

CAPÍTULO

5

Temas que se consideran en este capítulo

Energía inmediata: Sistema ATP-CrP

Energía a corto plazo: Sistema del ácido láctico

Energía a largo plazo: Sistema aeróbico

Fibras musculares de contracción rápida y lenta

Espectro energético del ejercicio

Consumo de oxígeno durante la recuperación:

La denominada «deuda de oxígeno»

Resumen

Preguntas para razonar

Referencias seleccionadas



Transferencia energética durante el ejercicio en el ser humano

Objetivos

- Identificar los tres sistemas energéticos del organismo y explicar sus contribuciones relativas en el ejercicio con relación a la intensidad y duración.
- Describir las diferencias del umbral del lactato en sangre entre las personas sedentarias y las entrenadas aeróbicamente.
- Resumir el comportamiento del consumo de oxígeno en el tiempo durante 10 minutos de ejercicio moderado.
- Dibujar la relación entre el consumo de oxígeno y la intensidad del ejercicio durante un ejercicio incremental hasta el agotamiento.
- Diferenciar entre los dos tipos de fibras musculares del organismo.
- Explicar las diferencias del patrón de consumo de oxígeno en la recuperación del ejercicio moderado y agotador, incluyendo los factores que explican la EPOC de cada modo de ejercicio.
- Exponer los procedimientos óptimos de recuperación del ejercicio de ritmo constante y del que no tiene ritmo constante.
- Explicar el fundamento de la utilización del ejercicio intermitente en los programas de entrenamiento interválico.

La actividad física es el principal estímulo para el metabolismo energético. En el *sprint* de las carreras y las pruebas ciclistas, el gasto energético de todo el organismo en los campeones de nivel mundial puede ser 40 ó 50 veces mayor que el gasto energético en reposo. Por otro lado, durante la carrera de maratón, menos intensa y más prolongada, las necesidades energéticas superan aun entre 20 y 25 veces los niveles de reposo. Este capítulo explica la interacción de los diversos sistemas energéticos del organismo en la transferencia energética durante el reposo y durante el ejercicio de diferentes intensidades.

Energía inmediata: Sistema ATP-CrP

Las pruebas de corta duración e intensidad elevada como el *sprint* de 100 m, la carrera de natación de 25 m, el golpe sobre una pelota de tenis durante el servicio, o el levantamiento de un peso pesado, necesitan un aporte de energía rápido e inmediato. Los fosfatos de energía elevada **trifosfato de adenosina (ATP)** y **creatina fosfato (CrP)** almacenados dentro de los músculos proporcionan esta energía de forma casi exclusiva. Estas fuentes intramusculares de energía se identifican con el término **fosfágenos**.

Cada kilogramo de músculo esquelético almacena aproximadamente 5 milimoles (mmol) de ATP y 15 mmol de CrP. Para una persona con una masa muscular de 30 kg, esto da entre 570 y 690 mmol de fosfágenos. Si la actividad física activa 20 kg de músculo, la energía de los fosfágenos almacenados podría propulsar un paseo rápido durante 1 minuto, una carrera lenta durante 20 a 30 segundos, o un *sprint* en carrera o natación durante unos 6 a 8 segundos. Por ejemplo, en la carrera de 100 m, el organismo no puede mantener una velocidad máxima durante más de este tiempo, y el corredor puede realmente desacelerar hacia el final de la carrera. *De esta forma, la cantidad de fosfágenos intramusculares influye de forma significativa sobre la capacidad para generar energía «rápida» durante breves periodos.* La enzima creatina quinasa, que desencadena la hidrólisis de la CrP para sintetizar ATP, regula la velocidad de degradación de los fosfágenos.

Aunque todos los movimientos utilizan fosfatos de alta energía, muchos utilizan casi exclusivamente la generación rápida de energía de este «sistema de energía». Por ejemplo, el éxito de la lucha libre, el levantamiento de pesas, los ejercicios de gimnasia, la mayoría de las pruebas atléticas como el disco, el peso, la pértiga y la jabalina y el béisbol y el voleibol necesitan un esfuerzo máximo breve pero intenso. Para el hockey sobre hielo, el fútbol, el hockey sobre hierba, el lacrosse y el baloncesto de más larga duración, otras fuentes de

energía reponen continuamente los almacenes musculares de fosfágenos. Con este fin, los hidratos de carbono, las grasas y las proteínas almacenados aportan la energía necesaria para recargar el depósito disponible de fosfatos de alta energía.

Energía a corto plazo: Sistema del ácido láctico

Los fosfágenos intramusculares deben sintetizarse de forma continua rápidamente para que el ejercicio intenso pueda continuar más allá de un periodo corto de tiempo. Durante el ejercicio intenso, el glucógeno intramuscular almacenado proporciona la fuente de energía para fosforilar el ADP durante la glucogenólisis anaerobia, formando lactato (véase el Capítulo 4, Figs. 4.8, 4.10).

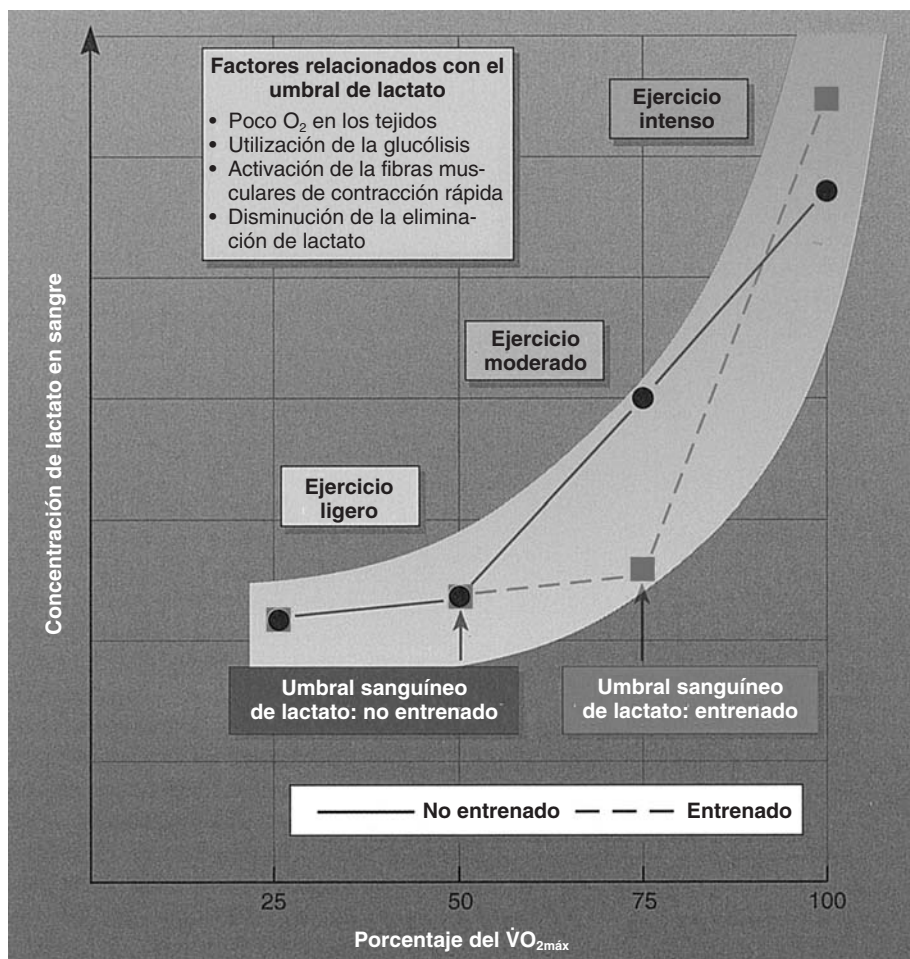
Sin un aporte (o utilización) adecuado de oxígeno para aceptar todos los hidrógenos que se forman en la glucólisis, el piruvato se convierte en lactato (piruvato + 2H → lactato). Esto mantiene la formación rápida de ATP mediante fosforilación anaeróbica a nivel del sustrato. La energía anaeróbica para sintetizar ATP a partir de la glucólisis puede contemplarse como una «reserva de combustible» que se activa cuando el cociente demanda de oxígeno/utilización de oxígeno es superior a 1.0, como sucede durante la última fase de un *sprint* en la carrera de 1500 m. La producción anaeróbica de ATP es crucial durante una carrera de 440 m o una carrera de natación de 100 m o en **deportes de muchos *sprint*** como el hockey sobre hielo, el hockey sobre hierba y el fútbol. Estas actividades necesitan una transferencia rápida de energía que supere la que aportan los fosfágenos almacenados. Cuando la intensidad del ejercicio disminuye (aumentando de esta manera la duración del ejercicio), la formación de lactato disminuye de igual manera.

Figura 5.1

Concentración de lactato en sangre a diferentes intensidades de ejercicio expresados como porcentaje del consumo máximo de oxígeno para personas con entrenamiento de resistencia y personas no entrenadas.

Acumulación de lactato en sangre

En el Capítulo 4 se indicó que continuamente se forma algo de lactato aun en condiciones de reposo. Sin embargo, la eliminación del lactato por el músculo cardíaco y los músculos esqueléticos inactivos equilibra su producción, con lo que no hay una producción neta de lactato. Sólo cuando la eliminación de lactato no corre paralela con su producción se acumula lactato. *El entrenamiento aeróbico da lugar a adaptaciones celulares que aumentan las velocidades de eliminación de lactato, de forma que sólo se acumula a intensidades muy altas del ejercicio.* En la Figura 5.1 se explica la relación general que existe entre el consumo de oxígeno (expresado como porcentaje respecto al máximo) y la concentración de lactato en sangre durante el ejercicio ligero, moderado e intenso en deportistas de resistencia y personas no entrenadas. Durante el ejercicio ligero y moderado en ambos grupos, el metabolismo aeróbico satisface de forma adecuada las demandas energéticas. Los tejidos inactivos oxidan rápidamente el lactato que se forma, lo que permite que el lactato sanguíneo permanezca bastante estable (esto es, no se acumula lactato neto), aun cuando aumente el consumo de oxígeno. En esencia, el ATP para la contracción muscular procede de las



reacciones generadoras de energía que necesitan la oxidación del hidrógeno.

El lactato sanguíneo comienza a aumentar exponencialmente a alrededor del 55% de la capacidad aeróbica máxima para una persona sana no entrenada. La explicación más utilizada para justificar el aumento de la concentración sanguínea de lactato en el ejercicio intenso es la hipoxia (carencia de oxígeno) tisular relativa. Con la carencia de oxígeno, la glucólisis anaeróbica satisface parcialmente las necesidades energéticas y la liberación de hidrógeno comienza a superar su oxidación en la cadena respiratoria. En este momento, se forma lactato al pasar al piruvato los hidrógenos de sobra que se producen en la glucólisis (véase la Fig. 4.10). Aumenta la formación de lactato a niveles progresivamente mayores de intensidad del ejercicio cuando el músculo activo no puede satisfacer aeróbicamente las demandas adicionales de energía.

Como muestra la Figura 5.1, las personas entrenadas tienen un patrón semejante de acumulación de lactato en sangre, excepto en el punto en que aumenta bruscamente el lactato sanguíneo. El punto de aumento brusco del lactato sanguíneo, que se conoce como **umbral sanguíneo del lactato (umbral láctico, comienzo de la acumulación de lactato en sangre, u OBLA)**, se produce a un alto porcentaje de la capacidad aeróbica de un deportista. Esta respuesta metabólica favorable en el atleta de resistencia puede deberse a una dotación genética (ej., distribución del tipo de fibra muscular), a adaptaciones musculares locales específicas del entrenamiento que favorecen una menor formación de lactato y una velocidad más rápida de eliminación, o a una combinación de estos factores.

El entrenamiento de resistencia aumenta significativamente la densidad capilar y el tamaño y número de las mitocondrias. También aumentan las concentraciones de diversas enzimas y agentes de transferencia que participan en el metabolismo aeróbico. Estas alteraciones potencian la capacidad celular para generar ATP de forma aeróbica, particularmente mediante la degradación de los ácidos grasos. Estas adaptaciones del entrenamiento también aumentan la intensidad del ejercicio antes de comenzar a acumularse el lactato en sangre. Por ejemplo, los deportistas de resistencia de nivel mundial pueden actuar a intensidades del ejercicio elevadas del 85 al 90% de su capacidad aeróbica máxima.

Umbral láctico en sangre

La intensidad del ejercicio en el punto de formación de lactato (umbral láctico en sangre) predice de forma eficaz el rendimiento del ejercicio aeróbico. La velocidad de marcha a la que el lactato sanguíneo comienza a formarse en marchadores de competición predice su rendimiento en la carrera con un 0.6% de su tiempo real de carrera.

El lactato que se forma en una parte de un músculo activo puede ser oxidado por otras fibras del mismo músculo o por tejido muscular vecino menos activo. La captación de lactato por las fibras musculares menos activas hace descender la concentración de lactato en sangre durante el ejercicio entre ligero y moderado y conserva la glucosa sanguínea y el glucógeno muscular en el trabajo prolongado. El concepto de umbral láctico y su relación con el rendimiento de resistencia aparece en el Capítulo 10.

Capacidad de producción de lactato

La capacidad para generar concentraciones altas de lactato durante el ejercicio aumenta la potencia máxima durante periodos cortos. Dado que los tejidos utilizan continuamente el lactato durante el ejercicio, la acumulación de lactato en sangre puede subestimar significativamente la producción total de lactato. La capacidad para generar una concentración elevada de lactato en el ejercicio máximo aumenta con un entrenamiento específico para el *sprint* y la potencia; por consiguiente, su sustracción disminuye esta ventaja.

Los deportistas «anaeróbicos» bien entrenados que hacen ejercicio de forma máxima durante periodos cortos generan concentraciones sanguíneas de lactato un 20 a 30% mayores que las personas no entrenadas con un ejercicio semejante. El aumento de los depósitos intramusculares de glucógeno con el entrenamiento de alguna manera proporciona una cantidad de energía mayor a través de la glucólisis anaeróbica. El aumento de la capacidad de producir lactato con un entrenamiento de tipo *sprint* también puede ser consecuencia de la mayor motivación que con frecuencia acompaña al entrenado (esto es, las personas entrenadas «se animan» a sí mismas a actuar más duro) y a un aumento aproximado del 20% de la actividad de las enzimas glucolíticas (especialmente la fosfofructoquinasa). Sin embargo, estas variaciones enzimáticas no son comparables al aumento, mucho mayor de dos o tres veces de las enzimas aeróbicas que induce el entrenamiento aeróbico.

El lactato sanguíneo como fuente de energía

En el Capítulo 4 se señaló que el lactato sanguíneo se utiliza como sustrato para recuperar la glucosa (gluconeogénesis) y como combustible directo para el músculo activo. Los estudios con trazadores isotópicos en el músculo y otros tejidos demuestran que el lactato producido en las fibras musculares de contracción rápida puede circular a otras fibras de contracción rápida o de contracción lenta para su conversión en piruvato. Éste, a su vez, se convierte en acetil-CoA para penetrar en el ciclo de Krebs y para su metabolismo energético aeróbico. Estas **lanzaderas de lactato** entre las células permiten que la glucogenólisis en una célula aporte a otras células combustible para su oxidación. *Esto hace que el músculo no sólo sea un lugar principal de pro-*

A destacar

Sobreentrenamiento: Demasiado de una cosa buena

Con el entrenamiento regular intenso y prolongado, especialmente en los deportes de resistencia, algunos deportistas experimentan **sobreentrenamiento**, **fatiga crónica** o **sobrecarga**. Como consecuencia, se deteriora el rendimiento normal del ejercicio debido a la dificultad para recuperarse de una sesión a otra de entrenamiento. El síndrome de sobreentrenamiento no es sólo una incapacidad a corto plazo para entrenarse como siempre o una pequeña bajada del rendimiento en competición, sino que implica una fatiga más crónica que se sufre durante las sesiones de entrenamiento y los periodos posteriores de recuperación. Se asocia también con un rendimiento bajo mantenido, infecciones frecuentes (particularmente de las vías respiratorias superiores) y malestar general y pérdida de interés por el entrenamiento de alto nivel. También son más frecuentes las lesiones. Aunque los síntomas específicos del sobreentrenamiento son propios de cada persona, los más habituales son aquellos que se resumen en la tabla. Se sabe poco acerca de la etiología de este síndrome, aunque parecen intervenir alteraciones neuroendocrinas que afectan al sistema nervioso simpático, así como alteraciones de la función inmunitaria. Estos síntomas persisten a menos que el deportista guarde reposo y la recuperación completa necesita semanas e incluso meses.

Posible papel de los hidratos de carbono en el sobreentrenamiento. El agotamiento gradual de las reservas corporales de los hidratos de carbono con el entrenamiento agotador repetitivo puede contribuir al síndrome de sobreentrenamiento. La figura demuestra que tras 3 días sucesivos de correr 16.1 km, el glucógeno del músculo del muslo está casi agotado, lo que sucede aunque la alimentación del corredor contenga entre el 40 y el 60% de calorías totales en forma de hidratos de carbono. Además, el tercer día de la carrera se utiliza alrededor del 72% menos de glucógeno que el primer día. No está claro cuál es el mecanismo por el que los agotamientos sucesivos de glucógeno pueden contribuir al sobreentrenamiento.

La reducción progresiva del entrenamiento (*tapering*) a veces ayuda. Los síntomas de sobreentrenamiento pueden ser entre ligeros y graves. Suelen producirse en personas muy motivadas, en los casos en que se produce un aumento importante del entrenamiento de forma brusca y en situaciones en las que no se han incluido descansos y recuperaciones suficientes en la planificación del entrenamiento. Los síntomas del sobreentrenamiento con frecuencia se observan antes de la competición de final de temporada; por lo tanto, para conseguir el máximo rendimiento los atletas deben reducir su volumen de entrenamiento y aumentar de forma significativa el consumo de hidratos de carbono durante varios días antes de la competición, una práctica que se denomina *tapering*. El objetivo de esta práctica es dar tiempo a los

Signos y síntomas del síndrome de sobreentrenamiento

Síntomas relacionados con el rendimiento

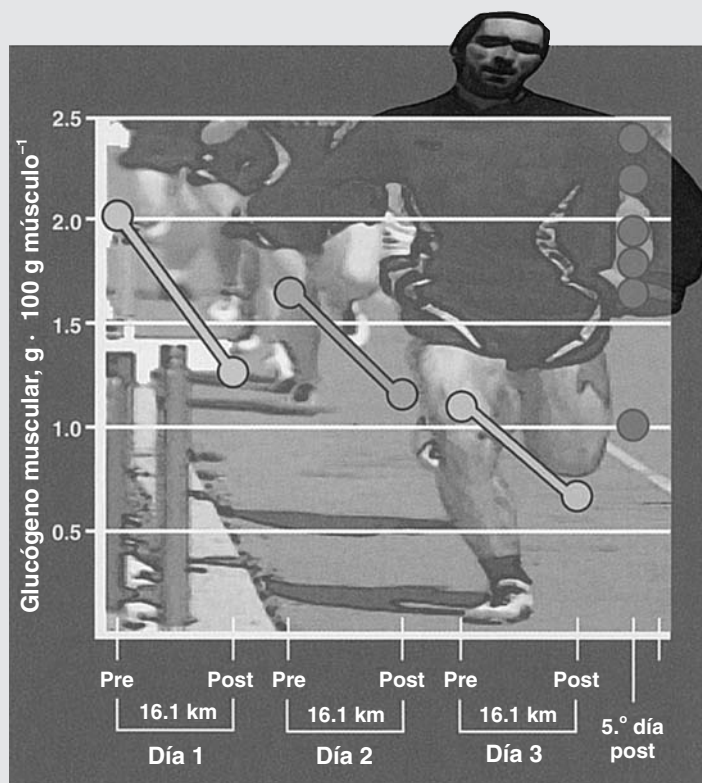
- Descenso del rendimiento
- Fatiga persistente
- Necesidad de una recuperación excesiva tras las competiciones
- Rendimiento inconsistente

Síntomas fisiológicos

- Descenso de la capacidad máxima de trabajo
- Cefaleas o dolores de estómago frecuentes
- Insomnio
- Rigidez persistente y dolores musculares/articulares
- Estreñimiento o diarrea frecuentes
- Pérdida inexplicada de apetito y de masa muscular
- Amenorrea
- Frecuencia cardíaca elevada en reposo

Síntomas psicológicos

- Depresión
- Apatía general
- Disminución de la autoestima
- Cambios del comportamiento
- Dificultad para concentrarse
- Pérdida del impulso competitivo



Variaciones de la concentración muscular de glucógeno de seis varones antes y después de cada carrera de 16.1 km realizada en tres días seguidos. Los valores individuales del glucógeno muscular medidos 5 días después de la última carrera se denominan «quinto día post» (De Costill, D.L., et al: Muscle glycogen utilization during prolonged exercise on successive days. *J. Appl. Physiol.*, 31:834, 1971).

músculos para que vuelvan a sintetizar glucógeno a los niveles máximos y así permitir que se restablezcan los depósitos a niveles preentrenamiento. La longitud mínima y óptima del período de *tapering* es variable. Algunos corredores y nadadores reducen su carga de entrenamiento al 60% hasta 21 días sin una reducción del rendimiento. Lo más adecuado parece dedicar de 3 a 7 días a reducir esa carga.

Referencias

Costill, C.L., et al.: Effects of reduced training on muscular power in swimmers. *Phys. Sportsmed.*, 13:94, 1985.

Krieder, R.B., et al.: *Overtraining in Sport*. Champaign, IL: Human Kinetics, 1998.

Kuipers, H.: Training and overtraining: an introduction. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 30:1137, 1998.

Lehmann, M., et al.: Autonomic imbalance hypothesis and overtraining syndrome. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 30:1140, 1998.

Raglin, J., and Bardukas, A.: Overtraining in athletes: the challenge of prevention. A consensus statement. *ACSM's Health & Fitness J.*, 3(2):27:1999.

Raglin, J.S., and Wilson, G.S.: Overtraining in athletes. In: *Emotion in Sports*, Hanin, Y.L. (ed.) Champaign, IL: Human Kinetics, 1999.

ducción de lactato, sino también un tejido principal de eliminación de lactato a través de su oxidación.

El músculo oxida la mayor parte del lactato que produce, sin liberar lactato a la sangre. Además, el hígado acepta del torrente sanguíneo el lactato generado por el músculo y sintetiza glucosa a través de las reacciones gluconeogénicas del ciclo de Cori (Capítulo 4). La glucosa procedente del lactato sigue una de las dos rutas siguientes. Vuelve en la sangre al músculo esquelético para el metabolismo energético o se emplea para sintetizar glucógeno y almacenarlo. Estos usos del lactato hacen de este producto secundario del ejercicio intenso un sustrato metabólico valioso.

Energía a largo plazo: Sistema aeróbico

Aunque la liberación de energía en la glucólisis es rápida y no necesita oxígeno, en esta ruta sólo se produce un rendimiento total de ATP relativamente pequeño. En cambio, las reacciones metabólicas aeróbicas proporcionan la cantidad más grande de transferencia energética, especialmente si el ejercicio se prolonga más allá de 2 a 3 minutos.

Consumo de oxígeno durante el ejercicio

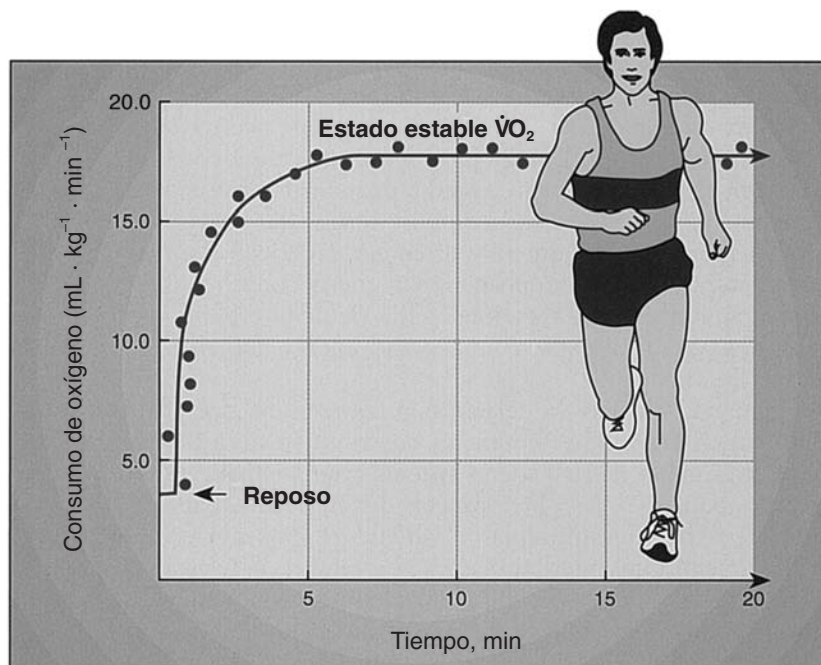
La curva de la Figura 5.2 presenta el consumo de oxígeno cada minuto de un

Figura 5.2

Cinética del consumo de oxígeno en el tiempo durante el trote continuo a un ritmo relativamente lento. Los puntos a lo largo de la curva son los valores del consumo de oxígeno determinados mediante espirometría de circuito abierto que se describe en el Capítulo 4.

trote lento que alcanza un estado estable a los 10 minutos. El eje vertical Y indica la utilización de oxígeno por las células (en forma de consumo de oxígeno), mientras que el eje X representa el tiempo. La abreviatura $\dot{V}O_2$ indica el consumo de oxígeno, mientras que la V señala el volumen consumido; el punto colocado sobre la V expresa el consumo de oxígeno por minuto. El consumo de oxígeno durante cada minuto puede determinarse fácilmente colocando el tiempo en el eje X y su punto correspondiente de consumo de oxígeno en el eje Y. Por ejemplo, tras correr 4 minutos, el consumo de oxígeno es igual aproximadamente a $17 \text{ mL} \cdot \text{kg} \cdot \text{min}^{-1}$.

En la gráfica puede verse que el consumo de oxígeno aumenta rápidamente durante los primeros minutos del ejercicio y alcanza una meseta relativa entre los minutos cuatro y seis. El consumo de oxígeno posteriormente permanece relativamente estable durante el resto del ejercicio. La meseta de la curva de consumo de oxígeno representa **el estado estable o tasa**



constante del metabolismo aeróbico, un equilibrio entre la energía que necesitan los músculos que trabajan y el ritmo de producción aeróbica de ATP. Las reacciones que consumen oxígeno proporcionan la energía para el ejercicio de estado estable; el lactato que se produce se oxida o se reconvierte en glucosa en el hígado, los riñones y los músculos esqueléticos. En estas condiciones metabólicas no se acumula lactato en sangre.

Muchos niveles de estados estables

Para algunas personas, descansar en la cama, trabajar por la casa y jugar un partido ocasional de golf es el espectro de ejercicio en un estado estable. Por otro lado, un corredor campeón de maratón puede correr 42 km en algo más de 2 horas y mantener un estado estable del metabolismo aeróbico. Este ritmo de poco más de 3-4 minutos por kilómetro es un logro fisiológico-metabólico magnífico. El mantener el estado estable a ese ritmo exige una capacidad funcional bien desarrollada para 1) llevar oxígeno suficiente a los músculos activos y 2) procesar el oxígeno dentro de las células musculares para la producción aeróbica de ATP.

Duración limitada del ejercicio de estado estable

Teóricamente, el ejercicio podría continuar indefinidamente si se realizara a un ritmo constante que supusiera un estado estable. Sin embargo, diversos factores diferentes a la motivación limitan la duración del esfuerzo a una tasa metabólica constante, entre ellos la importante pérdida de líquidos corporales con el sudor y el agotamiento de nutrientes esenciales, especialmente la glucosa sanguínea y el glucógeno almacenado en el hígado y el músculo activo.

Déficit de oxígeno

La curva de consumo de oxígeno representada en la Figura 5.2 no aumenta de forma inmediata hasta un estado estable desde el comienzo del ejercicio, sino que el consumo de oxígeno permanece considerablemente por debajo del nivel alcanzado en el estado estable en el primer minuto de ejercicio, aunque las necesidades energéticas del ejercicio permanezcan esencialmente sin variar a lo largo de todo el periodo de actividad. La «demora» temporal del consumo de oxígeno se produce debido a que el ATP satisface las necesidades energéticas inmediatas del músculo sin necesidad de oxígeno. El oxígeno es importante para las reacciones posteriores de transferencia energética en las que actúa como aceptor de electrones y se combina con los hidrógenos producidos durante:

- La glucólisis
- La β -oxidación de los ácidos grasos
- Las reacciones del ciclo de Krebs

Siempre existe un déficit de consumo de oxígeno en respuesta a un nivel de estado estable mayor, con independencia del modo de actividad o de la intensidad del ejercicio.

El déficit de oxígeno es la diferencia cuantitativa entre el oxígeno total que realmente se consume durante el ejercicio y la cantidad que debería haberse consumido si se hubiese alcanzado un metabolismo aeróbico estable inmediatamente tras comenzar el ejercicio. La energía que se aporta durante la fase de déficit del ejercicio procede predominantemente de la transferencia energética anaeróbica. Dicho en términos metabólicos, el déficit de oxígeno es la cantidad de energía producida a partir de los fosfágenos intramusculares almacenados más la energía que proporcionan las reacciones glucolíticas rápidas. Esto aporta energía de enlace fosfato hasta que el consumo de oxígeno y las demandas energéticas alcanzan el estado estable.

En la Figura 5.3 se expone la relación entre la cantidad del déficit de oxígeno y la contribución energética de los sistemas de energía ATP-CrP y ácido láctico. El ejercicio que genera un déficit de oxígeno de alrededor de 3 a 4 L agota sustancialmente los fosfatos intramusculares de alta energía. Por consiguiente, esta intensidad de ejercicio sólo puede continuar de acuerdo

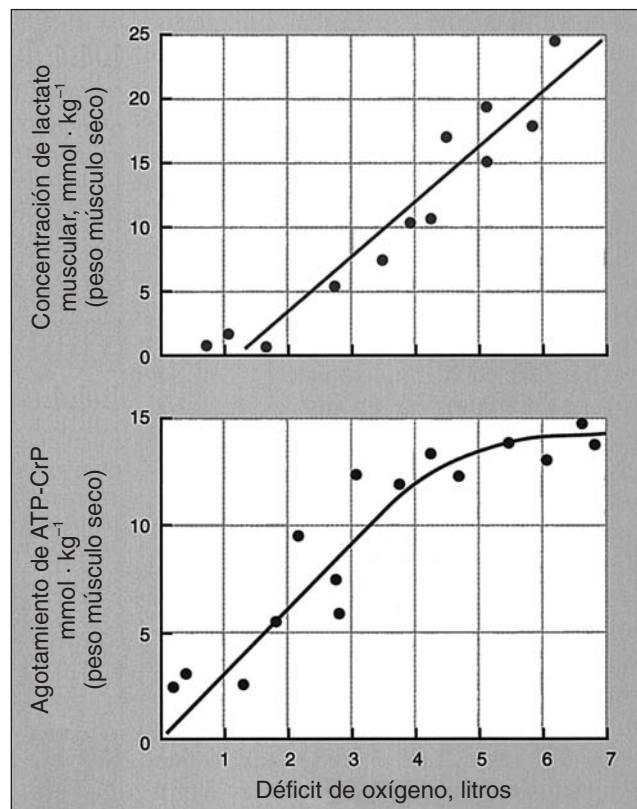


Figura 5.3

Agotamiento muscular de ATP y CrP y concentración muscular de lactato con relación al déficit de oxígeno (Adaptado de Pernow, B., y Karlsson, J.: Muscle ATP, CP and lactate in submaximal and maximal exercise. *En: Muscle Metabolism During Exercise*. Pernow, B., y Saltin, B. (eds). New York: Plenum Press, 1971).

con un sistema de «pago al contado» y el ATP debe reponerse continuamente, bien a través de la glucólisis o a través de la degradación aeróbica de los hidratos de carbono, las grasas y las proteínas. Curiosamente, el lactato comienza a aumentar en el músculo que realiza ejercicio mucho antes de que los fosfágenos alcancen su concentración más baja, lo que significa que la glucólisis aporta energía anaeróbica en las etapas iniciales del ejercicio vigoroso, incluso antes de que se hayan utilizado completamente los fosfatos de alta energía. *La energía que necesita el ejercicio no se produce mediante una serie de sistemas energéticos que se «conectan» o «desconectan» como un interruptor de luz, sino que el aporte energético en un músculo es una transición suave entre las fuentes anaeróbicas y aeróbicas, con un solapamiento considerable entre una fuente de transferencia energética y otra.*

Déficit de oxígeno en las personas entrenadas y no entrenadas. En la Figura 5.4 se muestra la respuesta del consumo de oxígeno durante un ejercicio submáximo en un cicloergómetro o un tapiz rodante de una persona entrenada y otra no entrenada. Se observa que llegan a valores semejantes de consumo de oxígeno alcanzando igual estado estable de $\dot{V}O_2$ durante ejercicios de intensidad ligera y moderada, para sujetos tanto entrenados como no entrenados. Sin embargo, la persona entrenada alcanza antes el estado estable y, por esto, tal persona tiene un déficit de oxígeno menor para la misma duración del ejercicio en comparación con la persona no entrenada. Esto significa un mayor consumo total de oxígeno durante el ejercicio en la persona entrenada, con un

componente anaeróbico de transferencia energética proporcionalmente menor. Una explicación posible de las diferencias del déficit de oxígeno entre las personas entrenadas y no entrenadas está relacionada con una capacidad bioenergética aeróbica más desarrollada en la persona entrenada. El aumento de la capacidad aeróbica se produce por el aumento de la función cardiovascular central o por las adaptaciones musculares locales inducidas por el entrenamiento que aumentan la capacidad muscular para generar ATP de forma aeróbica (véase el Capítulo 11). En la persona entrenada estas adaptaciones desencadenan antes la producción aeróbica de ATP en el ejercicio con una menor formación de lactato.

Consumo máximo de oxígeno

En la Figura 5.5 se representa la curva de consumo de oxígeno durante una serie de subidas a seis montículos a velocidad constante, cada uno de ellos progresivamente más empinado que el siguiente. En el laboratorio estos «montículos» se simulan aumentando la pendiente de la cinta sin fin, elevando la altura de un banco de escalones, colocando mayor resistencia al pedaleo en un cicloergómetro o aumentando la fuerza hacia delante del agua mientras que un nadador trata de mantener la velocidad en una esclusa de natación. Cada montículo sucesivo (equivalente a un aumento de la intensidad o carga del ejercicio) necesita un rendimiento energético mayor y de esta forma una mayor exigencia del metabolismo aeróbico. Durante las subidas de los primeros montículos los aumentos del consumo de oxígeno se relacionan lineal y proporcionalmente con la intensidad del ejercicio. El corredor mantiene la velocidad hasta los

dos últimos montículos, aunque el consumo de oxígeno no aumenta con la misma magnitud que en los montículos anteriores. De hecho, el consumo de oxígeno no se eleva durante la subida del último montículo.

El consumo máximo de oxígeno o simplemente el $\dot{V}O_{2m\acute{a}x}$ describe la región en la que el consumo de oxígeno alcanza la meseta y no aumenta (o aumenta sólo ligeramente) a pesar de un mayor aumento de la intensidad del ejercicio. El $\dot{V}O_{2m\acute{a}x}$

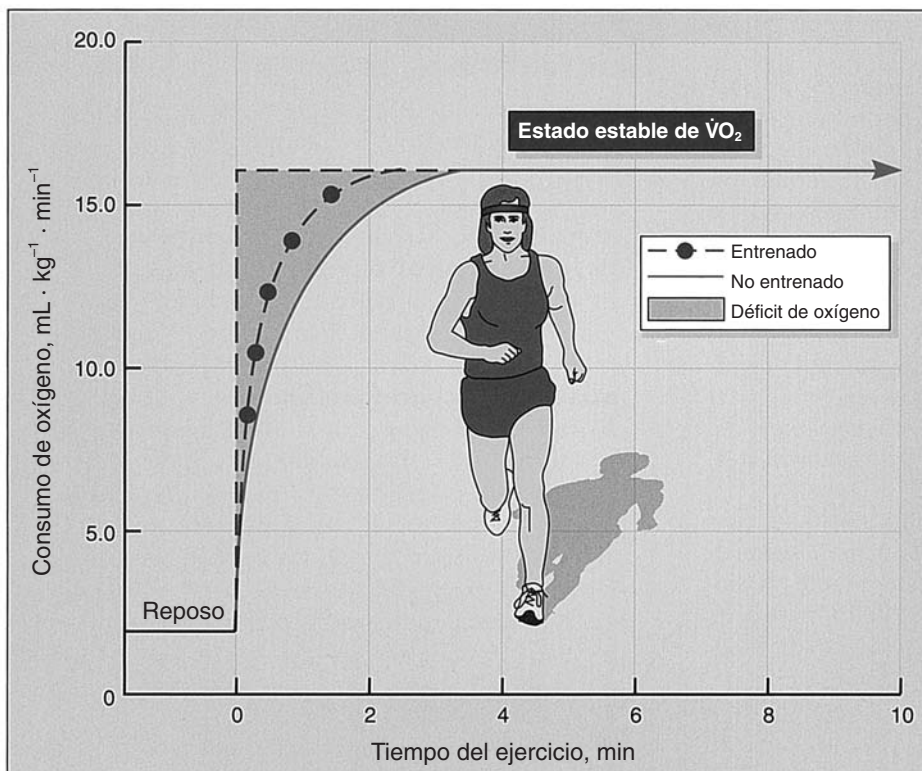
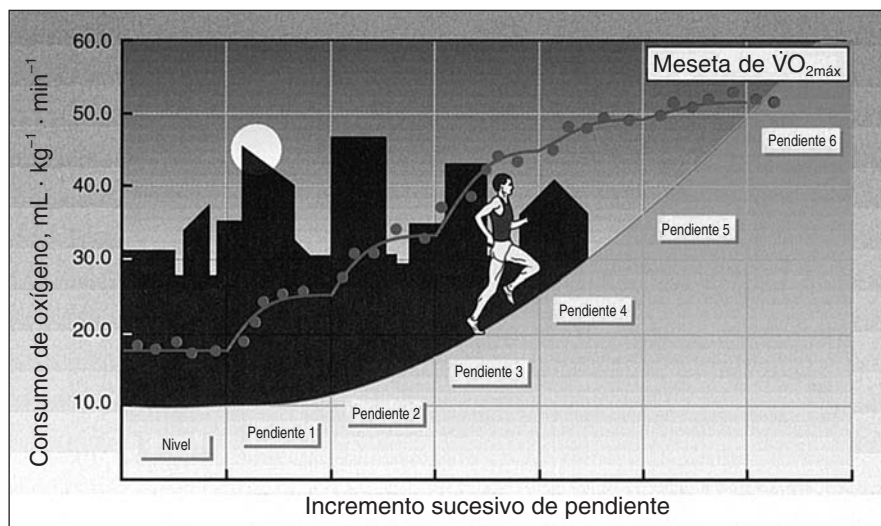


Figura 5.4

Consumo de oxígeno y déficit de oxígeno en personas entrenadas y no entrenadas durante el ejercicio submáximo en un cicloergómetro. Ambas personas alcanzaron el estado estable de $\dot{V}O_2$, pero la persona entrenada lo alcanzó a una velocidad más rápida, reduciendo el déficit de oxígeno.

**Figura 5.5**

Comportamiento del consumo de oxígeno mientras se asciende sobre una pendiente creciente. El $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ se alcanza en la zona en la que un mayor aumento de la intensidad del ejercicio no produce un aumento adicional del consumo de oxígeno. Los puntos sobre la curva son los valores del consumo de oxígeno medidos durante el ascenso.

tiene un gran significado fisiológico debido a que depende de la capacidad funcional y de la integración de los sistemas que se necesitan para el suministro, transporte, entrega y utilización del oxígeno.

El $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ señala la capacidad de una persona para sintetizar ATP de forma aeróbica. El ejercicio que se realiza por encima del $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ sólo puede tener lugar predominantemente por la transferencia energética de la glucólisis anaeróbica con formación de lactato. En estas condiciones, se deteriora el rendimiento y la persona no puede continuar con esa intensidad del ejercicio. Una gran formación de lactato, debida al esfuerzo muscular anaeróbico adicional, interrumpe la ya elevada velocidad de transferencia energética de la síntesis aeróbica de ATP. Utilizando una analogía económica: el aporte (síntesis aeróbica de ATP) no satisface la demanda (energía aeróbica que se necesita para el esfuerzo muscular). Un desequilibrio entre el aporte de energía aeróbica y la demanda afecta a la producción (se acumula lactato) y compromete el rendimiento del ejercicio.

Debido a la importancia de la capacidad aeróbica en la fisiología del ejercicio, en los capítulos siguientes se consideran con más detalle los aspectos del $\dot{V}O_{2\text{máx}}$, incluyendo su medida, significado fisiológico y función en el rendimiento de resistencia.

Fibras musculares de contracción rápida y lenta

Los fisiólogos del ejercicio han aplicado las técnicas invasoras de biopsia para estudiar las características funcionales y estructurales del músculo esquelético del ser humano (véase el Capítulo 1, pág. 21). El procedimiento de biopsia utiliza una aguja especial que se introduce en el músculo y obtiene aproximadamente entre 20 y 40 mg de tejido (el tamaño de un grano de arroz) para su análisis químico y microscópico. Se han identificado en el músculo esquelético

humano dos tipos diferentes de fibras: de contracción rápida y de contracción lenta. La proporción de cada tipo de fibra en un determinado músculo probablemente es bastante constante a lo largo de la vida.

Fibra de contracción rápida

Las **fibras musculares de contracción rápida**, que también se denominan fibras de tipo II, poseen una capacidad elevada de producción anaeróbica de ATP durante la glucólisis. Estas fibras tienen una velocidad de contracción rápida; se reclutan en actividades de *sprint* que dependen casi enteramente del metabolismo anaeróbico para obtener energía. La capacidad metabólica de las fibras de contracción rápida es también importante en los deportes que supongan cambiar de ritmo como el baloncesto, el fútbol, el lacrosse y el hockey sobre hierba. Estos deportes suelen necesitar una transferencia energética rápida mediante el metabolismo anaeróbico.

Fibra de contracción lenta

Las **fibras musculares de contracción lenta** o fibras de tipo I tienen una velocidad de contracción de alrededor de la mitad que las fibras de contracción rápida. Las fibras de contracción lenta poseen numerosas mitocondrias y una concentración elevada de las enzimas del metabolismo aeróbico. Tienen una capacidad mucho más grande de generar ATP de forma aeróbica que las fibras de contracción rápida. Como tal, el reclutamiento de la fibra muscular de contracción lenta predomina en actividades de resistencia que dependen casi exclusivamente del metabolismo aeróbico. La carrera o la natación de medias distancias o el baloncesto, el hockey sobre hierba y el fútbol necesitan una mezcla de ambas capacidades aeróbica y anaeróbica. Ambos tipos de fibras musculares se reclutan en esos deportes.

A partir de las consideraciones anteriores, ¿piensa que el tipo de fibra predominante en determinados músculos contribuye al éxito de un determinado deporte o actividad? En el Capítulo 12, se discute esta idea y

Consumo de oxígeno y tamaño corporal

Para ajustar los efectos de las variaciones del tamaño corporal sobre el consumo de oxígeno (se comprende que las personas de mayor tamaño normalmente consuman más oxígeno), los investigadores expresan con frecuencia el consumo de oxígeno en términos de masa corporal (lo que se denomina **consumo de oxígeno relativo**) como mililitros de oxígeno por kilogramo de masa corporal por minuto ($\text{mL} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$). En reposo, es de unos $3.5 \text{ mL} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ o $245 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$ (**consumo de oxígeno absoluto**) para una persona de 70 kg. Otras formas de relacionar el consumo de oxígeno con el tamaño del cuerpo y la composición corporal incluyen mililitros de oxígeno por kilogramo de masa magra por minuto ($\text{mL} \cdot \text{kg MM}^{-1} \cdot \text{min}$) y algunas veces mililitros de oxígeno por centímetro cuadrado de área muscular cruzada por minuto ($\text{mL} \cdot \text{cm MCSA}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$).

otros aspectos de cada tipo de fibra muscular y sus subdivisiones.

Espectro energético del ejercicio

En la Figura 5.6 se dibujan las contribuciones relativas de las fuentes de energía anaeróbica y aeróbica durante diversas duraciones de ejercicio máximo. Los datos son cálculos a partir de experimentos de laboratorio de carrera en cinta sin fin y en bicicleta estática. También pueden relacionarse con otras actividades en relación al tiempo. Por ejemplo, una carrera de *sprint* de 100 m es igual a cualquier actividad intensa que dure unos 10 segundos, mientras que una carrera de 800 m dura aproximadamente 2 minutos. El ejercicio intenso de 1 minuto incluye la carrera de 400 m lisos, la natación de 100 m y el baloncesto.

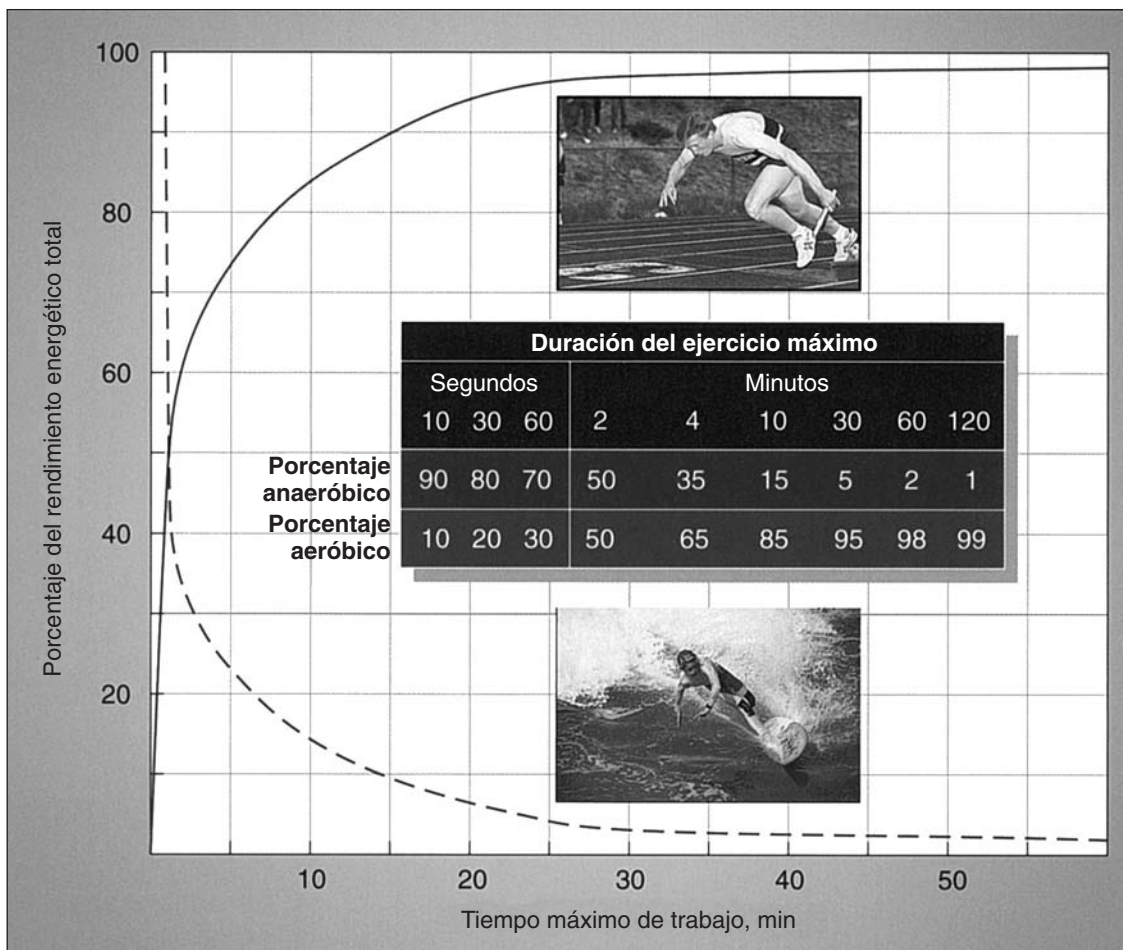


Figura 5.6

Contribución relativa del metabolismo energético aeróbico y anaeróbico durante el esfuerzo físico máximo de duraciones variables; 2 minutos de esfuerzo máximo necesitan alrededor del 50% de energía de los procesos aeróbico y anaeróbico. A un ritmo de nivel mundial de 2 minutos y 30 segundos por kilómetro, el metabolismo aeróbico aporta aproximadamente el 65% de la energía, mientras que el resto la generan los procesos anaeróbicos (Adaptado de Åstrand, P.O. y Rodahl, K.: *Textbook of Work Physiology*. New York: McGraw-Hill Book Company, 1977).

Cómo medir el trabajo en una cinta sin fin, un cicloergómetro y un banco de escalones

Un ergómetro es un aparato de ejercicios que cuantifica y estandariza el ejercicio físico en términos de trabajo y/o potencia. Los ergómetros más habituales son la cinta sin fin o tapiz rodante, el cicloergómetro, la manivela de mano, los escalones y el remoergómetro.

El trabajo (W) es la aplicación de una fuerza (F) a lo largo de una distancia (D):

$$W = F \times D$$

Por ejemplo, para una masa corporal de 70 kg y un salto vertical de 0.5 m, el trabajo realizado es igual a 35 kilogramos-metro (kg-m) (70 kg \times 0.5 m). Las unidades más habituales de medida para expresar el trabajo son: kilogramo-metro (kg-m), julios (J), Newton-metro (Nm) y kilocalorías (kcal).

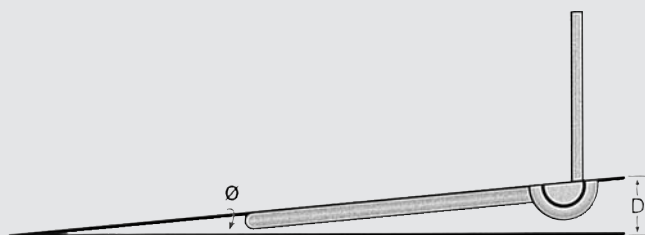
La potencia (P) es el W realizado por unidad de tiempo (T):

$$P = F \times D \div T$$

Cálculo del trabajo en la cinta sin fin o tapiz rodante

La imagen de una cinta sin fin es una cinta transportadora con un ángulo de inclinación y velocidad variables. El trabajo realizado en una cinta sin fin es igual al producto del peso (masa) de la persona (F) por la distancia vertical que consigue la persona caminando o corriendo por el plano inclinado. La distancia vertical es igual al seno del ángulo de la cinta (theta o θ) multiplicado por la distancia recorrida a lo largo del plano inclinado (velocidad de la cinta \times tiempo).

$$W = \text{Masa corporal (fuerza)} \times \text{Distancia vertical}$$



Ejemplo

Para un ángulo θ de 8° (medido con un inclinómetro o determinado conociendo la pendiente porcentual de la cinta), el seno del ángulo θ es 0.1392 (véase la tabla). La distancia vertical es la velocidad de la cinta multiplicada por la duración del ejercicio por el seno de θ . Por ejemplo, la distancia vertical en el plano inclinado mientras se camina a $5000 \text{ m} \cdot \text{hr}^{-1}$ durante 1 hora es igual a 696 m (5000×0.1392). Si una persona con una masa corporal de 50 kg caminó en una cinta sin fin con una inclinación de 8° (pendiente porcentual = aproximadamente 14%) durante 60 minutos a $5000 \text{ m} \cdot \text{hr}^{-1}$, el trabajo realizado fue:

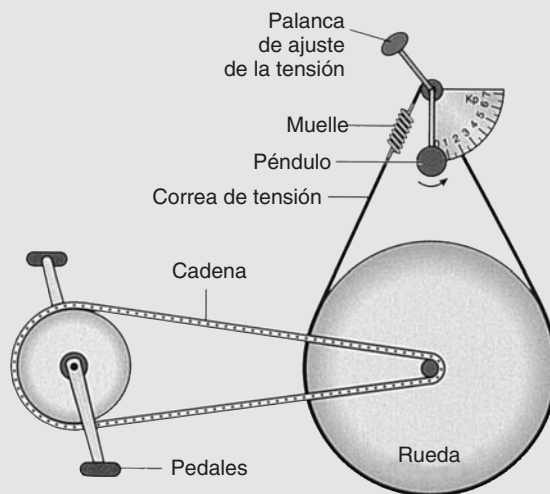
$$\begin{aligned} W &= F \times \text{distancia vertical (seno } \theta \times D) \\ &= 50 \text{ kg} \times (0.1392 \times 5000 \text{ m}) \\ &= 34\,800 \text{ kg-m} \end{aligned}$$

El valor de la potencia es igual a $34\,800 \text{ kg-m} \div 60 \text{ minutos}$ $580 \text{ kg-m} \cdot \text{min}^{-1}$

θ (grados)	Seno θ	Tangente θ	Pendiente porcentual
1	0.0175	0.0175	1.75
2	0.0349	0.0349	3.49
3	0.0523	0.0523	5.23
4	0.0698	0.0698	6.98
5	0.0872	0.0872	8.72
6	0.1045	0.1051	10.51
7	0.1219	0.1228	12.28
8	0.1392	0.1405	14.05
9	0.1564	0.1584	15.84
10	0.1736	0.1763	17.63
15	0.2588	0.2680	26.80
20	0.3420	0.3640	36.40

Cálculo del trabajo en el cicloergómetro

El cicloergómetro con freno mecánico contiene una rueda con una cadena alrededor de ella conectada por un pequeño muelle a un extremo y a una palanca de tensión ajustable en el otro extremo. Un péndulo de equilibrio indica la resistencia contra la rueda cuando ésta gira. El aumento de la tensión sobre la cadena incrementa el rozamiento sobre la rueda, que aumenta la resistencia al pedaleo. La fuerza (rozamiento de la rueda) es la carga de frenado en kilogramos o kilopondios (kp = fuerza que actúa sobre una masa de 1 kg a la aceleración normal de la gravedad). La distancia recorrida es igual al número de vueltas del pedal por la circunferencia de la rueda.



Ejemplo

Una persona que pedalea en un cicloergómetro que tiene una rueda con una circunferencia de 6 m a 60 rpm durante 1 minuto cubre una distancia (D) de 360 m cada minuto ($6 \text{ m} \times 60$). Si la resistencia de rozamiento en la rueda es igual a 2.5 kg, el trabajo total es:

$$\begin{aligned} W &= F \times D \\ &= \text{Distancia de rozamiento} \times \text{Distancia recorrida} \\ &= 2.5 \text{ kg} \times 360 \text{ m} \\ &= 900 \text{ kg-m} \end{aligned}$$

La potencia generada por el esfuerzo es igual a 900 kg·m en 1 min o $900 \text{ kg}\cdot\text{m} \cdot \text{min}^{-1}$ ($900 \text{ kg}\cdot\text{m} \div 1 \text{ min}$).

Cálculo del trabajo durante la subida de escalones

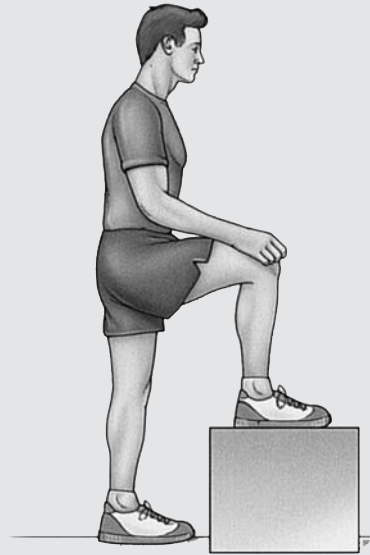
Sólo puede calcularse el trabajo vertical (positivo) en la subida del escalón. La distancia (D) es la altura del escalón multiplicada por el número de veces que los sube la persona; la fuerza (F) es igual a la masa corporal de la persona (kg).

Ejemplo

Si una persona de 70 kg sube escalones en un banco de 0.375 metros de altura a una velocidad de 30 subidas por minuto durante 10 minutos, el trabajo total es:

$$\begin{aligned} W &= F \times D \\ &= \text{Masa corporal, kg} \times (\text{Distancia vertical (m)} \times \text{subidas por min} \times 10 \text{ min}) \\ &= 70 \text{ kg} \times (0.375 \text{ m} \times 30 \times 10) \\ &= 7875 \text{ kg}\cdot\text{m} \end{aligned}$$

La potencia generada durante la subida de escalones es $787 \text{ kg}\cdot\text{m}\cdot\text{min}^{-1}$ ($7875 \text{ kg}\cdot\text{m} \div 10 \text{ min}$). ■



La intensidad y duración determinan la combinación

Los sistemas corporales de transferencia energética deberían contemplarse a lo largo de un espectro continuo de bioenergética del ejercicio. Las fuentes anaeróbicas aportan la mayor parte de la energía para los movimientos rápidos o durante el aumento de fuerza a una velocidad determinada. También, cuando comienza el ejercicio a velocidad rápida o lenta (de realizar unos saltos preparatorios a comenzar una carrera de maratón), los fosfágenos intramusculares proporcionan energía anaeróbica inmediata para las acciones musculares que se necesitan.

En el extremo de máximo esfuerzo de corta duración, los fosfágenos intramusculares ATP y CrP suministran la energía principal para todo el ejercicio. Los sistemas ATP-CrP y ácido láctico proporcionan alrededor de la mitad de la energía que se necesita para el ejercicio que dura 2 minutos que pretenda alcanzar el mejor rendimiento, mientras que el resto lo proporcionan las reacciones aeróbicas. Para el rendimiento más alto en el ejercicio intenso de 2 minutos, una persona debe poseer una capacidad bien desarrollada de metabolismo aeróbico y anaeróbico. El ejercicio intenso de duración intermedia realizado durante 5 a 10 minutos, como las carreras y la natación de media distancia o los deportes como el baloncesto y el fútbol, exige una transferencia de energía aeróbica mayor. La carrera de maratón de más larga duración, la natación y el ciclismo de fondo, el trote recreativo, el esquí de fondo y las

caminatas y el excursionismo necesitan un suministro constante de energía de procedencia aeróbica sin depender de la formación de lactato.

La intensidad y duración determinan el tipo de sistema energético y la mezcla metabólica que predomina durante el ejercicio. El sistema aeróbico predomina en el ejercicio de baja intensidad en el que las grasas son el combustible principal. El hígado aumenta notablemente su liberación de glucosa al músculo activo al progresar el ejercicio desde una intensidad baja a una intensidad elevada. De forma simultánea, el glucógeno almacenado en el interior del músculo actúa como la energía predominante de los hidratos de carbono durante las primeras fases del ejercicio y cuando aumenta la intensidad del ejercicio. Durante el ejercicio aeróbico de intensidad elevada, la ventaja de la dependencia selectiva del metabolismo de los hidratos de carbono está en su capacidad de transferencia energética dos veces más rápida en comparación con las grasas y las proteínas. Comparados con las grasas, los hidratos de carbono generan también alrededor de un 6% más de energía por unidad de oxígeno que se consume. Al continuar el ejercicio y agotarse el glucógeno muscular, penetran cada vez más grasas (triglicéridos intramusculares y AGL circulantes) en la mezcla metabólica para la producción de ATP. En el esfuerzo anaeróbico máximo (reacciones de la glucólisis), los hidratos de carbono son los únicos que contribuyen a la producción de ATP.

Un planteamiento razonable en el entrenamiento es analizar los componentes energéticos específicos de la

actividad y luego establece el régimen de entrenamiento para asegurar las adaptaciones fisiológicas y metabólicas óptimas. La mejora de la capacidad de transferencia energética normalmente mejora el rendimiento de esa actividad.

Fatiga nutricional

El agotamiento extenso del glucógeno hepático y muscular durante el ejercicio produce fatiga, a pesar de que el músculo dispone de oxígeno suficiente y una energía potencial casi ilimitada en las grasas almacenadas. Los atletas de resistencia habitualmente hablan de esta sensación extrema de fatiga como **pájara** o **alcanzar el muro**. La sensación de «alcanzar el muro» sugiere una incapacidad para continuar el ejercicio, que no es real, aunque haya dolor en los músculos activos y la intensidad del ejercicio decrezca de forma notable. El músculo esquelético no contiene la **enzima fosfatasa** (presente en el hígado) que libera glucosa desde el interior de las células; de esta forma, los músculos relativamente inactivos retienen todo su glucógeno. Existe controversia sobre por qué el agotamiento del glucógeno hepático y muscular durante el ejercicio prolongado reduce la capacidad del ejercicio. Parte de la respuesta es:

- La utilización de la glucosa sanguínea por el sistema nervioso central para obtener energía.
- El papel del glucógeno muscular como «cebador» del catabolismo de las grasas.
- La liberación de la energía de las grasas significativamente más lenta en comparación con la degradación de los hidratos de carbono.

Consumo de oxígeno durante la recuperación: La denominada «deuda de oxígeno»

Una vez que termina el ejercicio los procesos corporales no vuelven de forma inmediata a los niveles de reposo. En el ejercicio ligero (ej., golf, tiro con arco, bolos), la recuperación a la situación de reposo tiene lugar rápidamente y con frecuencia se pro-

duce sin darnos cuenta. Sin embargo, con una actividad física particularmente intensa (correr a toda velocidad los 800 m o tratar de nadar 200 m lo más rápidamente posible), el cuerpo tarda bastante en volver a los niveles de reposo. La diferencia de la recuperación entre el ejercicio ligero y el intenso se debe en gran parte a los procesos metabólicos y fisiológicos específicos de cada modalidad de ejercicio.

A.V. Hill (1886-1977), el fisiólogo británico premio Nobel (véase el Capítulo 1), denominó al consumo de oxígeno durante la recuperación **deuda de oxígeno**. En la actualidad ya no se utiliza este término, sino que los términos **consumo de oxígeno de la recuperación** o **consumo en exceso de oxígeno tras el ejercicio** (EPOC, del inglés *excess post-exercise oxygen consumption*) definen el consumo de oxígeno en exceso por encima del nivel de reposo durante la recuperación. El significado es el oxígeno total que se consume en la recuperación de un ejercicio y que está por encima del nivel basal previo al ejercicio.

La Figura 5.7 (A) muestra que el ejercicio ligero alcanza rápidamente el estado estable de $\dot{V}O_2$ y un pequeño déficit de oxígeno. Se produce una recuperación rápida de ese ejercicio con un EPOC pequeño. Durante el ejercicio aeróbico entre moderado e intenso (B), se tarda más en alcanzar el estado estable, y el déficit de oxígeno es considerablemente mayor en comparación con el ejercicio ligero. El consumo de oxígeno en la recuperación de este ejercicio aeróbico relativamente intenso vuelve más lentamente al nivel de reposo previo al ejercicio. El consumo de oxígeno en la recuperación (semejante a la recuperación del ejercicio intenso) inicialmente baja rápidamente y luego desciende de una manera más gradual hasta la línea basal. En ambos gráficos A y B, el cálculo del déficit de oxígeno y del EPOC utiliza el consumo de oxígeno del estado estable como la necesidad de oxígeno (energía) del ejercicio. Durante el ejercicio intenso máximo, que se muestra en el gráfico C, no se puede alcanzar un estado estable, lo que produce grandes cantidades de lactato. Se acumula lactato en sangre y es necesario un tiempo considerable para que el consumo de oxígeno vuelva al nivel previo al ejercicio. Es casi imposible determinar el déficit de oxígeno verdadero en este tipo de ejercicio debido a que no existe un estado estable y la necesidad de energía supera el consumo máximo de oxígeno de la persona.

Con independencia de la intensidad del ejercicio (caminar, jugar a los bolos, jugar al golf, navegar a vela, realizar lucha libre, practicar esquí de fondo o realizar un *sprint*), siempre existe un consumo de oxígeno en exceso cuando se detiene el ejercicio. El área negra bajo la curva de recuperación de la figura indica esta cantidad de oxígeno; es igual al oxígeno total que se consume en la recuperación (hasta que se obtiene el nivel de línea base) menos el oxígeno total que se hubiera consumido normalmente en reposo para una duración equivalente.

Si durante la recuperación hasta que se alcanza un valor de $0.31 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$ el consumo de oxígeno es igual a 5.5 L y la recuperación total necesita 10 minutos, el

Es difícil ser el mejor en todos los deportes

El conocimiento de las necesidades energéticas de diversas actividades físicas explica parcialmente por qué una persona con un récord mundial en la carrera de 1500 m no obtiene un éxito semejante como corredor de larga distancia. A la inversa, los maratonianos destacados normalmente no pueden correr 1500 m en menos de 4 minutos, aunque completan una carrera de 42 km haciendo un promedio de menos de 5 minutos cada 1500 m.

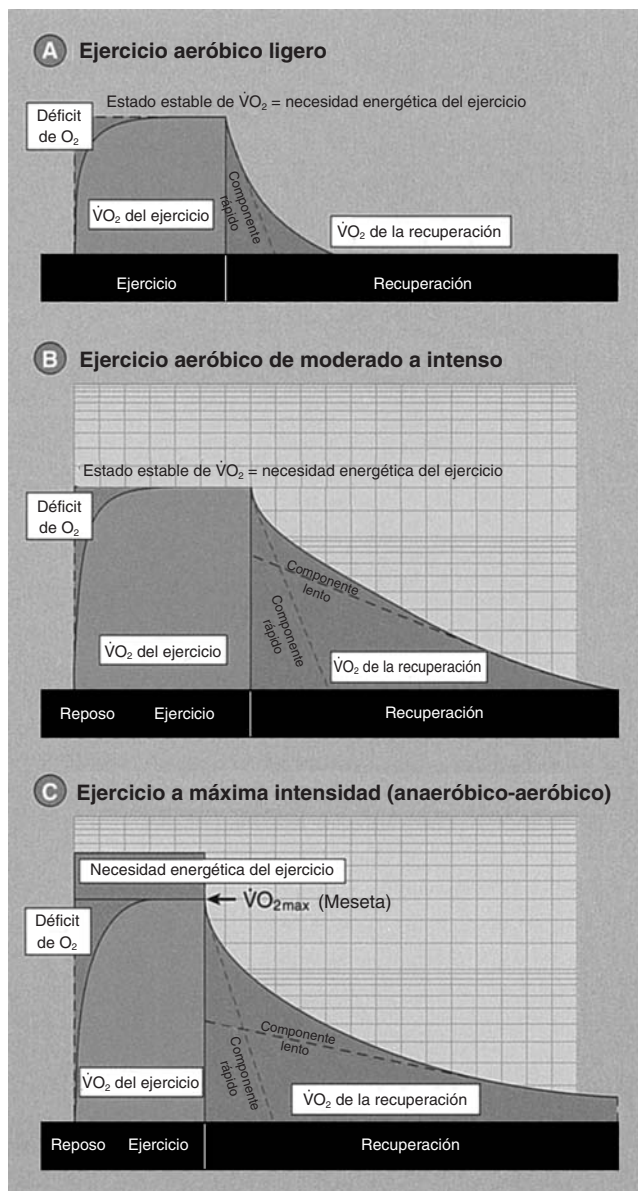


Figura 5.7 Consumo de oxígeno durante el ejercicio y la recuperación de (A) un ejercicio ligero constante, (B) un ejercicio de moderado a intenso constante, y (C) un ejercicio a máxima intensidad. La primera fase (componente rápido) de la recuperación se produce rápidamente; la segunda fase (componente lento) progresa más lentamente y la vuelta a las condiciones de reposo puede durar bastante tiempo. En el ejercicio a máxima intensidad, la necesidad de oxígeno del ejercicio supera el consumo de oxígeno del ejercicio que se mide.

EPOC sería de 5.5 L menos 3.1 L ($0.31 \text{ L} \times 10 \text{ min}$), o 2.4 L. El ejercicio dio lugar a un consumo adicional de 2.4 L de oxígeno tras detenerse el ejercicio. Una suposición que subyace en la consideración del significado fisiológico del EPOC sostiene que el consumo de oxígeno en reposo permanece esencialmente inalterado durante el ejercicio y la recuperación. Esta suposición puede ser incorrecta, particularmente tras el ejercicio agotador.

Las curvas de recuperación de la Figura 5.7 muestran dos aspectos esenciales del consumo de oxígeno durante la recuperación:

- 1. Componente rápido:** Para el ejercicio principalmente aeróbico de baja intensidad (con un aumento pequeño de la temperatura corporal), alrededor de la mitad del EPOC total tiene lugar en 30 segundos, mientras que la recuperación completa necesita varios minutos.
- 2. Componente lento:** En la recuperación del ejercicio más intenso tiene lugar una segunda fase lenta, con frecuencia acompañada por un aumento considerable del lactato sanguíneo y la temperatura corporal. La fase más lenta de la recuperación, que depende de la intensidad y duración del ejercicio, puede necesitar 24 horas o más antes de que se restablezca el consumo de oxígeno anterior al ejercicio.

Dinámica metabólica de la recuperación del consumo de oxígeno

Los conocimientos actuales de la dinámica bioquímica específica del ejercicio agotador no permiten un reparto preciso del EPOC, especialmente para el papel del lactato.

Teoría tradicional: Teoría de A.V. Hill de la deuda de oxígeno

Aunque A.V. Hill utilizó por primera vez el término «deuda de oxígeno» en 1922, el fisiólogo danés premio Nobel August Krogh (1874-1949; Capítulo 1) fue el primero que comunicó el descenso exponencial del consumo de oxígeno tras el ejercicio. Hill y otros investigadores consideraron la dinámica del metabolismo durante el ejercicio y la recuperación en términos de contabilidad financiera. De acuerdo con su trabajo con ranas, Hill comparó los depósitos corporales de hidratos de carbono con «créditos» energéticos. El gasto de los créditos almacenados durante el ejercicio producía una «deuda». Cuanto más grande era el «déficit» energético (o el uso de los créditos energéticos almacenados) mayor era la deuda energética. Por lo tanto, la recuperación del consumo de oxígeno era el costo metabólico añadido para reembolsar esta deuda, de aquí el término «deuda de oxígeno».

Hill supuso que la acumulación de lactato durante el componente anaeróbico del ejercicio correspondía a la utilización de los créditos energéticos del glucógeno almacenado. Por lo tanto, la consiguiente deuda de oxígeno tenía dos fines: 1) restablecer los depósitos originales de hidratos de carbono (créditos) transformando aproximadamente el 80% del lactato en glucógeno (gluconeogénesis a través del ciclo de Cori) en el hígado, y 2) catabolizar el lactato restante para obtener energía a través de la ruta piruvato-ciclo de Krebs. El ATP generado por esta última ruta presumiblemente estimula la síntesis de glucógeno a partir del lactato acumulado. La **teoría del ácido láctico de la deuda de oxígeno** describe frecuentemente esta primera explicación de la dinámica de la recuperación del consumo de oxígeno.

En 1933, continuando el trabajo de Hill, los investigadores del famoso Laboratorio de Fatiga de Harvard (1927-1946; Capítulo 1) intentaron explicar sus observaciones de que el componente rápido inicial de la recuperación del consumo de oxígeno se producía antes de que disminuyera el lactato sanguíneo. De hecho, demostraron que podía producirse una «deuda de oxígeno» de casi 3 L sin un aumento apreciable del lactato sanguíneo. Para resolver estas discrepancias, propusieron dos fases de la deuda de oxígeno:

1. **Deuda de oxígeno aláctica** (sin formación de lactato). La porción aláctica de la deuda de oxígeno (representada para el ejercicio de estado estable de los gráficos A y B de la Figura 5.7, o la fase rápida de la recuperación del ejercicio intenso del gráfico C) restablecía los fosfatos intramusculares de alta energía ATP y CrP agotados durante el ejercicio. La degradación aeróbica de los nutrientes almacenados durante la recuperación proporcionaba la energía para este restablecimiento. Una pequeña porción del consumo de oxígeno durante la recuperación aláctica recargaba la mioglobina de los músculos y la hemoglobina de la sangre que vuelve de los tejidos previamente activos.
2. **Deuda de oxígeno láctica** (con formación de lactato). Siguiendo la explicación de A.V. Hill, la porción principal de la deuda de oxígeno láctica representaba la reconversión del lactato en glucógeno hepático.

Esencialmente, este modelo explicó la energética de la deuda de oxígeno durante casi 60 años.

Comprobación de la teoría de Hill de la deuda de oxígeno. La aceptación de la explicación tradicional de la fase láctica de la deuda de oxígeno necesita demostrar que la porción principal del lactato que se produce en el ejercicio realmente se utiliza para sintetizar glucógeno durante la recuperación, lo que no se ha demostrado nunca. Al contrario, cuando los investigadores infunden lactato marcado radiactivamente en el músculo de la rata, más del 75% de este sustrato aparece como dióxido de carbono radiactivo y sólo un 25% se utiliza para sintetizar glucógeno. En experimentos en seres humanos, no se produjo una reposición sustancial de glucógeno 10 minutos después de un ejercicio intenso, aun cuando las concentraciones de lactato en sangre disminuyeron de forma significati-

va. En contra de la teoría tradicional, el corazón, el hígado, los riñones y el músculo esquelético utilizan la parte principal del lactato sanguíneo que se produce durante el ejercicio como sustrato energético durante el ejercicio y la recuperación.

Teoría actualizada para explicar el EPOC.

No existe duda de que la elevación del metabolismo aeróbico en la recuperación es necesaria para restablecer los procesos corporales a las condiciones previas al ejercicio. El consumo de oxígeno tras el ejercicio ligero y moderado repone los fosfatos de alta energía agotados durante el ejercicio precedente y mantiene el coste de la elevación de la función fisiológica. En la recuperación del ejercicio intenso, parte del oxígeno se emplea para volver a sintetizar glucógeno a partir de una porción de lactato. *Sin embargo, una parte significativa del consumo de oxígeno durante la recuperación mantiene las funciones fisiológicas que realmente tienen lugar durante la recuperación.* El consumo de oxígeno durante la recuperación considerablemente mayor que el déficit de oxígeno del ejercicio agotador de intensidad alta se produce en parte por factores como la elevación de la temperatura corporal. La temperatura interna frecuentemente aumenta unos 3 °C durante el ejercicio vigoroso y puede permanecer elevada durante varias horas en la recuperación. Este «empuje» termogénico estimula directamente el metabolismo y aumenta el EPOC.

En esencia, todos los sistemas fisiológicos que se activan para satisfacer las demandas de la actividad muscular aumentan su necesidad de oxígeno durante la recuperación. El consumo de oxígeno de la recuperación refleja:

- El metabolismo anaeróbico del ejercicio previo
- Los desequilibrios respiratorio, circulatorio, hormonal, iónico y térmico producidos por el ejercicio previo.

Implicaciones del EPOC para el ejercicio y la recuperación.

Entender la dinámica del consumo de oxígeno durante la recuperación proporciona un fundamento para estructurar los intervalos de ejercicio durante el entrenamiento y optimizar la recuperación de la actividad física intensa. El lactato sanguíneo no se acumula considerablemente con el ejercicio aeróbico de estado estable o con series cortas de 5 a 10 segundos de esfuerzos intensos que utilizan los fosfatos intramusculares de alta energía. La recuperación tiene lugar rápidamente (componente rápido) y el ejercicio puede empezar de nuevo en un periodo de tiempo breve. En cambio, el ejercicio anaeróbico impulsado principalmente por la glucólisis forma lactato e interrumpe significativamente los procesos fisiológicos. Esto necesita considerablemente más tiempo para la recuperación completa (componente lento). Esto plantea un problema en los deportes como el baloncesto, el hockey, el fútbol, el tenis y el bádminton debido a que el deportista que utiliza un porcentaje elevado de metabolismo anaeróbico puede no recuperarse total-

Primeras investigaciones sobre la «deuda de oxígeno»

Hill y otros investigadores de su tiempo no tenían una idea clara de la bioenergética humana. Frecuentemente, aplicaban sus conocimientos del metabolismo energético y la dinámica del lactato de anfibios y reptiles a las observaciones en los seres humanos. Por ejemplo, en las ranas, la mayor parte del lactato que se forma en los músculos activos se reconvierte en glucógeno, pero esto no puede ocurrir en los seres humanos.

Causas de un consumo de oxígeno excesivo tras el ejercicio (EPOC) con el ejercicio intenso

- Síntesis de ATP
- Síntesis de glucógeno a partir del lactato sanguíneo (ciclo de Cori)
- Oxidación del lactato sanguíneo en el metabolismo energético
- Restablecimiento del oxígeno en sangre, los líquidos tisulares y la mioglobina
- Efectos termogénicos de la elevación de la temperatura central
- Efectos termogénicos de las hormonas, particularmente las catecolaminas adrenalina y noradrenalina
- Aumento de la dinámica pulmonar y circulatoria y otros niveles elevados de función fisiológica

mente durante los breves periodos de descanso, los tiempos muertos, entre puntos o aun los descansos de los intermedios.

Los procedimientos para acelerar la recuperación del ejercicio pueden ser activos o pasivos. En la **recuperación activa** (que frecuentemente se llama «vuelta a la calma» o «enfriamiento») se realiza un ejercicio submáximo inmediatamente tras el ejercicio. Muchos creen que la continuación del movimiento evita los calambres y la rigidez muscular y facilita el proceso de recuperación. En cambio, en la **recuperación pasiva**, una persona normalmente se tumba, suponiendo que la inactividad completa reduce las necesidades de energía del reposo y «libera» oxígeno para el proceso de recuperación. Las modificaciones de la recuperación activa y pasiva han incluido duchas frías, masajes, posiciones corporales específicas, aplicación de hielo y toma de líquidos fríos. Los resultados de la investigación sobre estos procedimientos de recuperación han sido ambiguos.

Recuperación óptima del ejercicio en estado estable

La mayor parte de las personas pueden realizar ejercicio por debajo del 55 a 60% de $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ a una tasa metabólica constante con poca acumulación de lactato. En la recuperación de estos ejercicios se vuelven a sintetizar los fosfatos de alta energía, se repone el oxígeno de la sangre, los líquidos corporales y la mioglobina del músculo y se sostiene el pequeño coste energético de la circulación y la ventilación. Los procedimientos pasivos permiten en estos casos una recuperación más rápida debido a que el ejercicio eleva el metabolismo total y retrasa la recuperación.

Recuperación óptima del ejercicio que no se mantuvo en estado estable

Cuando la intensidad del ejercicio es máxima la formación de lactato supera su tasa de eliminación y se acumula lactato en la sangre. Al aumentar la intensidad

Moverse durante la recuperación del ejercicio intenso

La recuperación activa facilita mejor la eliminación de lactato debido al aumento de la perfusión de la sangre a través del hígado «que utiliza el lactato» y el corazón. Además, el aumento del flujo sanguíneo a través de los músculos en la recuperación activa eleva la eliminación del lactato debido a que el tejido muscular oxida este sustrato durante el ciclo de Krebs.

del ejercicio, la concentración de lactato aumenta bruscamente y el ejercicio en poco tiempo se hace agotador. No se conocen bien cuáles son los mecanismos precisos de la fatiga durante el ejercicio anaeróbico intenso, pero la concentración de lactato en sangre señala el agotamiento relativo del ejercicio y refleja la suficiencia de la recuperación.

El ejercicio aeróbico activo durante la recuperación acelera la eliminación de lactato. El nivel óptimo de ejercicio durante la recuperación varía entre el 30 y el 45% del $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ para el ejercicio en bicicleta y entre el 55 y el 60% del $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ cuando la recuperación se hace corriendo en una cinta sin fin. La diferencia entre estas dos formas de ejercicio probablemente se deba a la naturaleza más localizada del pedaleo (esfuerzo más intenso por unidad de masa muscular), lo cual origina un umbral menor de lactato en comparación con la carrera.

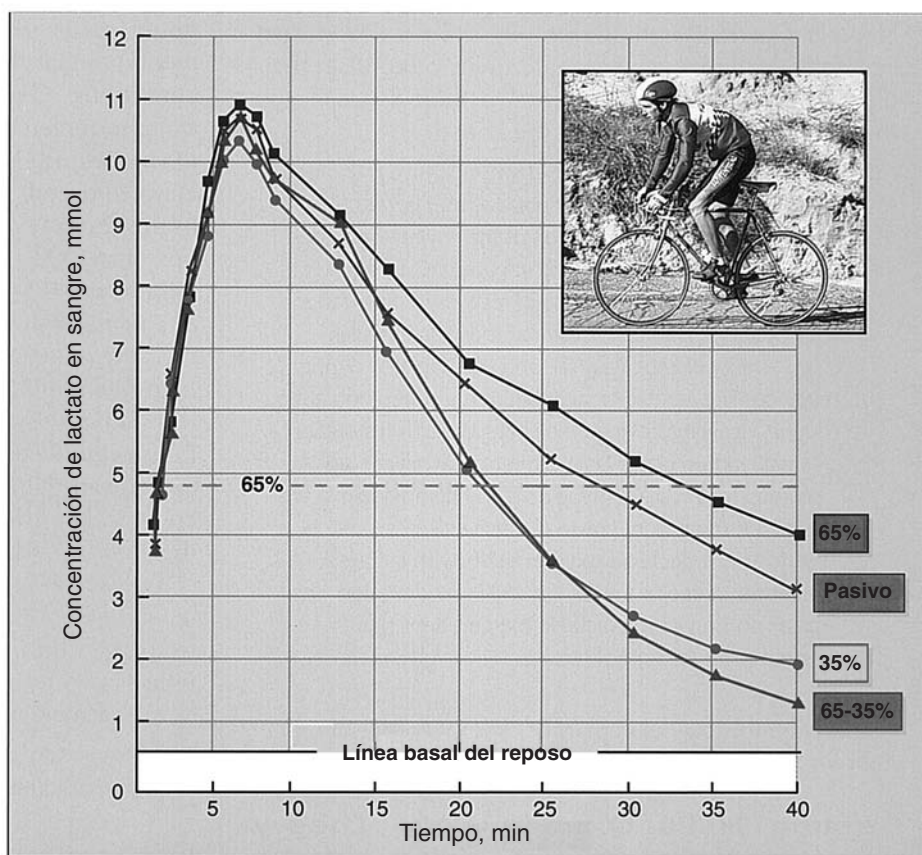
En la Figura 5.8 se presentan los patrones de recuperación del lactato sanguíneo para varones entrenados que realizaron 6 minutos de ejercicio supramáximo en bicicleta. La recuperación activa supuso 40 minutos de ejercicio continuo al 35 o al 65% del $\dot{V}O_{2\text{máx}}$. Una combinación de ejercicio al 65% del $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ realizado durante 7 minutos y luego 33 minutos al 35% del $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ evaluaba si un intervalo de ejercicio a intensidad mayor al comienzo de la recuperación facilitaba la eliminación del lactato sanguíneo. De forma clara, el ejercicio aeróbico moderado durante la recuperación facilitó la eliminación de lactato si se comparaba con la recuperación pasiva. La combinación de un ejercicio de mayor intensidad y luego un ejercicio de menor intensidad no ofreció un beneficio mayor que una única tanda de intensidad moderada. El ejercicio durante la recuperación por encima del umbral del lactato podría incluso prolongar la recuperación estimulando la formación de lactato. En un sentido práctico, las personas seleccionan de forma voluntaria la intensidad óptima del ejercicio durante la recuperación siendo ésta la mejor intensidad para eliminar el lactato sanguíneo.

Ejercicio intermitente: El programa interválico de entrenamiento

Varios planteamientos permiten a una persona realizar cantidades significativas de un ejercicio que normalmente agota, mientras reducen de forma simultánea

Figura 5.8

Concentraciones sanguíneas de lactato tras el ejercicio máximo durante la recuperación pasiva y la recuperación activa del ejercicio al 35% del $\dot{V}O_{2\text{máx}}$, el 65% del $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ y a una combinación de 35 y 65% de $\dot{V}O_{2\text{máx}}$. La línea horizontal discontinua indica la concentración de lactato en sangre producida por el ejercicio al 65% del $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ sin ejercicio previo (Adaptado de Dodd, S., et al.: Blood lactate disappearance at various intensities of recovery exercise. *J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Exercise Physiol.*, 57:1462, 1984).



nea los efectos perjudiciales de la transferencia energética anaeróbica mediante la glucólisis. El entrenamiento necesita una planificación para mejorar la capacidad de la persona para mantener el ejercicio a un ritmo elevado de transferencia aeróbica de energía. Los corredores de maratón, los nadadores de fondo y los esquiadores de fondo de elite tienen una gran capacidad para mantener una tasa metabólica constante, de forma que compiten hasta cerca del 90% del $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ sin una acumulación significativa de lactato en sangre.

También se puede realizar el ejercicio a una intensidad que normalmente sería agotadora entre 3 y 5 minutos utilizando un intervalo de ejercicio y periodos de descanso. La utilización del ejercicio y de los periodos de descanso forman la base del programa de **entrenamiento interválico**. Con este planteamiento, la persona que hace ejercicio utiliza diversos intervalos de trabajo y descanso empleando esfuerzos «supramáximos» para sobrecargar los sistemas específicos de transferencia energética. Por ejemplo, con el ejercicio intenso con una duración de hasta 8 segundos, los fosfágenos intramusculares suministran la parte principal de la energía, al tiempo que hay poca exigencia de la ruta glucolítica. Se produce una recuperación rápida (componente rápido) y el ejercicio puede empezar de nuevo tras sólo una breve recuperación.

En la Tabla 5.1 se resumen los resultados de los experimentos que utilizan diversas combinaciones de ejercicio e intervalos de reposo durante el ejercicio intermitente. Un día la persona corrió a una velocidad

que debería agotarle en 5 minutos. Esta carrera continua cubrió alrededor de 1.3 km y el corredor alcanzó un $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ de $5.6 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$. El lactato sanguíneo elevado de la última columna de la tabla acredita un estado relativo de agotamiento.

Otro día, el corredor mantuvo la misma velocidad rápida, pero realizó el ejercicio de forma intermitente con periodos de 10 segundos de ejercicio y 5 segundos de recuperación. Con un protocolo de 30 minutos de ejercicio intermitente, la duración real de la carrera fue de 20 minutos y la distancia recorrida fue de 6.6 km (ritmo de 3 minutos y 7 segundos cada kilómetro) comparado con los 4 minutos de duración del ejercicio y los 1.3 km cuando corrió de forma continua. Esta capacidad de ejercicio es más impresionante si se considera que el lactato sanguíneo permaneció bajo, aun cuando el consumo de oxígeno promedió $5.1 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$ (91% del $\dot{V}O_{2\text{máx}}$) para los 30 minutos de duración. De esta forma, hubo un equilibrio relativo entre las necesidades energéticas del ejercicio y la transferencia energética aeróbica en los músculos durante el ejercicio y los intervalos de reposo. Estos datos indican que el reparto de los intervalos de ejercicio y de descanso puede aislar y sobrecargar un sistema específico de transferencia de energía. La prolongación de los intervalos de descanso tras una tanda de ejercicio de 10 segundos de 5 a 10 segundos disminuyó el consumo promedio de oxígeno a $4.4 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$, con 15 segundos de ejercicio e intervalos de recuperación de 30 segundos sólo se produjo un consumo de oxígeno de $3.6 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$.

TABLA 5.1

Ejercicio total, consumo de oxígeno y concentraciones de lactato en sangre durante el ejercicio continuo e intermitente

EJERCICIO: PERIODOS DE DESCANSO	DISTANCIA TOTAL RECORRIDA (m)	CONSUMO DE OXÍGENO (L · min ⁻¹)	CONCENTRACIÓN DE LACTATO EN SANGRE (mg · 100 mL sangre ⁻¹)
4 min continuo	1300	5.6	150
Ejercicio 10 s Descanso 5 s	6600	5.1	44
Ejercicio 10 s Descanso 10 s	5000	4.4	20
Ejercicio 15 s Descanso 30 s	3330	3.6	16

*De Christenson, E.H. et al.: Intermittent and continuous running. *Acta Physiol. Scand.*, 50:269, 1960, como aparece en Åstrand, P.O., y Rodahl, K: *Textbook of Work Physiology*. New York: McGraw-Hill, 197, p. 384.

En cada caso de 30 minutos de ejercicio intermitente, el corredor consiguió una distancia más larga y un lactato sanguíneo menor que con el mismo ejercicio realizado de forma continua. Los entrenadores y los deportistas necesitan considerar tanto el ejercicio como los intervalos de descanso para optimizar los planes de entrenamiento y así mejorar los sistemas específicos de transferencia energética.

Puede también aplicarse el sistema ejercicio/intervalo de descanso (**método E/D**) para mejorar la resistencia muscular. De esta manera, dos planteamientos básicos distintos del entrenamiento pueden mejorar la capacidad de realizar abdominales. En un método, el sujeto realiza el mayor número de abdominales que pueda durante un tiempo determinado. Suponga que una persona realiza 40 abdominales consecutivos en 2 minutos. En cada sesión de entrenamiento siguiente, la persona intentará realizar más abdominales. Con el método E/D, los abdominales serían

secuenciados dentro de intervalos de descanso. Podrían realizarse 6 abdominales en 10 segundos con un periodo de descanso de 20 segundos. La secuencia de abdominales y descansos podría repetirse 10 veces dando un total de 60 abdominales (6 abdominales × 10 series). La realización de veinte series de abdominales en 10 segundos (un total de 2 minutos de ejercicio) obviamente duplicaría el número de abdominales realizado. Aunque los intervalos de descanso se añaden a la duración del entrenamiento, el número total de abdominales completados aumenta significativamente más allá de los realizados en una única serie de ejercicio continuo. El mismo método E/D puede aplicarse a otros tipos de ejercicios como fondos, varios ejercicios de flexiones y trabajo con máquinas de fuerza. En el Capítulo 14 se considera la aplicación específica de los principios del ejercicio intermitente en el entrenamiento aeróbico y anaeróbico y el rendimiento deportivo.

Resumen

1. Las rutas principales de producción de ATP se diferencian dependiendo de la intensidad y duración del ejercicio. El ejercicio intenso de corta duración (carrera de 100 m lisos, levantamiento de pesas) obtiene la energía principalmente de los fosfágenos intramusculares ATP y CrP (sistema inmediato de energía). El ejercicio intenso de mayor duración (1 a 2 minutos) necesita energía principalmente de las reacciones anaeróbicas de la glucólisis (sistema de energía a corto plazo). El sistema aeróbico de largo plazo predomina al alargarse el ejercicio más allá de varios minutos de duración.
2. El consumo de oxígeno de estado estable es un equilibrio entre las necesidades de energía del ejercicio y la síntesis aeróbica de ATP. El déficit de oxígeno es la diferencia entre las necesidades de oxígeno del ejercicio y el oxígeno realmente consumido.
3. El consumo máximo de oxígeno o $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ es la capacidad cuantitativamente máxima de síntesis aeróbica de ATP.
4. Los seres humanos poseen diferentes tipos de fibras musculares, cada una de ellas con unas propiedades metabólicas y contráctiles características. Los dos tipos principales de fibras son: fibras de contrac-

ción lenta con poca glucólisis y mucha oxidación y fibras de contracción rápida con mucha glucólisis y poca oxidación.

5. Comprender el espectro de energía del ejercicio proporciona una base sólida para un entrenamiento óptimo, con objeto de mejorar un sistema específico de transferencia energética.
6. Los procesos corporales no vuelven de forma inmediata a los niveles de reposo tras terminarse el ejercicio. La diferencia entre la recuperación del ejerci-

cio ligero e intenso depende, en gran medida, de los procesos metabólicos y fisiológicos específicos de cada ejercicio.

7. El ejercicio moderado que se realiza durante la recuperación (recuperación activa) de la actividad física intensa facilita la recuperación en comparación con los procedimientos pasivos (inactivos). La recuperación activa que se realiza por debajo del punto de acumulación de lactato en sangre acelera la eliminación de lactato.

8. La combinación de intervalos de descanso con tandas de ejercicio más cortas (método E/D) permite un rendimiento mayor del ejercicio de intensidad elevada que normalmente agotaría a una persona si se realizara de forma continua. El tiempo adecuado entre el ejercicio y los intervalos de descanso puede optimizar los programas diseñados para adiestrar un sistema específico de transferencia de energía.

Preguntas para razonar

1. Varias personas intentan correr 2.5 km lo más rápidamente posible. A mitad de la carrera, una de ellas comienza a desacelerar y a caminar. Explique las razones de la fatiga y la incapacidad para mantener el ritmo original durante la carrera.
2. Si el consumo máximo de oxígeno es una medida tan importante de la capacidad de una persona para sintetizar ATP de forma aeróbica, ¿por qué la persona con el $\dot{V}O_{2\text{máx}}$ más elevado no siempre consigue la mejor actuación en la carrera de maratón?
3. ¿Cómo cree que la contribución del metabolismo energético del ejercicio puede ayudar a plantear un entrenamiento óptimo para mejorar el rendimiento?
4. Varios miembros de un equipo de pista deben realizar pruebas individuales y de relevos de 400 m de distancia durante la competición con sólo unos 15 minutos de descanso entre las pruebas. ¿Qué consejo es el mejor para recuperarse entre las carreras?
5. ¿Por qué es tan poco habitual encontrar atletas que sean muy buenos en carreras de corta y larga distancia?

Referencias seleccionadas

- Ahmaidi, S., et al.: Effects of active recovery on plasma lactate and anaerobic power following repeated intensive exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 28:450, 1996.
- Bahr, R.: Effects of supramaximal exercise on excess postexercise oxygen consumption. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 24:66, 1992.
- Ball, D., et al.: The acute reversal of diet-induced metabolic acidosis does not restore endurance capacity during high-intensity exercise in man. *Eur. J. Appl. Physiol.*, 73:105, 1996.
- Barstow, T.J.: Characterization of $\dot{V}O_2$ kinetics during heavy exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 26:1327, 1994.
- Bogandis, G. C., et al.: Contribution of phosphocreatine and aerobic metabolism to energy supply during repeated sprint exercise. *J. Appl. Physiol.*, 80:876, 1996.
- Coggan, A. R., et al.: Endurance training decreases plasma glucose turnover and oxidation during moderate-intensity exercise. *J. Appl. Physiol.*, 68:990, 1990.
- Falk, B., et al.: Blood lactate concentration following exercise: effects of heat exposure and of active recovery in heat-acclimatized subjects. *Int. J. Sports Med.*, 16:7, 1995.
- Gaesser, G.A., and Brooks, G.A.: Metabolic basis of excess post-exercise oxygen consumption: a review. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 16:29, 1984.
- Gladden, L.B.: Lactate uptake by skeletal muscle. In: *Exercise and Sport Sciences Reviews*. Vol. 17. Pandolf, K.B., (ed.) Baltimore: Williams & Wilkins, 1989.
- Grassi, B., et al.: Faster adjustment of $\dot{V}O_2$ delivery does not affect $\dot{V}O_2$ kinetics in isolated *in situ* canine muscle. *J. Appl. Physiol.*, 85:1394, 1998.
- Greehnaff, P.L., and Timmons, J.A.: Interaction between aerobic and anaerobic metabolism during intense muscle contraction. *Exerc. Sport Sci. Rev.*, 26:1, 1998.
- Hargreaves, M.: Interactions between muscle glycogen and blood glucose during exercise. *Exerc. Sport Sci. Rev.*, 25:21, 1997.
- Hebestreit, H., et al.: Kinetics of oxygen uptake at the onset of exercise in boys and men. *J. Appl. Physiol.*, 85:1833, 1998.
- Hochachka, P.W.: *Muscles as Molecular and Metabolic Machines*. Boca Raton, FL: CRC Press, 1994.
- Holloszy, J.O., and Coyle, E.F.: Adaptations of skeletal muscle to endurance training and their metabolic consequences. *J. Appl. Physiol.*, 56:831, 1984.
- Jacobs, I.: Blood lactate: Implications for training and sports performance. *Sports Med.*, 3:10, 1986.
- Katz, A., and Sahlin, K.: Role of regulation of glycolysis and lactate production in human skeletal muscle. In: *Exercise and Sport Sciences Reviews*. Vol. 18. Pandolf, K.B., and Holloszy, J.O., (eds.) Baltimore: Williams & Wilkins, 1990.
- Koike, A., et al.: Oxygen uptake kinetics are determined by cardiac function at onset of exercise rather than peak exercise in patients with prior myocardial infarction. *Circulation*, 90:2324, 1994.
- MacRae, H.S., et al.: Effects of training on lactate production and removal during progressive exercise. *J. Appl. Physiol.*, 72:1649, 1992.
- McCann, D.J., et al.: Phosphocreatine kinetics in humans during exercise and recovery. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 27:378, 1995.
- Minotti, J. R., et al.: Training-induced skeletal muscle adaptations are independent of systemic adaptations. *J. Appl. Physiol.*, 68:289, 1990.

- Poole, D.C.: $\dot{V}O_2$ slow component: physiological and functional significance. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 26:1354, 1994.
- Quinn, T.J., et al.: Postexercise oxygen consumption in trained females: effect of exercise duration. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 26:908, 1994.
- Short, K.R., and Sedlock, D.A.: Excess postexercise oxygen consumption and recovery rate in trained and untrained subjects. *J. Appl. Physiol.*, 83:153, 1997.
- Stainsby, W.N., and Brooks, G.A.: Control of lactic acid metabolism in contracting muscles and during exercise. In: *Exercise and Sport Sciences Reviews*. Vol 18. Pandolf, K.B., (ed.). Baltimore: Williams & Wilkins, 1990.
- Starritt, E.C. et al.: Effect of short-term training on mitochondrial ATP production rate in human skeletal muscle. *J. Appl. Physiol.*, 86:450, 1990.
- Trump, M.E., et al.: Importance of muscle phosphocreatine during intermittent maximal cycling. *J. Appl. Physiol.*, 80:1574, 1996.
- Tschakovsky, M.E., and Hughson, R.I.: Interaction of factors determining oxygen uptake at the onset of exercise. *J. Appl. Physiol.*, 86:1101, 1999.
- Weltman, A.: *The Blood Lactate Response to Exercise. Current Issues in Exercise Science*. Monograph Number 4. Champaign, IL: Human Kinetics, 1995.
- Whipp, B.J.: The slow component of O_2 uptake kinetics during heavy exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 26:1319, 1994.
- Wilbur, R.L., et al.: Physiological profiles of elite off-road and road cyclists. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 29:1090, 1997.
- Wyatt, F.B.: Comparison of lactate and ventilatory threshold to maximal oxygen consumption: A meta-analysis. *J. Strength Cond. res.*, 13:67, 1999.