

## Introducción

La contracción muscular requiere una respuesta coordinada de los sistemas cardiocirculatorio y pulmonar con el fin de aportar la energía necesaria para el trabajo muscular. Otros sistemas (endocrino, renal, digestivo) también responden al ejercicio, pero, aunque su participación en la ejecución general es imprescindible, desde el punto de vista de la regulación de aporte energético al músculo no son tan relevantes, al menos de manera directa.

En términos genéricos se puede afirmar que la mayor parte de la energía necesaria para la realización de ejercicio de resistencia aeróbica se obtiene predominantemente de la oxidación de sustratos en las mitocondrias, con una pequeña cantidad adicional de energía que proviene de reacciones bioquímicas que tienen lugar en el citosol celular. Por lo tanto, una adecuada y coordinada respuesta de los principales sistemas implicados en llevar el oxígeno hasta las mitocondrias (cardiocirculatorio y pulmonar) es fundamental desde un punto de vista energético y, por consiguiente, en el propio desempeño muscular.

La mayor parte de la energía necesaria para la realización de ejercicio de resistencia aeróbica se obtiene predominantemente de la oxidación de sustratos en las mitocondrias, con una pequeña cantidad adicional de energía que proviene de reacciones bioquímicas que tienen lugar en el citosol celular.



lización de la actividad física. Una respuesta eficiente y coordinada facilitará la llegada de oxígeno a las mitocondrias, y con ello la producción de energía (ATP) desde las rutas metabólicas oxidativas. Una inadecuada o insuficiente respuesta cardiocirculatoria y/o pulmonar conllevará siempre un elevado estrés celular con mayor participación de rutas metabólicas cuyos procesos se desarrollan en el citosol celular (glucólisis), hecho que inevitablemente se vincula con una limitación temporal en el desarrollo del ejercicio, es decir, con la fatiga (**Fig. 1-1**).

Por tanto, para que la célula muscular esquelética pueda obtener energía suficiente para llevar a cabo la contracción muscular en un ambiente oxidativo, es decir, con participación mayoritaria del oxígeno, se requiere:

- Una adecuada mecánica pulmonar (músculos respiratorios y parénquima pulmonar) para llevar el oxígeno del aire ambiente hasta los alvéolos.
- Apropiados procesos de difusión alveolo-capilar.
- Una bomba cardíaca eficaz, que por un lado impulse la sangre oxigenada hacia los músculos metabólicamente activos, y por otro, adecúe su rendimiento a las necesidades del intercambio gaseoso pulmonar.
- Un sistema de circulación pulmonar que permita un acoplamiento entre el flujo sanguíneo regional y la ventilación pulmonar.
- Un sistema de vasos sanguíneos con suficiente capacidad y funcionalidad para llevar la sangre oxigenada impulsada por el corazón hasta la proximidad de las células musculares activas.
- Una sangre con suficiente capacidad de transporte de oxígeno (hemoglobina, glóbulos rojos).

Así pues, en el contexto del denominado ejercicio de resistencia aeróbica, la respuesta de los sistemas cardiocirculatorio y pulmonar condicionan los procesos energéticos que se desarrollan en las células musculares durante la rea-

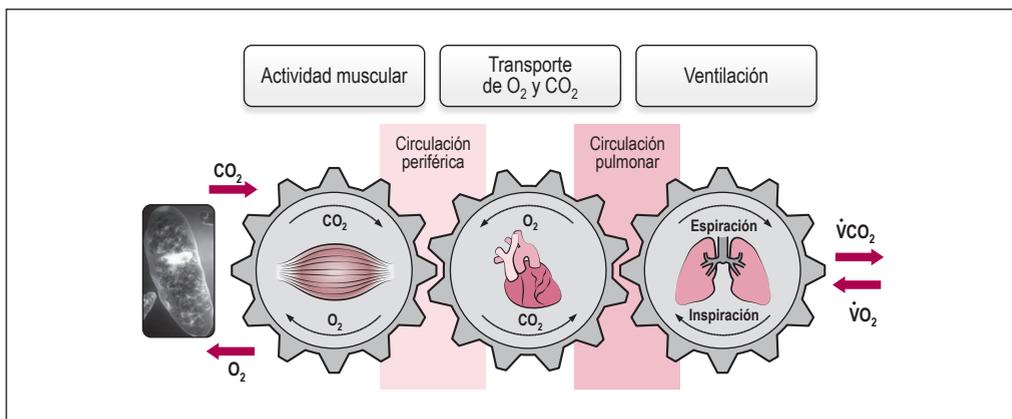


Figura 1-1. Interacción de los distintos órganos y sistemas que participan en el consumo de  $O_2$ . (Adaptado de Wasserman, 1987).

- Una apropiada estructura y ultraestructura intracelular, disponibilidad de sustratos y actividad enzimática para poder utilizar eficazmente el oxígeno aportado.
- Sistemas de control ventilatorio capaces de regular tanto las concentraciones de oxígeno y dióxido de carbono arteriales, como las variaciones del pH. (Fig. 1-2).

Así, el entrenamiento de resistencia aeróbica tiene como objetivo optimizar todas y cada una de estas necesidades, con el fin de alcanzar el máximo rendimiento físico. Por otra parte, cualquier menoscabo en la funcionalidad de al-

guno de estos factores llevará asociado un descenso de la capacidad funcional aeróbica, tal y como acontece en la insuficiencia cardíaca, la enfermedad pulmonar obstructiva crónica o en una mitocondriopatía genética, entre otras patologías.

Es importante conceptualizar que ante la ejecución de una orden motora voluntaria, es el músculo esquelético el que toma el protagonismo como eje fundamental de la respuesta al ejercicio de órganos y sistemas. Así, la necesidad energética muscular condicionará la activación cardiocirculatoria y/o pulmonar, teniendo en cuenta que una mayor o menor eficiencia

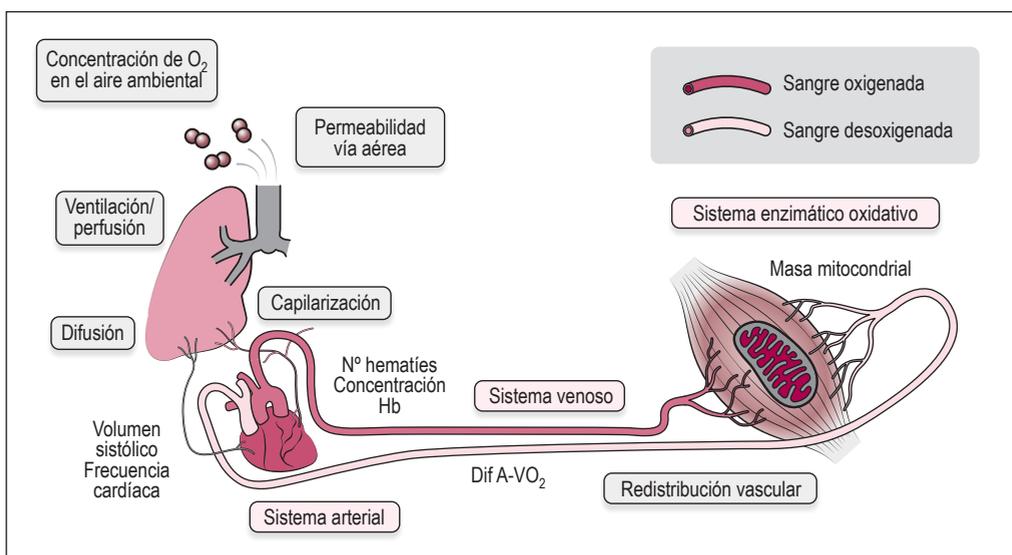


Figura 1-2. Funciones fisiológicas que condicionan el consumo de  $O_2$ .

muscular, exigirá una menor o mayor respuesta de esos sistemas.

La necesidad energética muscular condicionará la mayor o menor activación cardiocirculatoria y/o pulmonar.



### LA CÉLULA MUSCULAR ESQUELÉTICA

Los músculos esqueléticos contienen diferentes perfiles de células (fibras) musculares agrupadas y distribuidas porcentualmente en dos tipologías: *tipo I* y *tipo II*. Las características de las fibras musculares se agrupan en base a sus propiedades bioquímicas y contráctiles (**Tabla 1-1**).

Así, las fibras tipo I (o *fibras lentas*) tardan más tiempo en desarrollar su máxima tensión interna que las fibras tipo II (*fibras rápidas*) una vez estimuladas ( $\approx 80$  ms frente a  $\approx 30$  ms, respectivamente).

Las *fibras tipo I* tienen, entre otras características:

- **Baja actividad de la enzima miosina-ATPasa**, que es la enzima clave para lograr la interacción entre la actina y la miosina, separando el fosfato terminal del ATP;
- **Baja actividad de las enzimas que regulan la actividad y disponibilidad del  $Ca^{++}$** ; y,
- **Baja capacidad del retículo sarcoplásmico para recuperar el  $Ca^{++}$  difundido al citosol.**

En relación a la denominada transición aeróbica-anaeróbica, las diferencias más interesantes entre ambos tipos de fibras están en los aspectos bioquímicos, concretamente en su capacidad oxidativa y glucolítica. Así, las fibras tipo I, ricas en mioglobina, poseen mayores niveles de enzimas oxidativas que las fibras tipo II, y estas últimas mayores niveles de enzimas glucolíticas.

Las *fibras tipo II* se dividen en IIa y IIx, correspondiendo a las IIx el perfil genuino atribuido a las fibras II; las fibras IIa, aun considerándose fibras rápidas en su conjunto, poseen un mayor perfil oxidativo que las fibras IIx.

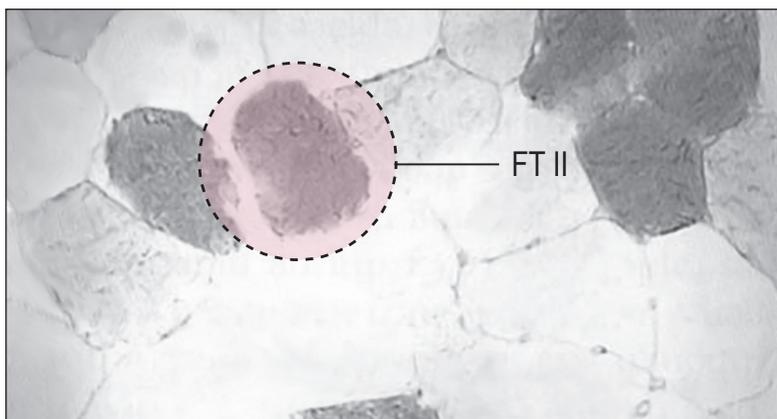
Respecto a los sustratos almacenados en las fibras musculares, el glucógeno se halla en similar cuantía en ambos tipos de fibras, mientras que el contenido de triglicéridos es hasta tres veces superior en las fibras I, lo que indica que éstas son las encargadas de metabolizar ácidos grasos para la obtención de energía de forma más notable (**Fig. 1-3**).

Por otra parte, las evidencias sugieren que las fibras tipo I son más eficientes que las tipo II, desarrollando más trabajo o tensión muscular por unidad de sustrato energético utilizado.

Los aspectos estructurales, bioquímicos y energéticos otorgan a las fibras musculares tipo I una gran resistencia a la fatiga.



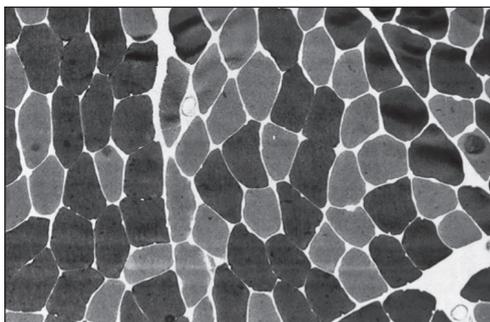
	Tipo I	Tipo IIa	Tipo IIx
<b>Contracción</b>	Lenta	Rápida	Muy rápida
<b>Tamaño de la fibra</b>	Pequeña	Intermedia	Grande
<b>Color</b>	Roja	Roja	Blanca
<b>Actividad ATPasa</b>	Baja	Intermedia	Alta
<b>Mioglobina</b>	Alta	Alta	Baja
<b>Glucógeno</b>	Alta	Alta	Alta
<b>Triglicéridos</b>	Alta	Baja	Baja
<b>Mitocondrias</b>	Alta	Alta	Baja



**Figura 1-3.** Almacenes de glucógeno. FT II: fibras tipo II.

Aunque las características estructurales y bioquímicas de las fibras musculares vienen genéticamente determinadas en su mayor parte, el entrenamiento específico se asocia a adaptaciones notables en las diferentes fibras musculares. Así, una fibra tipo II de un atleta de resistencia aeróbica podrá llegar a tener mayores concentraciones de enzimas oxidativas que las fibras lentas de una persona de hábitos sedentarios.

Tanto las características innatas, como las adaptaciones vinculadas a estímulos aplicados sobre las fibras musculares, están condicionadas por las características de la inervación de estas células. Así, todas las fibras musculares pertenecientes a una unidad motora poseen iguales características metabólicas y estructurales. En el ser humano, y en la mayoría de los mamíferos, la distribución de las fibras musculares inervadas por una unidad motora en el paquete muscular adopta el patrón «en mosaico» (Fig. 1-4), lo que facilita la transmisión de fuerzas entre los sarcómeros contiguos.



**Figura 1-4.** Patrón de distribución de las fibras musculares en mosaico.

Tanto las características innatas, como las adaptaciones vinculadas a estímulos aplicados sobre las fibras musculares, están condicionadas por las características de la inervación de estas células



La distribución de los tipos de fibras en el músculo esquelético humano varía de individuo a individuo, y de músculo a músculo. Así, el sóleo posee más fibras lentas ( $\approx 80\%$ ) que el gastrocnemio ( $\approx 50\%$ ) o el músculo tríceps braquial ( $\approx 20-50\%$ ). Por otra parte, los atletas de resistencia aeróbica de élite poseen invariablemente una proporción muy alta de fibras musculares tipo I ( $\approx 70-75\%$ ).

Si bien el entrenamiento no puede conseguir modificar sustancialmente lo genéticamente establecido en relación a la proporción de fibras I y II, sí que se han descrito cambios significativos dentro de la tipología II; así, las características de las fibras IIa y IIx son muy influenciadas por entrenamientos específicos, pudiendo adoptar perfiles diferentes en función de los estímulos recibidos.

Las características de las fibras IIa y IIx son muy influenciadas por entrenamientos específicos, pudiendo adoptar perfiles diferentes en función de los estímulos recibidos.



Está claro pues, que la denominada transición aeróbica-anaeróbica, o si se prefiere la cuantía o proporción de participación de las rutas

metabólicas oxidativas y glucolíticas durante el ejercicio, dependerá en primer término de las características musculares de los sujetos, esto es, de sus características genéticas. Sobre esa base genotípica, el entrenamiento puede modular y has-

ta cierto punto modificar algunas de esas propiedades (en algunas de forma muy notable), lo que repercutirá inevitablemente tanto en la disponibilidad de sustratos, como en la utilización de rutas metabólicas para la obtención de energía.

### FIBRAS MUSCULARES TIPO I

Las *fibras musculares tipo I* obtienen la mayor parte del ATP para la contracción del metabolismo aeróbico, es decir, de las vías metabólicas dependientes de la presencia de oxígeno en la célula. Para disponer de un adecuado aporte de oxígeno al interior celular son necesarias adaptaciones que faciliten su cesión, entre las que se pueden destacar las siguientes:

- **Adecuada respuesta pulmonar y cardiocirculatoria** (que permita transportar el oxígeno desde el aire ambiente hasta las fibras musculares)
- **Excelente irrigación capilar** (que permita aumentar la superficie de intercambio gaseoso y de sustratos energéticos con la sangre)
- **Elevadas concentraciones de mioglobina** (que permitan captar gran cantidad de oxígeno sanguíneo)

Por otra parte, para conseguir generar energía que permita la contracción eficaz de las fibras musculares tipo I, son necesarias adaptaciones que faciliten su eficacia energética, entre las que se pueden destacar las siguientes:

- **Mitocondrias grandes y numerosas en el sarcoplasma** (que permitan un buen desarrollo de las reacciones metabólicas del ciclo de Krebs y de la fosforilación oxidativa)
- **Elevado contenido y nivel de activación de enzimas de la cadena respiratoria y del ciclo de Krebs** (que permita una mayor eficacia y velocidad en generar ATPs en las mitocondrias)
- **Adecuados almacenes de triglicéridos y glucógeno** (que permitan disponer de suficientes sustratos energéticos próximos al lugar de oxidación celular)

### FIBRAS MUSCULARES TIPO IIa

Las *fibras musculares IIa*, presentan una velocidad de contracción unas 3-4 veces mayor a las fibras I, siendo además las fibras musculares de mayor grosor. El retículo sarcoplásmico está mucho más desarrollado que en las fibras de tipo I, precisamente para albergar mayor cantidad de calcio en sus cisternas, que va a condicionar un rápido acoplamiento excitación-contracción. Desde un punto de vista metabólico, en estas fibras los procesos energéticos son más dependientes de la glucólisis anaeróbica, a pesar de mantener un alto potencial oxidativo, por lo que depósitos de glucógeno en su interior serán importantes, junto con elevadas actividades glucogenolíticas y glucolíticas.

### FIBRAS MUSCULARES TIPO IIx

Las *fibras tipo IIx*, se caracterizan por tener alto contenido en almacenes de glucógeno (al ser el sistema energético predominante la glucólisis), baja resistencia a la fatiga (como resultado del sistema anaeróbico preponderante), baja concentración de mioglobina con pocos capilares por fibra (sistema aeróbico poco desarrollado) y elevada actividad ATPasa, con el fin de favorecer las contracciones musculares rápidas.

## PATRONES DE ACTIVACIÓN DE LAS FIBRAS MUSCULARES

El inicio del movimiento requiere órdenes motoras que, descendiendo desde la corteza motora por los tractos espinales descendentes,

alcanzan las motoneuronas medulares. Hay que tener en cuenta que las neuronas corticales, más que estimular músculos individuales, son capaces de estimular motoneuronas de distintos núcleos motores medulares, produciendo el movimiento de varias articulaciones, algo ne-

cesario para el desplazamiento en actividades aeróbicas (caminar, correr, nadar, etc.) (Tiidus et al., 2014).

Así pues, la activación progresiva de las neuronas corticales va a posibilitar un mayor reclutamiento de unidades motoras, que permitirá desarrollar la fuerza necesaria en el grupo de músculos implicados en una determinada actividad para aumentar progresivamente la intensidad del ejercicio. Por tanto, el aumento de intensidad de ejercicio estará determinado por la cantidad de unidades motoras activadas y por el grado de activación individual en cada una de ellas. Las unidades motoras se activan o reclutan de una forma selectiva siguiendo el llamado «principio del tamaño» (Fig. 1-5).

El aumento de intensidad de un ejercicio estará determinado por la cantidad de unidades motoras activadas y por el grado de activación individual en cada una de ellas.



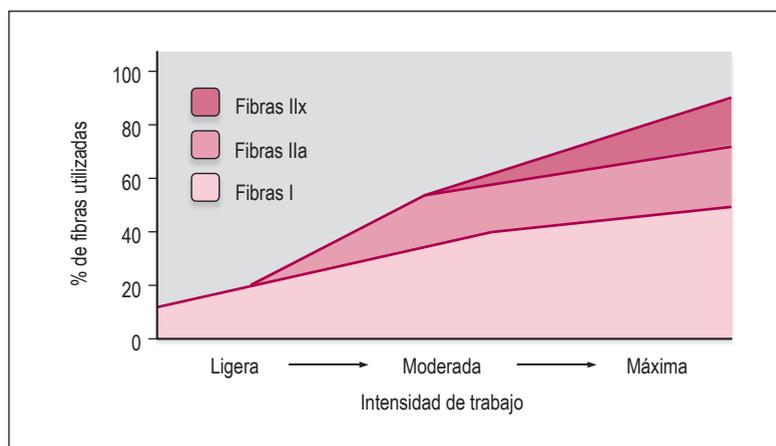
Dado que los axones que inervan a las fibras musculares tipo I (lentas, oxidativas) son de pequeño calibre, con un bajo nivel de excitación, y una velocidad de propagación del impulso nervioso de unos 60-70 m/s, en ejercicios de baja intensidad, la actividad muscular se sustentará fundamentalmente mediante la participación preferente de las fibras musculares tipo I, que serán las que metabólicamente soportarán la mayor parte de las necesidades energéticas. Para aumentar la intensidad de

ejercicio se deberán activar progresivamente más unidades motoras, y esto propiciará que un mayor número de fibras musculares tipo I se puedan contraer, y con ello aumentar la tensión interna y la fuerza aplicada. La electromiografía de superficie integrada (iEMG) permite cuantificar la actividad bioeléctrica por medio del *root mean square* voltaje o RMS-EMG, que se correlaciona con el número de unidades motoras activas. Pues bien, un análisis del RMS-EMG nos muestra claramente un patrón de reclutamiento lineal progresivo de unidades motoras tipo I, que permitirá el desarrollo de una mayor intensidad de ejercicio (Fig. 1-6).

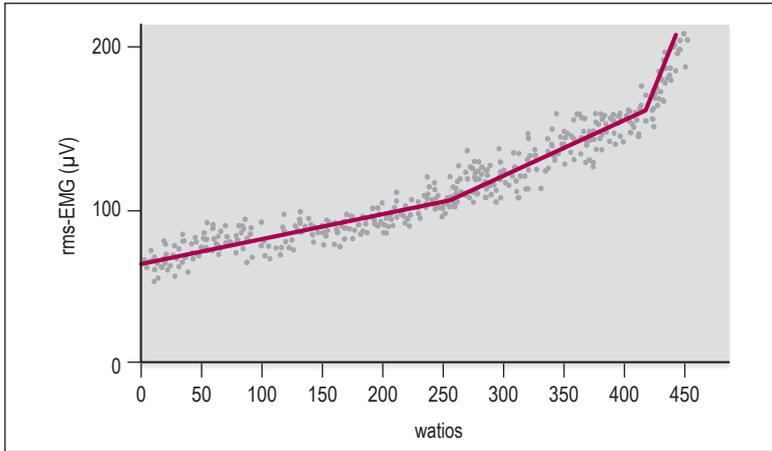
## BIOENERGÉTICA DE LAS FIBRAS MUSCULARES

Los sustratos energéticos de los cuales el músculo esquelético obtiene la energía para transformarla en energía mecánica son, fundamentalmente, las grasas y los hidratos de carbono. Las proteínas actúan también como sustratos energéticos en condiciones especiales (ejercicios muy prolongados, ejercicio en ayuno, etc.), pero habitualmente desempeñan otras funciones en el organismo (síntesis de tejidos, síntesis de hormonas, síntesis de enzimas, etc.).

Los sustratos mencionados no son utilizados directamente por la célula muscular. Todos ellos deben ceder la energía contenida en sus enlaces químicos para mantener los niveles adecuados de trifosfato de adenosina (ATP), ya que la célula muscular sólo es capaz de obtener directamente la energía química de este com-



**Figura 1-5.** Reclutamiento progresivo de los diferentes tipos de fibras musculares según la intensidad de trabajo.



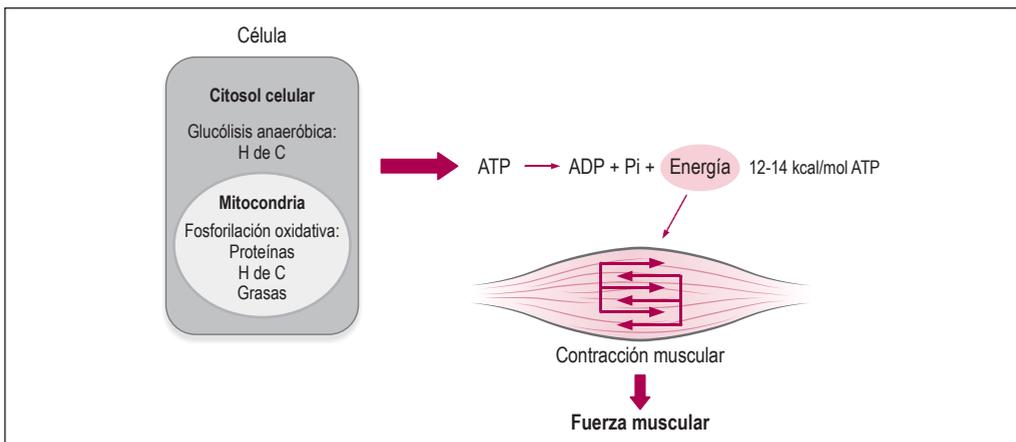
**Figura 1-6.** Patrón electromiográfico como respuesta a un ejercicio de intensidad creciente en cicloergómetro.

puesto de alta energía y transformarla en energía mecánica. De manera que el metabolismo energético de nuestras células musculares va a consistir esencialmente en una serie de transferencias de energía para conseguir que la célula disponga de las cantidades de ATP necesarias para satisfacer las demandas energéticas en cada momento. La energía liberada en la célula muscular por la hidrólisis del ATP varía con las condiciones de temperatura y pH, pero se ha calculado que durante la contracción muscular puede llegar a 12-14 kcal/mol. El músculo esquelético utiliza esa energía para provocar cambios conformacionales en su ultraestructura (interacción actina-miosina) que se manifiestan internamente por acortamiento del sarcómero o aumento de tensión, y externamente por generar fuerza aplicada (**Fig. 1-7**).

El fin último del metabolismo energético de las fibras musculares es conseguir la cantidad de ATP necesaria para satisfacer las demandas energéticas en cada momento.



La actividad de la enzima ATPasa en la interacción actina-miosina es el acontecimiento principal en la utilización del ATP durante la actividad muscular. Así, la mayoría de la hidrólisis del ATP durante el ejercicio muscular (60-70 %) es debido a la actividad ATPasa de la miosina. Hay otras dos enzimas ATPasa que contribuyen a la hidrólisis total del ATP durante el ejercicio, y son las que controlan los movimientos de calcio, sodio y potasio a través de las membranas. La enzima ATPasa del retí-



**Figura 1-7.** Formas de obtención de energía de la célula muscular. H de C: hidratos de carbono.

culo sarcoplásmico bombea iones calcio al interior de las vesículas durante la fase de relajación de la contracción muscular (Fig. 1-8). Ya que el calcio ha de ser transportado desde áreas de menor concentración (citósol) hacia otras de mayor concentración (retículo sarcoplásmico), se requiere energía para conseguir este transporte. Se ha sugerido que entre un 20-30 % de los ATP utilizados durante la contracción muscular pueden ser hidrolizados por la ATPasa del retículo sarcoplásmico durante la fase de relajación muscular. Por otra parte, la enzima ATPasa de la bomba sodio-potasio

también hidroliza ATP para restaurar el potencial de membrana durante la relajación muscular, aunque su contribución en la hidrólisis total de ATP durante la actividad muscular es de menos del 10 % de los ATP consumidos (Fig. 1-9).

La actividad de la enzima ATPasa en la interacción actina-miosina es el acontecimiento principal en la utilización del ATP durante la actividad muscular ✓

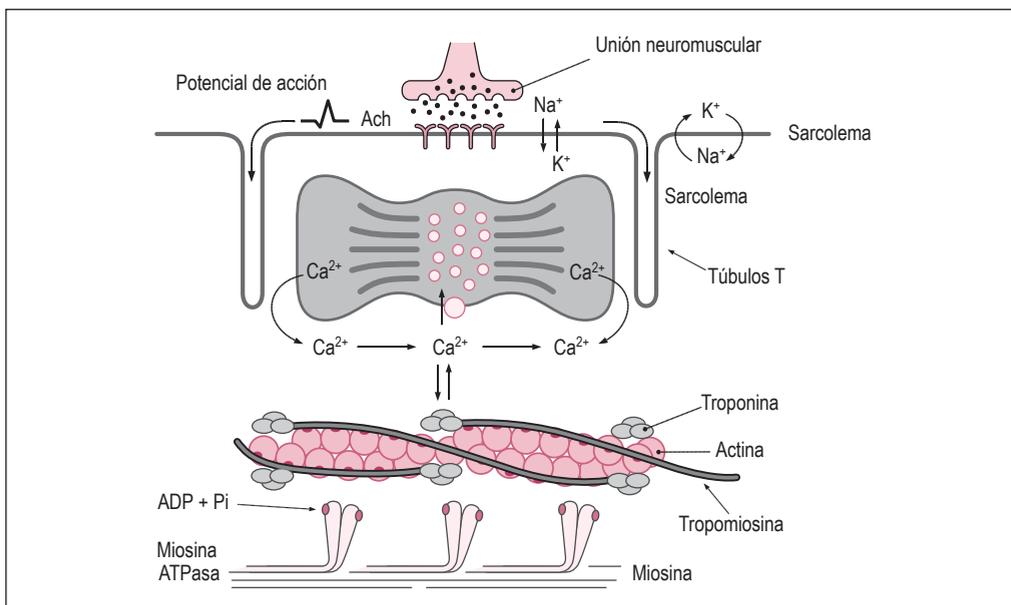


Figura 1-8. Pasos para la contracción muscular.

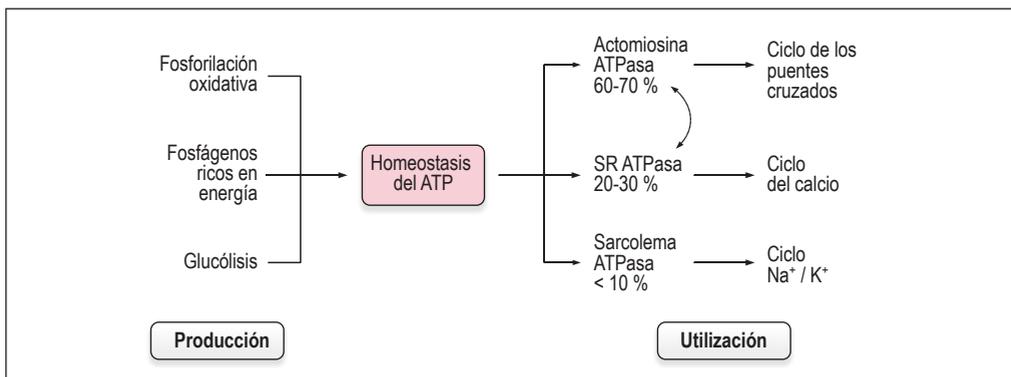


Figura 1-9. Utilización del ATP durante la contracción muscular. SR ATPasa: ATPasa del retículo sarcoplásmico.