tercios de todas las proteínas del músculo esquelético es miosina, la proteína más importante del filamento grueso. Cada filamento de miosina suele estar constituido por unas 200 moléculas de miosina.

Cada molécula de miosina se compone de dos filamentos de proteínas enrollados entre sí (véase la Figura 1.5). Un extremo de cada hebra se pliega y forma una cabeza globular, denominada cabeza de miosina. Cada filamento grueso contiene muchas de estas cabezas, que sobresalen desde el filamento grueso para formar puentes cruzados que interactúan durante la contracción muscular con sitios activos especializados sobre los filamentos delgados. Hay una serie de filamentos finos, compuestos por **titina**, que estabilizan los filamentos de miosina en el



**FIGURA 1.5** El sarcómero contiene una estructura especializada de filamentos de actina (delgados) y de miosina (gruesos). La función de la titina consiste en posicionar el filamento de miosina manteniendo un espacio equitativo entre los filamentos de actina. A menudo, la nebulina se conoce como “proteína de anclaje”, puesto que ofrece una estructura que contribuye a estabilizar la posición de la actina.



eje longitudinal (véase la Figura 1.5). Los filamentos de titina se extienden desde el disco Z hasta la línea M.

**Filamentos delgados** Aunque a menudo los llamamos simplemente filamentos de actina, cada filamento delgado está compuesto por tres moléculas de proteínas diferentes: la actina, la **tropomiosina** y la **troponina**. Cada filamento delgado tiene un extremo que se inserta en un disco Z, y el extremo opuesto que se extiende hacia el centro del sarcómero, en el espacio entre los filamentos gruesos. La **nebulina**, una proteína de anclaje para la actina, se extiende junto con la actina y parece cumplir una función reguladora al participar en las interacciones entre la actina y la miosina (Figura 1.5). Cada filamento delgado contiene sitios activos a los que pueden unirse las cabezas de miosina.

La actina forma la columna vertebral del filamento. Las moléculas de actina son proteínas globulares (actina G) y se unen entre sí para generar filamentos de moléculas de actina. Entonces, dos filamentos se enrollan para formar una estructura helicoidal, como si fueran un collar de perlas entrelazado.

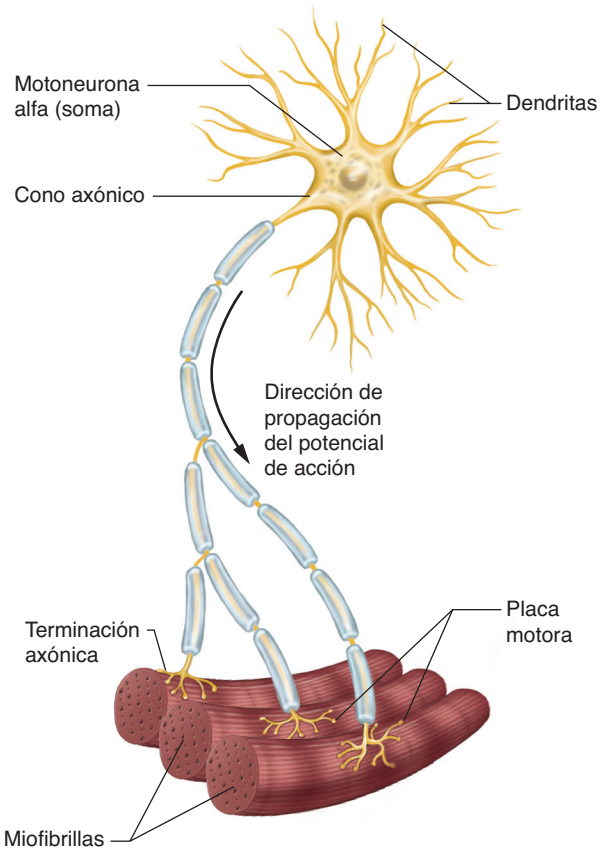
La tropomiosina es una proteína en forma de tubo que se enrolla alrededor de los filamentos de actina. Por su parte, la troponina es una proteína más compleja que, a intervalos regulares, se une a los filamentos de actina y a la tropomiosina. La Figura 1.5 ilustra esta disposición. Estas dos proteínas actúan juntas de un modo intrincado en combinación con iones calcio para mantener la relajación o para iniciar la contracción de la miofibrilla, punto que trataremos más adelante en este capítulo.

## Revisión

- Las miofibrillas están compuestas por sarcómeros, las unidades funcionales más pequeñas de un músculo.
- Un sarcómero está formado por dos filamentos de diferente tamaño: gruesos y delgados, responsables de la contracción muscular.
- La miosina, la proteína básica del filamento grueso, está formada por dos filamentos de proteínas, cada uno de los cuales se pliega para formar una cabeza globular en un extremo.
- El filamento delgado está constituido por actina, tropomiosina y troponina. Un extremo de cada filamento fino se une a un disco Z.

## Contracción de la fibra muscular

Una **motoneurona  $\alpha$**  es una neurona que se conecta con muchas fibras musculares y las inerva. Cada motoneurona  $\alpha$  y todas las fibras musculares que inerva se denominan, en conjunto, **unidad motora** (véase la Figura 1.6). La sinapsis o conexión entre la motoneurona  $\alpha$  y una fibra muscular recibe el nombre de unión neuromuscular, donde se produce la comunicación entre los sistemas nervioso y muscular.



**FIGURA 1.6** Las unidades motoras incluyen las neuronas motoras  $\alpha$  y las fibras musculares que inervan.

## Concepto clave

Cuando una motoneurona  $\alpha$  se activa, todas las fibras musculares en esa unidad motora se contraen.

## Acoplamiento excitación-contracción

La compleja secuencia de eventos que se disparan cuando una fibra muscular se contrae se conoce como **acoplamiento excitación-contracción**, porque comienza con la excitación de una motoneurona y produce la contracción de las fibras musculares. El proceso, representado en la Figura 1.7, es iniciado por una señal eléctrica, o **potencial de acción**, desde el cerebro o la médula espinal hasta una motoneurona  $\alpha$ . El potencial de acción llega a las dendritas de la motoneurona  $\alpha$ , receptoras especializadas en el soma de la neurona. Desde aquí, el potencial de acción se desplaza a lo largo del axón hasta las terminaciones axónicas, muy cerca del plasmalema. Cuando el potencial de axón llega a las terminaciones axónicas, éstas secretan una sustancia neurotransmisora denominada acetilcolina (ACh), que se fija a los receptores en el plasmalema (véase la Figura 1.7a). Si la ACh

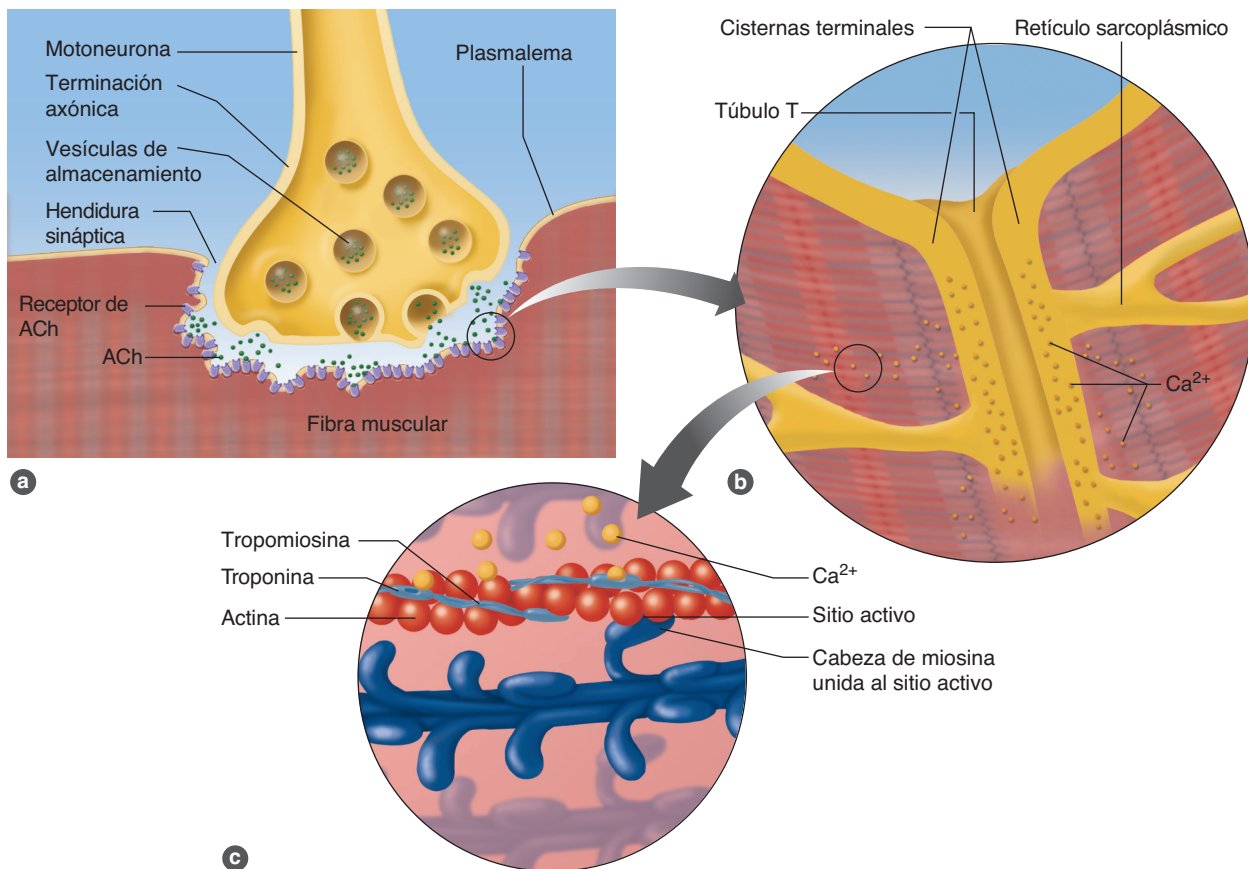
se fija en cantidad suficiente a los receptores, el potencial de acción será transmitido a toda la fibra muscular a medida que los canales de iones se abran en la membrana de la célula muscular y permitan el ingreso de sodio. A este proceso se lo conoce con el nombre de despolarización. Debe generarse un potencial de acción en la célula muscular antes de que ésta pueda actuar. En el Capítulo 3 profundizaremos el análisis de estos eventos neurales.

### **Papel del calcio en la fibra muscular**

Además de despolarizar la membrana, el potencial de acción recorre la red de túbulos (túbulos T) de la fibra hacia el interior de la célula. Como consecuencia de la llegada de una carga eléctrica, el retículo sarcoplásmico adyacente libera grandes cantidades de iones

calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) almacenados hacia el sarcoplasma (véase la Figura 1.7b).

En estado de reposo, las moléculas de tropomiosina cubren los sitios de unión de miosina en las moléculas de actina y evitan así la unión de las cabezas de miosina. Una vez que los iones de calcio son liberados por el retículo sarcoplásmico, estos se fijan a la troponina sobre las moléculas de actina. Se cree que luego la troponina, dada su fuerte afinidad por los iones calcio, inicia el proceso de contracción retirando las moléculas de tropomiosina de los sitios de unión de miosina en las moléculas de actina. La Figura 1.7c muestra este esquema. Puesto que, por lo general, la tropomiosina cubre los sitios de unión de miosina, bloquea la atracción entre los **puentes cruzados de miosina** y las moléculas de actina. Sin embargo, una vez que la troponina y el calcio desplazan la tropomiosina de los sitios de unión, las cabezas de miosina pueden unirse a estos sitios en las moléculas de actina.



**FIGURA 1.7** Secuencia de eventos que derivan en la acción muscular, conocida como acoplamiento excitación-contracción. (a) En respuesta a un potencial de acción, una motoneurona libera acetilcolina (ACh), que se fija a los receptores en el plasmalema. Si se fija una cantidad suficiente, se genera un potencial de acción en la fibra muscular. (b) El potencial de acción dispara la liberación de iones calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) desde las cisternas terminales del retículo sarcoplásmico hasta el interior del sarcoplasma. (c) El  $\text{Ca}^{2+}$  se fija a la troponina en el filamento de actina, y la troponina desplaza a la tropomiosina de los sitios activos y permite que las cabezas de miosina se unan al filamento de actina.



## Teoría de los filamentos deslizantes: cómo el músculo genera movimiento

Cuando el músculo se contrae, las fibras musculares se acortan. ¿Cómo? La explicación de este fenómeno recibe el nombre de **teoría de los filamentos deslizantes**. Cuando se activan los puentes cruzados de la miosina, se fijan con la actina, lo que da como resultado un cambio conformacional en el puente cruzado. En consecuencia, la cabeza de miosina se inclina y arrastra el filamento delgado hacia el centro del sarcómero (véanse las Figuras 1.8 y 1.9). Esta inclinación de la cabeza se denomina **golpe de fuerza**. Al arrastrar el filamento delgado más allá del filamento grueso, se acorta el sarcómero y se genera tensión. Cuando las fibras no están contraídas, la cabeza de miosina permanece en contacto con la molécula de actina, pero la fijación molecular en el sitio es debilitada o bloqueada por la tropomiosina.

Una vez que se produjo la inclinación de la cabeza de miosina, ésta se desprende del sitio activo, vuelve a girar hacia su posición original y se une a un nuevo sitio activo más alejado sobre el filamento de actina. A raíz de las uniones repetidas y de los golpes de fuerza, los filamentos

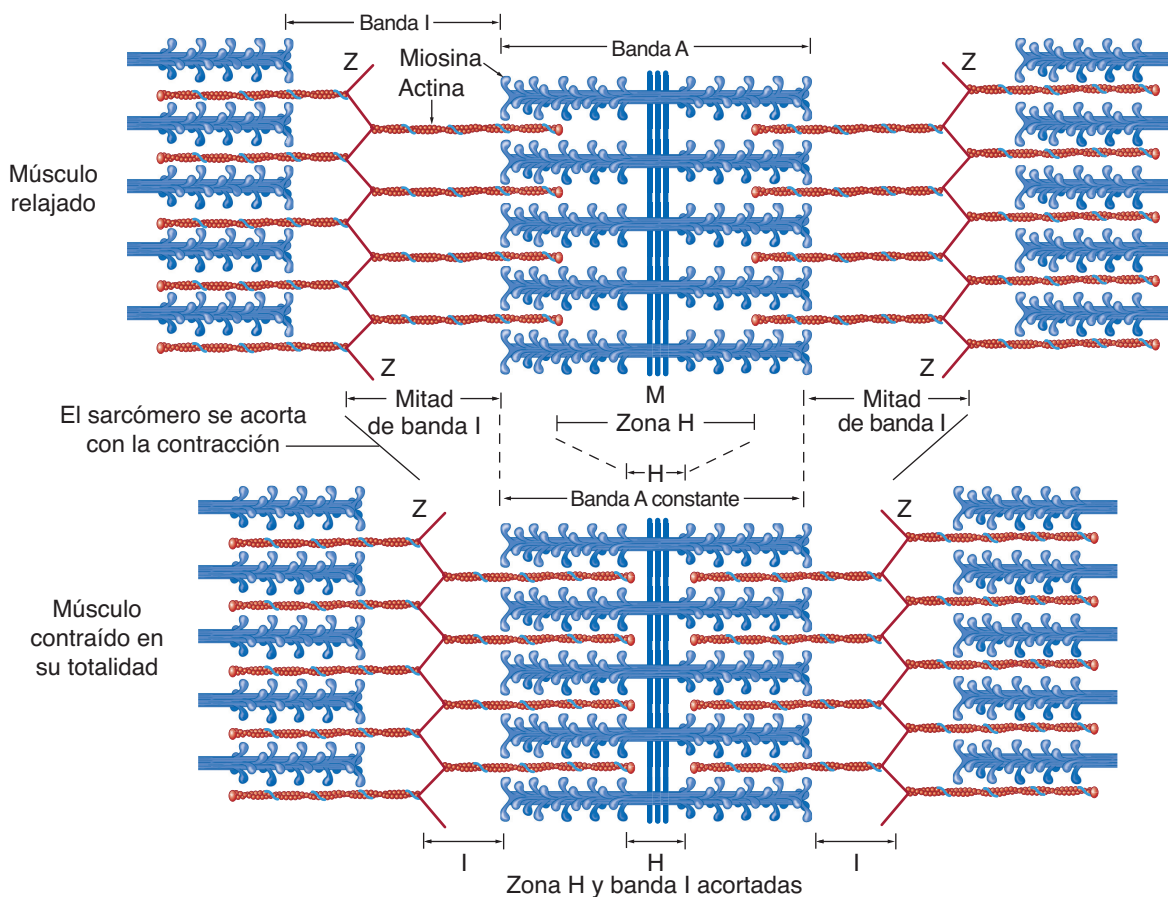
se deslizan entre sí, por ello el término *teoría de los filamentos deslizantes*. Este proceso continúa hasta que los extremos de los filamentos de miosina llegan a los discos Z o hasta que se vuelve a bombear el  $\text{Ca}^{2+}$  hacia el retículo sarcoplásmico. Durante este deslizamiento (contracción), los filamentos delgados se dirigen hacia el centro del sarcómero, protruyen en la zona H y, finalmente, se solapan. Cuando ocurre esto, la zona H deja de ser visible.

Recuerde que los sarcómeros están unidos cabo a cabo dentro de una miofibrilla. Debido a esta disposición anatómica, a medida que el sarcómero se acorta, las miofibrillas se acortan y las fibras musculares dentro de un fascículo también lo hacen.

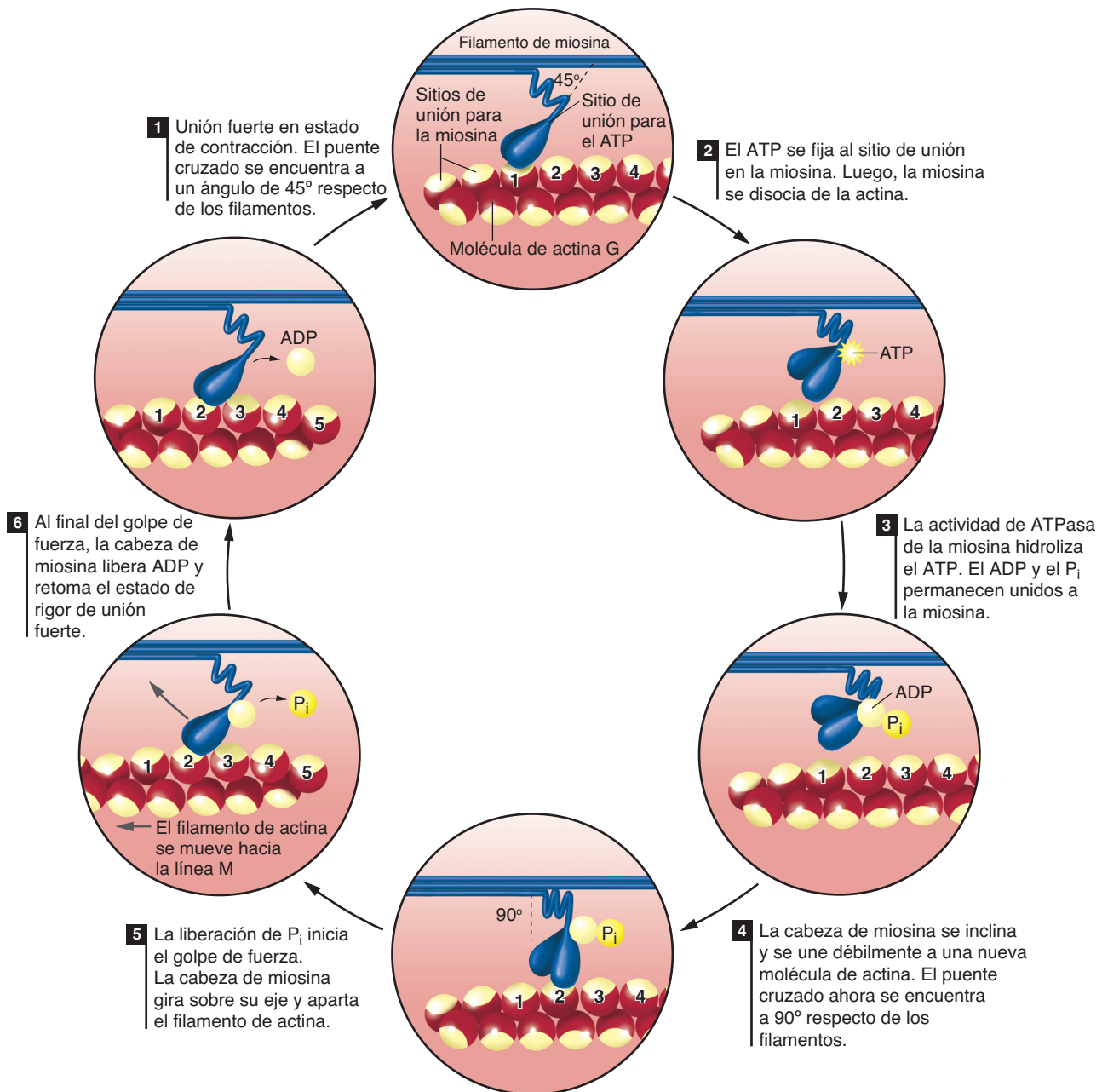
El resultado final del acortamiento de muchas fibras musculares es una contracción muscular organizada.

## Energía para la contracción muscular

La contracción muscular es un proceso activo, o sea que requiere energía. Además del sitio de unión para la actina, una cabeza de miosina contiene un sitio de unión para el **adenosintrifosfato (ATP)**. La molécula de miosina debe unirse con el ATP para dar lugar a la contracción muscular, ya que el ATP suministra la energía necesaria.



**FIGURA 1.8** Un sarcómero en estado de relajación (arriba) y contracción (abajo), que ilustra el deslizamiento de los filamentos de actina y de miosina durante la contracción.



**FIGURA 1.9** Eventos moleculares de un ciclo contráctil que ilustra los cambios en la cabeza de miosina durante varias fases del golpe de fuerza.

Fig. 12.9, p. 405 de HUMAN PHYSIOLOGY, 4ª ed. De Dee Unglaub Silverthorn. Copyright © 2007 por Pearson Education, Inc. Adaptación autorizada.

La enzima **adenosintrifosfatasa (ATPasa)**, que se encuentra en la cabeza de miosina, divide el ATP para producir adenosindifosfato (ADP), fosfato inorgánico ( $P_i$ ) y energía. La energía liberada de esta descomposición de ATP se utiliza para propulsar la inclinación de la cabeza de miosina. Así, el ATP es la fuente química de energía para la contracción muscular. En el Capítulo 2, ahondaremos en este punto.

## Relajación muscular

La contracción muscular continúa hasta que el calcio se agota en el sarcoplasma. Al final de una contracción muscular, el calcio es bombeado nuevamente hacia el retículo sarcoplásmico, donde se almacena hasta que llega un nuevo potencial de acción a la membrana de la fibra muscular. El calcio regresa al retículo sarcoplásmico mediante un sistema activo de bombeo de calcio. Se trata



de otro proceso que demanda energía, que también depende del ATP. Por consiguiente, la energía es necesaria tanto en la fase de contracción como en la de relajación.

Cuando el calcio es bombeado nuevamente hacia el retículo sarcoplásmico, la troponina y la tropomiosina vuelven a la configuración de reposo. Esto bloquea el enlace de los puentes cruzados de la miosina y las moléculas de actina, y detiene el uso del ATP. En consecuencia, los filamentos gruesos y finos regresan a su estado original de relajación.

## Revisión

- La secuencia de eventos que comienza con un impulso nervioso motor y produce la contracción muscular se conoce como acoplamiento excitación-contracción.
- La contracción muscular se inicia con un impulso nervioso transmitido a través de una motoneurona  $\alpha$ . La motoneurona libera ACh, que abre canales de iones en la membrana de la célula muscular y permite el ingreso de sodio en ésta (despolarización). Si la célula se despolariza lo suficiente, se dispara un potencial de acción y se produce la contracción muscular.
- El potencial de acción recorre el plasmalema, luego atraviesa el sistema de túbulos T y, finalmente, provoca la liberación de los iones calcio almacenados del retículo sarcoplásmico.
- Los iones calcio se unen con la troponina. A continuación, la troponina retira las moléculas de tropomiosina de los sitios de unión para la miosina sobre las moléculas de actina y abre estos sitios para permitir que las cabezas de miosina se unan con ellas.
- Una vez que se establece un estado de unión fuerte con la actina, la cabeza de miosina se inclina y arrastra el filamento fino más allá del filamento grueso. La inclinación de la cabeza de miosina es el golpe de fuerza.
- Se requiere energía para que se produzca la contracción muscular. La cabeza de miosina se fija al ATP, y la ATPasa presente en la cabeza divide el ATP en ADP y  $P_i$ , por lo que se libera energía para impulsar la contracción.
- La contracción muscular finaliza cuando cesa la actividad neural en la unión neuromuscular. El calcio es bombeado nuevamente desde el sarcoplasma hacia retículo sarcoplásmico para almacenarlo. La tropomiosina se mueve para cubrir los sitios activos sobre las moléculas de actina, lo que produce la relajación entre las cabezas de miosina y los sitios de unión.
- Este proceso, que produce la relajación entre las cabezas de miosina y los sitios de unión, también necesita energía aportada por el ATP.

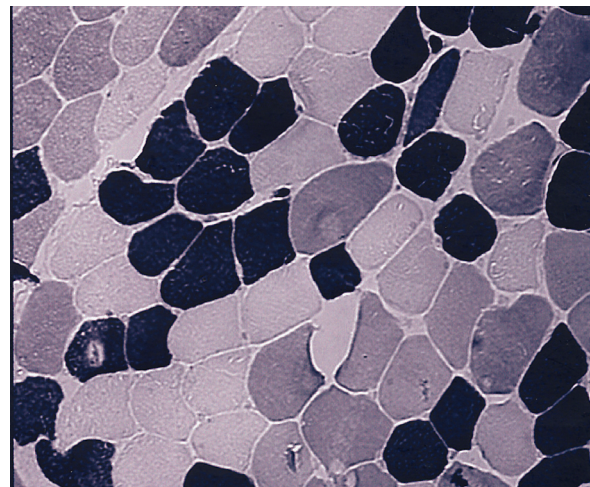
## Músculo esquelético y ejercicio

Tras analizar la estructura general de los músculos y del proceso mediante el cual generan tensión, estamos en condiciones de observar más específicamente la función que cumplen durante el ejercicio. La fuerza muscular, la resistencia y la velocidad durante el ejercicio dependen, en gran medida, de la capacidad de los músculos para producir energía y generar tensión. Esta sección trata de cómo desempeñan esta tarea.

## Tipos de fibras musculares

No todas las fibras musculares son iguales. Un mismo músculo esquelético contiene fibras que tienen diferentes velocidades de acortamiento y distinta capacidad para generar la máxima tensión: fibras de contracción lenta, o tipo I, y fibras de contracción rápida, o tipo II. Las **fibras tipo I** necesitan aproximadamente 110 m/s para alcanzar su máxima tensión cuando son estimuladas. Las **fibras tipo II**, por su parte, pueden alcanzar su máxima tensión en unos 50 m/s. Si bien se siguen empleando los términos “contracción lenta” y “contracción rápida”, los científicos contemporáneos se inclinan por los equivalentes “tipo I” y “tipo II”, y así figura en este libro.

Aunque sólo se ha identificado una forma de fibra de tipo I, las fibras de tipo II se pueden clasificar con mayor detalle. Las dos formas principales de fibras de tipo II son las de contracción rápida de tipo a (tipo IIa) y las de contracción rápida de tipo x (tipo IIx). En líneas generales, las fibras de tipo IIx de los seres humanos equivalen a las fibras de tipo IIb de los animales. La Figura 1.10 es una microfotografía de un músculo humano en la que se tiñeron químicamente cortes transversales finos (10  $\mu$ m) de



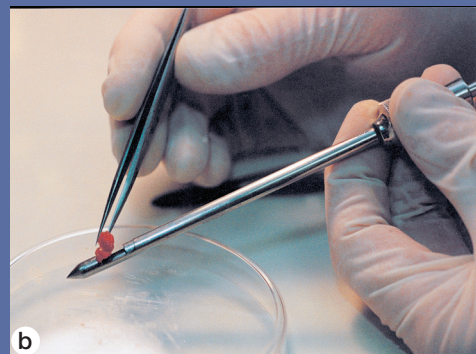
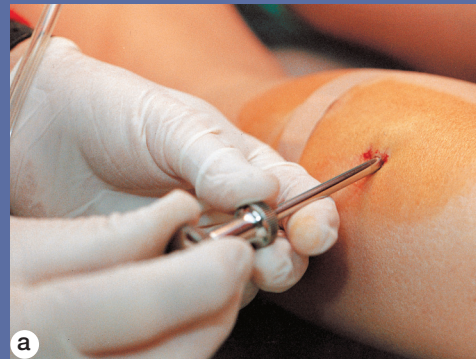
**FIGURA 1.10** Microfotografía en la que se aprecian las fibras musculares de tipo I (negras), de tipo IIa (blancas) y de tipo IIx (grises).

## Punción biopsica muscular

En otro tiempo, resultaba difícil explorar el tejido muscular humano de un ser vivo. La mayoría de las primeras investigaciones musculares (anteriores a 1900) se valían de músculos de animales de laboratorio o de personas obtenidos mediante cirugía abierta. A principios del siglo xx, se ideó una técnica de punción biopsica para estudiar la distrofia muscular. En la década de 1960, esta técnica fue adaptada para tomar muestras con el fin de llevar a cabo estudios en el campo de la fisiología del esfuerzo.

Las muestras se toman por medio de una biopsia muscular, método que implica extraer una pequeña porción de músculo del vientre muscular para realizar análisis. Previo a la extracción, se adormece la zona con anestesia local para luego efectuar una pequeña incisión (de aproximadamente 1 cm) con un bisturí a través de la piel, del tejido subcutáneo y del tejido conectivo. A continuación, se introduce una aguja hueca en el vientre del músculo hasta alcanzar la profundidad adecuada. Se empuja un émbolo a través del interior de la aguja para extraer una muestra de músculo muy pequeña. Entonces, se procede a retirar la aguja para obtener la muestra, cuyo peso oscila entre 10 y 100 mg, limpiar la sangre, prepararla y congelarla en el acto. Después, se realiza un corte fino, se tiñe y se examina bajo un microscopio.

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



(a) Uso de una aguja de biopsia para obtener una muestra del músculo de la pierna de una corredora de elite. (b) Primer plano de una aguja de biopsia muscular con una pequeña porción de tejido muscular.

una muestra muscular para diferenciar los distintos tipos de fibra. Las fibras tipo I están teñidas de negro; las fibras tipo IIa figuran en blanco, sin teñir, y las fibras tipo IIx están teñidas de gris. Aunque no se puede visualizar en esta imagen, también se ha detectado un tercer subtipo de fibras de contracción rápida: las de tipo IIc.

Si bien no se conocen en detalle las diferencias entre las fibras tipo IIa, tipo IIx y tipo IIc, se cree que las primeras son reclutadas con mayor frecuencia. Únicamente las fibras tipo I superan, en ese sentido, a las fibras tipo IIa. Las fibras tipo IIc son las que se utilizan con menos frecuencia. En promedio, la mayoría de los músculos están formados por aproximadamente un 50% de fibras tipo I y 25% de fibras tipo IIa. El 25% restante corresponde, en su mayor parte, a las fibras tipo IIx, mientras que las fibras tipo IIc constituyen apenas entre el 1 y el 3% del músculo. Dado que el conocimiento acerca de esta clase de fibras es limitado, no ahondaremos en ellas. El porcentaje exacto de cada uno de estos tipos de fibras varía en gran medida entre los diferentes músculos y entre distintos individuos, por lo que las cifras aquí detalladas son meros promedios. Esta variación extrema se hace más evidente entre los deportistas, tal como veremos más adelante en este mismo

capítulo cuando comparemos los tipos de fibras en los deportistas, según los deportes y eventos deportivos de los que participen.

### Características de las fibras tipo I y tipo II

Los distintos tipos de fibras musculares cumplen diferentes funciones en la actividad física. Esto se debe en gran medida a las diferencias respecto de sus características.

**ATPasa** Las fibras tipo I y II difieren en la velocidad de contracción. Básicamente, esta diferencia es producto de las distintas formas de ATPasa de miosina. Recordemos que la ATPasa de miosina es la enzima que divide el ATP para liberar energía y generar la contracción. Las fibras tipo I tienen una forma lenta de la ATPasa de miosina, mientras que las fibras tipo II tienen una forma rápida. En respuesta a la estimulación neural, el ATP se divide con mayor rapidez en las fibras tipo II que en las tipo I. Como consecuencia, los puentes cruzados realizan ciclos más rápidamente en las fibras tipo II.

Uno de los métodos empleados para clasificar las fibras musculares consiste en un procedimiento de tinción quí-



mica que se aplica a un corte fino de tejido. Esta técnica de tinción mide la actividad de la ATPasa en las fibras. Así, las fibras tipo I, IIa y IIx se tiñen de diferente forma, como observamos en la Figura 1.10. Con este método, parecería que a cada fibra muscular le corresponde un solo tipo de ATPasa, pero sin embargo, las fibras pueden poseer mezclas de tipos de ATPasa. Algunas tienen un predominio de ATPasa de tipo I; otras, por el contrario, de ATPasa de tipo II. Por ende, su aspecto en una preparación microscópica teñida debe contemplarse como un continuo y no como si se tratara de tipos totalmente diferentes.

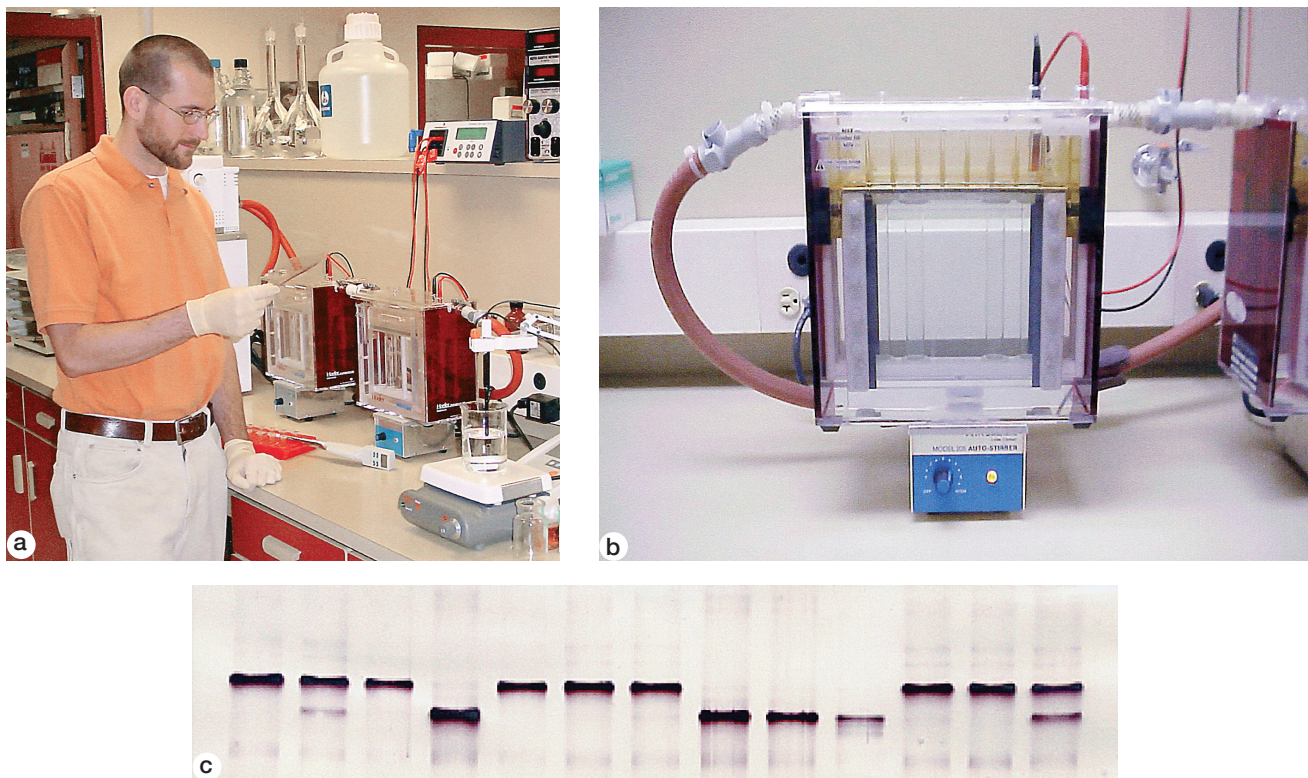
Un método más reciente para identificar los tipos de fibras se basa en separar químicamente los distintos tipos de moléculas de miosina (isoformas) mediante un proceso denominado electroforesis en gel.

Como lo ilustra la Figura 1.11, las isoformas son separadas y teñidas para mostrar las bandas de proteína (es decir, la miosina) que caracterizan las fibras tipo I, tipo IIa y tipo IIx. Si bien según el análisis que presentamos aquí la categorización de los tipos de fibras se limita a las fibras de contracción lenta (tipo I) y a las fibras de contracción rápida (tipo II), los científicos subdividieron aún más estos tipos de fibra. El uso de electroforesis ha llevado a detectar formas híbridas de miosina o fibras que tienen dos o más formas de miosina. Con este mé-

todo de análisis, las fibras se clasifican en I; Ic (I/IIa); IIc (IIa/I); IIa; IIax; IIxa y IIx.<sup>6</sup> En este libro, utilizaremos el método histoquímico para identificar fibras por sus principales isoformas: de tipo I, IIa y IIx.

El Cuadro 1.1 resume las características de los diferentes tipos de fibras musculares. También incluye nombres alternativos empleados en otros sistemas de clasificación para referirse a los distintos tipos de fibras musculares.

**Retículo sarcoplásmico** Las fibras tipo II tienen un retículo sarcoplásmico mucho más desarrollado que las fibras tipo I. Por lo tanto, las fibras tipo II son más propensas a liberar calcio en las células musculares cuando son estimuladas. Se cree que dicha habilidad contribuye a la mayor velocidad de contracción ( $V_o$ ) de las fibras tipo II. En promedio, la  $V_o$  es entre cinco y seis veces más rápida en las fibras tipo II de los seres humanos que en las fibras tipo I. Aunque el grado de fuerza ( $P_o$ ) generado por las fibras tipo II y I del mismo diámetro es prácticamente igual, la potencia calculada ( $\mu\text{N} \cdot \text{longitud de la fibra}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ) de una fibra tipo II es de tres a cinco veces superior que la de una fibra tipo I debido a una velocidad de acortamiento más rápida. Esto puede explicar, en parte, por qué las personas que tienen predominio de las células tipo II en los músculos de las piernas tienden a ser mejores velocistas que aquellas en las que prevalecen las fibras tipo I, siendo todo lo demás igual.



**FIGURA 1.11** Separación electroforética de isoformas de miosina para identificar las fibras tipo I, tipo IIa y tipo IIx. (a) Las fibras son aisladas bajo un microscopio de disección. (b) Las isoformas de miosina son separadas de cada fibra mediante técnicas electroforéticas. (c) Luego, se tiñen las isoformas para mostrar la miosina que indica el tipo de fibra.

**CUADRO 1.1** Clasificación de los tipos de fibras musculares

CLASIFICACIÓN DE LAS FIBRAS			
Sistema 1 (preferido)	Tipo I	Tipo IIa	Tipo IIx
Sistema 2	De contracción lenta	De contracción rápida a	De contracción rápida x
Sistema 3	Oxidativa lenta	Oxidativa/glucolítica rápida	Glucolítica rápida

CARACTERÍSTICAS DE LOS TIPOS DE FIBRA			
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 muscular de la unidad motora	Baja	Alta	Alta

**Unidades motoras** Recordemos que una unidad motora está compuesta por una motoneurona  $\alpha$  y las fibras musculares que inerva. La motoneurona  $\alpha$  parece determinar si las fibras serán tipo I o II. En una unidad motora tipo I, la motoneurona  $\alpha$  tiene un soma más pequeño y suele inervar un grupo  $\leq 300$  de fibras musculares. Por el contrario, en una unidad motora de tipo II, tiene un soma más grande e inerva un grupo  $\geq 300$  de fibras musculares. Esta diferencia de tamaño de las unidades motoras significa que, cuando una motoneurona  $\alpha$  de tipo I estimula sus fibras, se contraen muchas menos fibras musculares que cuando lo hace una motoneurona  $\alpha$  de tipo II. En consecuencia, las fibras musculares tipo II alcanzan el punto máximo de tensión más rápidamente y, en conjunto, generan más fuerza que las fibras de tipo I.<sup>2</sup>

### Concepto clave

La diferencia en el desarrollo de la fuerza isométrica máxima entre las unidades motoras tipo I y tipo II es atribuible a dos características: la cantidad de fibras musculares por unidad motora, y la diferencia de tamaño de las fibras tipo I y II. Las fibras tipo I y II del mismo diámetro generan prácticamente la misma fuerza. En promedio, sin embargo, las fibras tipo II tienden a ser más grandes que las fibras tipo I, y las unidades motoras tipo II tienen más fibras musculares por unidad motora que las unidades motoras tipo I.

### Distribución de los tipos de fibra

Como ya mencionamos, los porcentajes de las fibras tipo I y II no son iguales en todos los músculos del cuerpo. Por lo general, los músculos de los miembros superiores e inferiores de una persona tienen composiciones de fibras similares. Un deportista de resistencia con predominio de las fibras tipo I en los músculos de las piernas probablemente también tenga un porcentaje alto de estas mismas fibras en los músculos de los brazos. Se establece una relación simi-

lar para las fibras tipo II. No obstante, existen algunas excepciones. El músculo sóleo (debajo del gastrocnemio, en la pantorrilla), por ejemplo, está constituido por un alto porcentaje de fibras tipo I en todos los casos.

### Tipos de fibra y ejercicio

Dadas estas diferencias en las fibras tipo I y II, podría esperarse que estos tipos de fibras también tuvieran funciones diferentes en plena actividad física. De hecho, este es el caso.

**Fibras tipo I** En general, las fibras musculares tipo I tienen un alto grado de resistencia aeróbica. Por aeróbico se entiende “en presencia de oxígeno”, por lo que la oxidación es un proceso aeróbico. Las fibras tipo I son muy eficaces en la producción de ATP a partir de la oxidación de los hidratos de carbono y de las grasas, que analizaremos en el Capítulo 2.

Recuerde que se requiere ATP para suministrar la energía necesaria para la contracción y la relajación de la fibra muscular. Mientras dura la oxidación, las fibras tipo I continúan produciendo ATP, lo que permite que las fibras permanezcan activas. La capacidad para mantener la actividad muscular durante un período prolongado se conoce con el nombre de resistencia muscular; por lo tanto, las fibras tipo I tienen una alta resistencia aeróbica. Por ello, se reclutan con mayor frecuencia durante las pruebas de resistencia de baja intensidad (p. ej., una carrera de maratón) y durante las actividades cotidianas para las que los requisitos de fuerza muscular son bajos (p. ej., caminar).

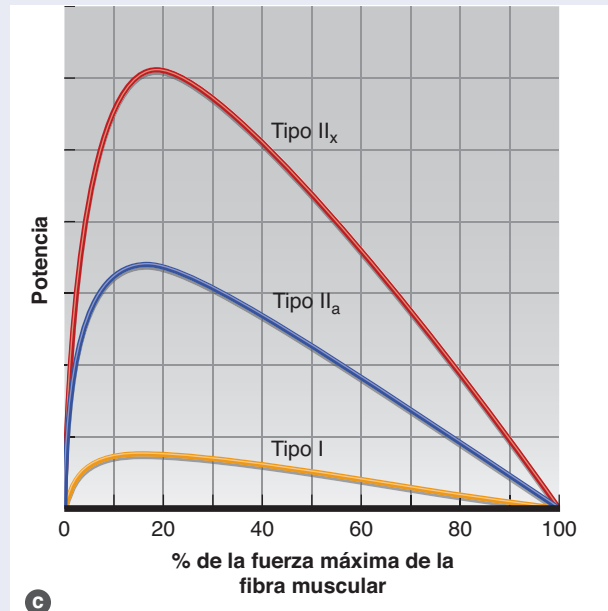
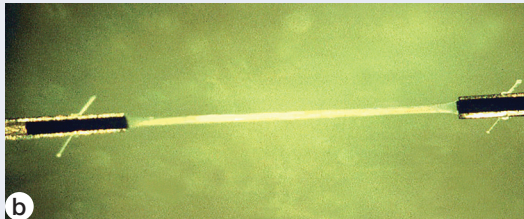
**Fibras tipo II** Por su parte, las fibras musculares tipo II tienen menos resistencia aeróbica que las fibras musculares tipo I y son más adecuadas para rendir anaeróbicamente (sin oxígeno). Esto significa que, en ausencia de suficiente oxígeno, el ATP se forma a través de vías anaeróbicas, no oxidativas. (Ahondaremos en estas vías en el Capítulo 2).

Las unidades motoras tipo IIa generan mucha más fuerza que las unidades motoras tipo I, pero las primeras



## Fisiología de una fibra muscular

Uno de los métodos más avanzados para estudiar las fibras de los músculos de los seres humanos consiste en disecar fibras a partir de una muestra biopsica muscular, suspender una fibra entre transductores de fuerza y medir su fuerza y **velocidad contráctil ( $V_0$ )**.



(a) Disección y (b) suspensión de una fibra muscular para estudiar la fisiología de los diferentes tipos de fibras. (c) Diferencias en la potencia máxima generada por cada tipo de fibra a distintos porcentajes de la fuerza máxima. Obsérvese que todas las fibras tienden a alcanzar la potencia máxima cuando generan apenas un 20% de su fuerza máxima. Sin lugar a dudas, la potencia máxima de las fibras tipo II es mucho más alta que la de las fibras tipo I.

se fatigan más fácilmente a causa de su limitada capacidad de resistencia. Así, las fibras tipo II parecen utilizarse, sobre todo, durante las pruebas de resistencia de mayor intensidad y menor duración, como una carrera de una milla o los 400 m en natación.

Si bien aún no se comprende completamente la importancia de las fibras de tipo IIx, al parecer no son

activadas con facilidad por el sistema nervioso. Por ende, se emplean más bien con poca frecuencia en actividades normales de baja intensidad, pero con mayor predominio en actividades de gran potencia, como los 100 m llanos o la prueba de 50 m en natación. El Cuadro 1.2 resume las características de los distintos tipos de fibra.

**CUADRO 1.2** Características estructurales y funcionales de los tipos de fibras musculares

Característica	TIPO DE FIBRA		
	Tipo I	Tipo IIa	Tipo IIx
Fibras por motoneurona	≤ 300	≥ 300	≥ 300
Tamaño de la motoneurona	Más pequeña	Más grande	Más grande
Velocidad de conducción de la motoneurona	Más lenta	Más rápida	Más rápida
Velocidad de contracción (ms)	110	50	50
Tipo de ATPasa de miosina	Lenta	Rápida	Rápida
Desarrollo del retículo sarcoplásmico	Bajo	Alto	Alto

Adaptado, con autorización, de Close, 1967.

## Determinación del tipo de fibra

Las características de las fibras musculares parecen estar determinadas a una edad temprana, quizá dentro de los primeros años. Según se desprende de estudios con gemelos, el tipo de fibra muscular, en la mayoría de los casos, viene determinado genéticamente y apenas se modifica desde la niñez hasta la madurez. Dichos estudios revelan que los gemelos tienen tipos de fibras casi idénticos, mientras que los mellizos difieren en el perfil de los tipos de fibras. Es probable que los genes que heredamos de nuestros padres determinen qué motoneuronas  $\alpha$  inervan cada una de nuestras fibras musculares. Después de haberse establecido la inervación, las fibras musculares se diferencian (se especializan) según el tipo de motoneurona  $\alpha$  que las estimula. No obstante, algunas pruebas recientes indican que el entrenamiento de resistencia, el entrenamiento de fuerza y la inactividad muscular pueden provocar un cambio en las isoformas de miosina. En consecuencia, es posible que el entrenamiento conlleve un pequeño cambio, tal vez de menos de 10%, en el porcentaje de las fibras tipo I y tipo II. Además, se ha observado que el entrenamiento de resistencia reduce el porcentaje de las fibras tipo IIx a la vez que aumenta la fracción de las fibras tipo IIa.

Estudios efectuados en hombres y mujeres han mostrado que el envejecimiento puede alterar la distribución de las fibras tipo I y II. A medida que envejecemos, los músculos tienden a perder las unidades motoras tipo II, lo que aumenta el porcentaje de fibras tipo I.

## Revisión

- La mayoría de los músculos esqueléticos contiene fibras tipo I y tipo II.
- Los distintos tipos de fibras tienen diferentes actividades de ATPasa de miosina. La ATPasa en las fibras tipo II actúa más rápidamente y suministra energía para la contracción muscular con mayor velocidad que la ATPasa en las fibras tipo I.
- Las fibras tipo II tienen un retículo sarcoplásmico mucho más desarrollado, lo que mejora el aporte de calcio necesario para la contracción muscular.
- Las motoneuronas  $\alpha$  que inervan unidades motoras tipo II son más grandes e inervan más fibras que las motoneuronas  $\alpha$  correspondientes a las unidades motoras tipo I. Por consiguiente, las unidades motoras tipo II tienen más fibras (y más grandes) que contraer y pueden producir más fuerza que las unidades motoras tipo I.
- Las proporciones de las fibras tipo I y tipo II en los músculos de los miembros superiores e inferiores suelen ser similares.
- Las fibras tipo I presentan mayor resistencia aeróbica y son ideales para las pruebas de resistencia de baja intensidad.
- Las fibras tipo II son más adecuadas para las actividades anaeróbicas. Las fibras tipo IIa desempeñan un papel importante en el ejercicio de alta intensidad. Las fibras tipo IIx se activan cuando las demandas de fuerza muscular son altas.

## Reclutamiento de fibras musculares

Cuando una motoneurona  $\alpha$  lleva un potencial de acción a las fibras musculares en la unidad motora, todas las fibras en la unidad generan fuerza. Si se activan más unidades motoras, se produce más fuerza. Cuando se precisa poca fuerza, sólo algunas unidades motoras son estimuladas para actuar. Recuerde de nuestro análisis anterior que las unidades motoras tipo IIa y tipo IIx contienen más fibras musculares que las unidades motoras tipo I. La contracción de los músculos esqueléticos implica un reclutamiento progresivo de las unidades motoras tipo I y después tipo II, según los requisitos de la actividad que se ejecuta. A medida que aumenta la intensidad de la actividad, se incrementa la cantidad de fibras reclutadas en el siguiente orden, de manera aditiva: tipo I  $\rightarrow$  tipo IIa  $\rightarrow$  tipo IIx.

La mayoría de los investigadores coincide en que las unidades motoras generalmente se activan sobre la base de un orden fijo de reclutamiento de fibras. Esta teoría se conoce con el nombre de **principio de reclutamiento ordenado**, en el que las unidades motoras dentro de un músculo dado parecen seguir cierto orden. Tomemos el músculo bíceps braquial como ejemplo: supongamos un total de 200 unidades motoras, ordenadas en una escala de 1 a 200. Para una contracción muscular extremadamente sutil que requiera muy poca producción de fuerza, se reclutaría la unidad motora ubicada en el primer lugar. A medida que aumentarían los requisitos de producción de fuerza, se reclutarían las unidades 2, 3, 4, etc., hasta llegar a una contracción muscular máxima que activaría la mayor parte de las unidades motoras, si no todas. Para producir una fuerza determinada, se suelen reclutar las mismas unidades motoras cada vez y en el mismo orden.

Un mecanismo que puede explicar, en parte, el principio de reclutamiento ordenado es el **principio del tamaño**, que postula que el orden de reclutamiento de las unidades motoras está directamente relacionado con el tamaño de sus motoneuronas. Las unidades motoras que tienen motoneuronas más pequeñas se reclutarán primero. Puesto que las unidades motoras tipo I tienen motoneuronas más pequeñas, son las primeras unidades reclutadas en un movimiento con requerimientos de fuerza progresivamente mayores (que va desde un nivel muy bajo hasta uno muy alto de producción de fuerza). A continuación, se reclutan las unidades motoras tipo II en respuesta al aumento de la fuerza necesaria para llevar a cabo el movimiento. Aún queda resolver cómo el principio del tamaño se relaciona con movimientos atléticos complejos.

Durante actividades de larga duración, el ejercicio se efectúa a un ritmo submáximo, y la tensión en los músculos es relativamente baja. En consecuencia, el sistema nervioso tiende a reclutar aquellas fibras musculares más adecuadas para la actividad de resistencia: las fibras tipo I y algunas fibras tipo IIa. A medida que continúa el ejercicio, estas fibras agotan su principal fuente de energía (el



glucógeno), y el sistema nervioso debe reclutar más fibras tipo IIa para mantener la tensión muscular. Por último, cuando se agotan las fibras tipo I y IIa, posiblemente se recluten las fibras tipo IIx para continuar con el ejercicio.

Esto puede explicar por qué la fatiga puede instalarse por etapas durante actividades como la maratón, una carrera de 42 km. También parece explicar por qué exige un gran esfuerzo consciente mantener cierto ritmo cerca del final de la actividad. Este esfuerzo consciente deriva en la activación de fibras musculares que no se reclutan fácilmente. Dicha información es de importancia práctica para entender los requisitos específicos de entrenamiento y rendimiento.

## Revisión

- Las unidades motoras dan respuestas de todo o nada. La activación de más unidades motoras produce más fuerza.
- En actividades de baja intensidad, las fibras tipo I generan la mayor parte de la fuerza muscular. A medida que aumenta la intensidad, se reclutan las fibras tipo IIa; y en los picos de intensidad, se activan las fibras tipo IIx. Durante actividades de larga duración, suele observarse el mismo patrón de reclutamiento.

## Tipos de fibra y éxito deportivo

Según lo que acabamos de exponer, aparentemente los deportistas que presentan un alto porcentaje de fibras tipo I pueden verse beneficiados en las pruebas de resistencia prolongadas, mientras que aquellos en los que predominan las fibras tipo II están mejor dotados para las actividades explosivas de alta intensidad y corta duración. ¿Es posible que las proporciones de los diferentes tipos de fibra muscular de un deportista determinen el éxito deportivo?

El Cuadro 1.3 muestra la composición de las fibras musculares de deportistas exitosos en diversos eventos deportivos y en comparación con no deportistas. Como anticipamos, los músculos de las piernas de los corredores de fondo, quienes dependen de su capacidad de resistencia, tienen un predominio de fibras tipo I.<sup>3</sup> Estudios llevados a cabo con corredores de fondo de elite de ambos sexos revelaron que el músculo gastrocnemio (pantorrilla) de muchos de estos deportistas contiene más del 90% de fibras tipo I. Asimismo, si bien el área de sección transversal de las fibras musculares varía considerablemente entre los corredores de fondo de elite, las fibras tipo I en los músculos de sus extremidades inferiores ocupan, en promedio, un 22% más del área de sección transversal que las fibras tipo II.

**CUADRO 1.3** Porcentajes y áreas de sección transversal de fibras tipo I y II en músculos seleccionados de deportistas hombres y mujeres

Deportista	Sexo	Músculo	% de fibras tipo I	% de fibras tipo II	ÁREA DE SECCIÓN TRANSVERSAL ( $\mu\text{m}^2$ )	
					Tipo I	Tipo II
Velocistas	M	Gastrocnemio	24	76	5 878	6 034
	F	Gastrocnemio	27	73	3 752	3 930
Corredores de fondo	M	Gastrocnemio	79	21	8 342	6 485
	F	Gastrocnemio	69	31	4 441	4 128
Ciclistas	M	Vasto externo	57	43	6 333	6 116
	F	Vasto externo	51	49	5 487	5 216
Nadadores	M	Deltoides posterior	67	33	—	—
Halterófilos	M	Gastrocnemio	44	56	5 060	8 910
	M	Deltoides	53	47	5 010	8 450
Triatletas	M	Deltoides posterior	60	40	—	—
	M	Vasto externo	63	37	—	—
	M	Gastrocnemio	59	41	—	—
Canoeros	M	Deltoides posterior	71	29	4 920	7 040
Lanzadores de bala	M	Gastrocnemio	38	62	6 367	6 441
No deportistas	M	Vasto externo	47	53	4 722	4 709
	F	Gastrocnemio	52	48	3 501	3 141

## Concepto clave

Se ha demostrado que los campeones mundiales de maratón tienen entre el 93 y el 99% de fibras tipo I en sus músculos gastrocnemios. Por su parte, los velocistas de clase mundial tienen apenas un 25% de dichas fibras en este músculo.

Por el contrario, el músculo gastrocnemio de los velocistas, quienes dependen de la velocidad y la fuerza, está compuesto principalmente de fibras tipo II. Aunque los nadadores tienden a presentar porcentajes más altos de fibras tipo I (60-65%) en los músculos de sus extremidades superiores que las personas desentrenadas (45-55%), no parecen existir diferencias aparentes respecto de la composición de los tipos de fibras entre nadadores entrenados y aquellos de elite.<sup>4,5</sup>

La composición de las fibras musculares en los corredores de fondo y en los velocistas difiere de forma notoria. Sin embargo, puede resultar un poco arriesgado contemplar la posibilidad de seleccionar velocistas y corredores de fondo campeones basándonos únicamente en el tipo de fibra muscular predominante. Otros factores, como la función cardiovascular, la motivación, el entrenamiento y el tamaño muscular, también contribuyen al éxito en pruebas de resistencia, velocidad y fuerza muscular. Así, la composición de las fibras por sí misma no constituye un factor pronóstico fiable del éxito deportivo.

## Utilización de los músculos

Hemos estudiado los distintos tipos de fibras musculares. Entendemos que todas las fibras de una unidad motora, cuando son estimuladas, actúan al mismo tiempo y que diferentes tipos de fibras se van reclutando por etapas, según la fuerza requerida para llevar a cabo una actividad. Ahora estamos en condiciones de regresar al nivel general y centrar nuestra atención en cómo funcionan todos los músculos para producir movimiento.

### Tipos de contracción muscular

Por lo general, el movimiento muscular puede clasificarse en tres tipos de contracciones: las concéntricas, las estáticas y las excéntricas. Al ejecutar un movimiento suave y coordinado, tal como correr y saltar, pueden producirse los tres tipos de contracciones. No obstante, para mayor claridad, examinaremos cada tipo por separado.

La acción principal de los músculos, el acortamiento, se denomina **contracción concéntrica**, el tipo más conocido de contracción. Para comprender el acortamiento muscular, recuerde nuestro análisis anterior sobre cómo los filamentos delgados y gruesos se deslizan entre sí. En una contracción concéntrica, los filamentos finos son arrastrados hacia el centro del sarcómero. Como se produce movimiento, las contracciones concéntricas son consideradas **contracciones dinámicas**.

Los músculos también pueden actuar sin moverse. En este caso, el músculo genera tensión pero su longitud permanece estática (invariable). Esta acción recibe el nombre de **contracción muscular estática o isométrica**, ya que el ángulo de la articulación no cambia. Se produce una contracción estática, por ejemplo, cuando uno trata de levantar un objeto más pesado que la fuerza generada por el músculo o cuando uno carga con el peso de un objeto manteniéndolo fijo con el codo flexionado. En ambos casos, la persona siente tensión muscular, pero la articulación no se mueve. En una contracción estática, los puentes cruzados de miosina se forman y se reciclan produciendo tensión, pero la fuerza externa es demasiado grande para que se muevan los filamentos delgados. Estos permanecen en su posición normal, de modo que no se produce el acortamiento. Si se pueden reclutar suficientes unidades motoras a fin de generar la fuerza necesaria para superar la resistencia, una contracción estática puede convertirse en una dinámica.

Los músculos pueden ejercer fuerza incluso mientras se alargan. Este movimiento representa una **contracción excéntrica**. Puesto que se produce un movimiento articular, también se trata de una contracción dinámica. Un ejemplo de contracción excéntrica es la acción del bíceps braquial cuando uno extiende el codo para bajar un gran peso. En este caso, los filamentos delgados son arrastrados lejos del centro del sarcómero, esencialmente estirándolo.

## Generación de fuerza

Cada vez que los músculos se contraen, ya sea una contracción concéntrica, estática o excéntrica, debe graduarse la fuerza desarrollada para satisfacer las necesidades de la tarea o actividad. Tomemos el golf como ejemplo: la fuerza necesaria para hacer entrar la bola en un hoyo a 1 m de distancia es mucho menor que la que se precisa para lanzar la bola a 250 m desde el punto de salida hasta el medio del *fairway*. La cantidad de fuerza muscular desarrollada depende de la cantidad y del tipo de unidades motoras activadas, de la frecuencia de estimulación de cada unidad motora, del tamaño del músculo, de la longitud del sarcómero y de la fibra muscular, y de la velocidad de contracción del músculo.

**Unidades motoras y tamaño del músculo** Se puede generar más fuerza cuando se activan más unidades motoras. Las unidades motoras tipo II generan más fuerza que las unidades motoras tipo I porque las primeras contienen más fibras musculares que las segundas. De manera similar, los músculos más grandes, como tienen más fibras musculares, pueden producir más fuerza que los músculos más pequeños.

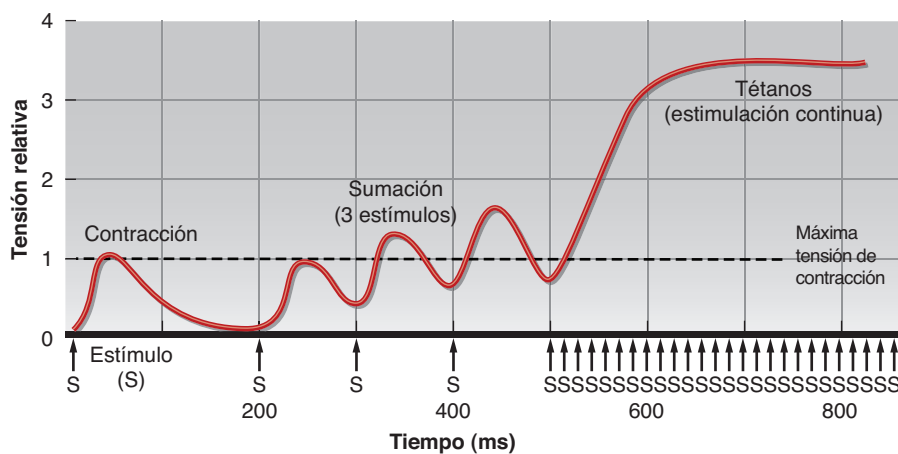
**Frecuencia de estimulación de las unidades motoras: frecuencia de disparo** Una sola unidad motora puede ejercer niveles variables de fuerza según la frecuencia de estimulación. La Figura 1.12 ilustra lo ante-

dicho.<sup>1</sup> La menor respuesta contráctil de una fibra muscular o de una unidad motora a un único estímulo eléctrico se denomina **contracción simple**. Una serie de tres estímulos en una secuencia rápida, antes de la relajación completa del primer estímulo, puede derivar en un aumento aún mayor de fuerza o tensión. Este proceso recibe el nombre de **sumación**. La estimulación continuada a frecuencias más altas puede conducir al estado de **tétanos**, lo que da como resultado la máxima fuerza o tensión de la fibra muscular o unidad motora. **Frecuencia de disparo** es el término utilizado para describir el proceso por el cual la tensión de una unidad motora dada puede variar desde el estado de contracción simple hasta el de contracción tetánica mediante el incremento de la frecuencia de estimulación de esta unidad motora.

**Longitud de las fibras musculares y de los sarcómeros** Cada fibra muscular tiene una longitud óptima respecto de su capacidad para generar fuerza. Recordemos

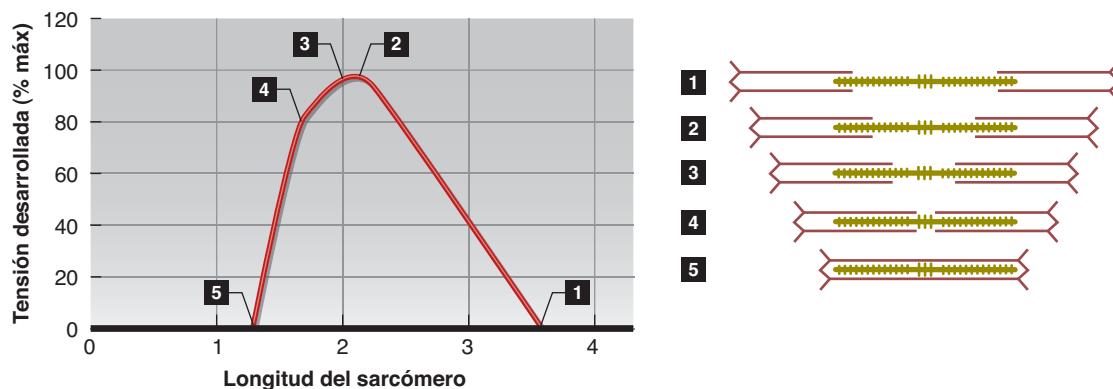
que una fibra muscular dada consta de sarcómeros conectados de un extremo a otro y que estos sarcómeros están formados por filamentos gruesos y delgados. La longitud óptima de los sarcómeros se define como la longitud en la que se produce un solapamiento óptimo de los filamentos gruesos y los delgados. Así, se maximiza la interacción de los puentes cruzados. Esto queda ilustrado en la Figura 1.13.<sup>6</sup> Cuando un sarcómero se estira por completo (1) o se acorta (5), la fuerza que se genera es escasa o directamente nula, dado que hay poca interacción de los puentes cruzados.

**Velocidad de contracción** La capacidad para generar fuerza también depende de la velocidad de contracción muscular. Durante las contracciones concéntricas (acortamiento), el desarrollo de la fuerza máxima disminuye progresivamente a velocidades más altas. Cuando intentamos levantar un objeto muy pesado, tendemos a hacerlo despacio, maximizando la fuerza que podemos



**FIGURA 1.12** Variación de fuerza o tensión producida sobre la base de la frecuencia de estimulación eléctrica, que ilustra el concepto de contracción, sumación y tétanos.

Adaptado, con autorización, de G.A. Brooks, et al., 2005, *Exercise Physiology: human bioenergetics and its applications*, 4ª ed. (Nueva York: McGraw-Hill), 388. Con autorización de McGraw-Hill Companies.

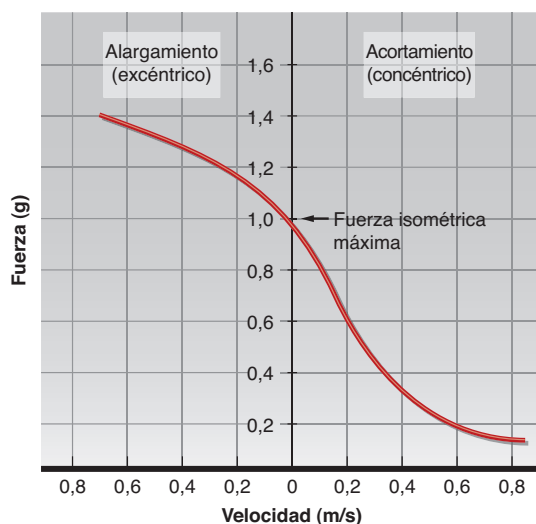


**FIGURA 1.13** Variación de fuerza o tensión producida (% de la máxima) con los cambios en la longitud del sarcómero, lo cual ilustra el concepto de la longitud óptima para la producción de fuerza.

Adaptado, con autorización, de B.R. Macintosh, P.F. Gardiner y A.J. McComas, 2006, *Skeletal muscle: Form and function*, 2ª ed. (Champaign, IL: Human Kinetics), 156.



aplicar sobre él. Si lo sujetamos y tratamos de levantarlo rápidamente, es probable que no lo logremos o que incluso suframos una lesión. Sin embargo, con contracciones excéntricas (alargamiento), ocurre lo contrario, puesto que, si son rápidas, permiten la máxima aplicación de la fuerza. Estas relaciones se representan en la Figura 1.14; las contracciones excéntricas figuran a la izquierda y las concéntricas a la derecha.



**FIGURA 1.14** Relación entre la producción de fuerza y la velocidad de alargamiento y acortamiento muscular. Obsérvese que la capacidad del músculo para generar fuerza es mayor durante las acciones excéntricas (alargamiento) que durante las acciones concéntricas (acortamiento).

## Revisión

- Entre los atletas de elite, la composición de los tipos de fibras musculares difiere según el deporte y el evento deportivo del que formen parte: las pruebas de velocidad y fuerza muscular implican porcentajes más altos de fibras tipo II, mientras que las pruebas de resistencia implican porcentajes más altos de fibras tipo I.
- Los tres tipos principales de contracción muscular son: concéntrica, en la que el músculo se acorta; estática o isométrica, en la que el músculo actúa, pero el ángulo articular permanece invariable; y excéntrica, en la que el músculo se alarga.
- La producción de fuerza aumenta a través del reclutamiento de más unidades motoras y a través del incremento en la frecuencia de estimulación (frecuencia de disparo) de las unidades motoras.
- La producción de fuerza se maximiza en la longitud óptima del músculo. En este punto, la cantidad de energía acumulada y la cantidad de puentes cruzados de actina y miosina unidos son óptimas.
- La velocidad de contracción también afecta la cantidad de fuerza producida. Para la contracción concéntrica, se logra la fuerza máxima con contracciones más lentas. Cuanto más nos acercamos a la velocidad cero (estática), más fuerza puede generarse. No obstante, con contracciones excéntricas, un movimiento más rápido permite más producción de fuerza.

## Conclusión

En este capítulo revisamos los componentes del músculo esquelético. Consideramos las diferencias en los tipos de fibra y el impacto que causan sobre el rendimiento físico. Aprendimos el modo en que los músculos generan fuerza y producen movimiento. Ahora que entendemos cómo se produce el movimiento, es momento de dirigir nuestra atención a cómo se abastece de energía. En el siguiente capítulo, nos enfocaremos en el metabolismo y en la producción de energía.

## Palabras clave

acoplamiento excitación-contracción

actina

adenosintrifosfatasa (ATPasa)

adenosintrifosfato (ATP)

células satélite

contracción concéntrica

contracciones dinámicas

contracción excéntrica

contracción muscular estática (isométrica)

contracción simple

endomisio

epimisio

fascículo

fibras tipo I

fibras tipo II

fibras musculares

frecuencia de disparo

golpe de fuerza

miofibrillas

miosina

motoneurona $\alpha$	sarcoplasma
nebulina	sistema musculoesquelético
perimisio	sumación
plasmalema	teoría de los filamentos deslizantes
potencial de acción	tétanos
principio de reclutamiento ordenado	titina
principio del tamaño	tropomiosina
puentes cruzados de miosina	troponina
retículo sarcoplásmico	túbulos transversales (túbulos T)
sarcolema	unidad motora
sarcómero	velocidad contráctil ( $V_o$ )

## Preguntas

1. Enumere y defina los componentes anatómicos de una fibra muscular.
2. Enumere los componentes de una unidad motora.
3. ¿Cuáles son los pasos del acoplamiento excitación-contracción?
4. ¿Cuál es el papel del calcio en la contracción muscular?
5. Describa la teoría de los filamentos deslizantes. ¿Cómo se acortan las fibras musculares?
6. ¿Cuáles son las características básicas de las fibras musculares tipo I y tipo II?
7. ¿Qué papel desempeña la genética a la hora de determinar las proporciones de los tipos de fibra muscular y la posibilidad de éxito en determinadas actividades?
8. Describa la relación entre el desarrollo de la fuerza muscular y el reclutamiento de las unidades motoras tipo I y tipo II.
9. Diferencie y proporcione ejemplos de contracciones concéntricas, estáticas y excéntricas.
10. ¿Qué dos mecanismos utiliza el cuerpo para aumentar la producción de fuerza en un solo músculo?
11. ¿Cuál es la longitud óptima de un músculo para el desarrollo de la fuerza máxima?
12. ¿Cuál es la relación entre el desarrollo de la fuerza máxima y la velocidad de las contracciones de acortamiento (concéntricas) y de alargamiento (excéntricas)?

