

BIOQUÍMICA DEL EJERCICIO

INTRODUCCIÓN

Los alimentos que consumen los atletas/deportistas tienen que necesariamente primero ser digeridos, proceso por el cual el alimento se degrada en materias más pequeñas y asimilables. Luego se procede a la absorción de los nutrientes derivados de los alimentos. Finalmente, los nutrientes circulantes llegan a la célula para que ocurra el metabolismo.

El funcionamiento del organismo humano depende de una variedad de procesos bioquímicos que en conjunto representan el metabolismo de las células corporales. Las reacciones químicas involucradas en el metabolismo proveen (y utilizan) compuestos de energía indispensables para mantener trabajando todos nuestros órganos del cuerpo, i.e., mantienen vivo al ser humano. Para el atleta, los procesos liberadores y de síntesis de energía que constituyen el metabolismo facilita la ejecutoria deportiva, y, en muchos casos, la mejora, particularmente cuando se llevan a cabo manipulaciones dietéticas efectivas. Claro está, existen otros factores que determinan el nivel de efectividad en el rendimiento competitivo, tales como el nivel de entrenamiento o aptitud física, la periodización del entrenamiento físico, características genéticas del deportista (factores hereditarios), la edad del competidor, entre otras.

Autor: Edgar Lopategui

CONCEPTOS BÁSICOS DE BIOENERGÉTICA

Antes de comenzar de lleno en el estudio de la bioquímica del ejercicio, es necesario discutir algunos términos esenciales para entender los conceptos que se habrán de manejar más adelante en este libro.

¿Que es *bioenergética*? La bioenergética es una ciencia que se encarga de estudiar las transformaciones energéticas en los sistemas vivos. Además, incluye el estudio de la energía química almacenada en la *biomasa* (conjunto de especies vegetales y animales utilizadas como nutrientes y fuente de energía) y los métodos de recuperación bajo formas distintas; alimentos, calor y combustibles.

La *termodinámica* representa el campo de las ciencias físicas que estudia los intercambios de energía entre conjuntos de materia, i.e., los cambios asociados con el paso de un sistema desde un estado inicial a otro final. Se define *sistema* como un conjunto de materia y energía que representa el foco de estudio. Para poder estudiar un sistema, este debe aislarse, i.e., imponer ciertas restricciones al flujo de materia o energía o ambas hacia o desde el sistema.

La *primera ley de termodinámica (ley de la conservación de la energía)* es el principio que asienta que la energía ni se crea ni se destruye sólo se transforma de una

forma a otra. Esto implica de que se puede hablar de un equilibrio energético entre el aporte calórico y el gasto de energía.

Cuando estudiamos *bioquímica*, nos referimos a los principios y patrones moleculares que contribuyen al movimiento y fenómeno metabólico.

Las billones de células que componen al cuerpo humano poseen la vital tarea de mantener trabajando al organismo. Para esto, es necesario que se lleven a cabo un conjunto de reacciones químicas y enzimáticas del organismo dirigidas a la producción de compuestos energéticos y a la utilización de fuentes de energía, donde las células de nuestro cuerpo sirven de escenario. Estas transformaciones energéticas que liberan y emplean la energía para mantener funcionando nuestros órganos corporales se conoce como *metabolismo*. El metabolismo celular consume nutrimentos (hidratos de carbono o glúcidos, grasas o lípidos y proteínas o prótidos) y oxígeno (O₂), generando desechos y gas carbónico que deben eliminarse. Fragmentos que resultan del rompimiento de estas sustancias nutricias energéticas o combustibles metabólicos pueden entrar al Ciclo de Krebs (o ciclo de ácido cítrico), especie de vía común para su degradamiento, en la cual son desdoblados hasta átomos de hidrógeno y CO₂. Los átomos de hidrógeno son oxidados para formar agua (H₂O) por medio de una cadena de flavoproteínas y citocromos dentro de la cadena respiratoria (o sistema de transporte electrónico). Dentro del metabolismo se realizan dos reacciones químicas complementarias, a saber, el *catabolismo* y el *anabolismo*. Las enzimas catalizan las reacciones químicas tanto catabólicas como anabólicas.

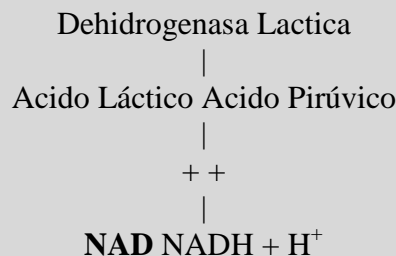
La *fase catabólica* del metabolismo posee la importante tarea de hidrolisar (degradar, desdoblar, romper) moléculas alimentarias grandes a moléculas más pequeñas, con la consecuente liberación de energía útil dirigida para desencadenar reacciones químicas necesarias para el mantenimiento orgánico. Por consiguiente, el catabolismo representa un proceso de descomposición, o fragmentación de una molécula en partes cada vez más pequeñas, donde se acompaña la liberación de energía en la forma de calor y energía química. La energía derivada de reacciones catabólicas primero deben de transferirse a *enlaces de alta energía* (~) de las moléculas de *trifosfato de adenosina (ATP)*. Más adelante en este capítulo veremos en detalle que el catabolismo energético se efectúa en tres etapas particulares. A continuación una breve descripción de cada etapa. La primera se encarga de catabolizar las sustancias nutricias energéticas mediante tres reacciones químicas, conocidas como glucólisis (degradamiento de la glucosa en acetil-co-A), el metabolismo beta de las grasas (se acortan progresivamente, dando acetil-co-A), y la deaminación de los amino ácidos (rompimiento de los amino ácidos, donde se produce acetil-co-A). El ciclo de Krebs o ciclo del ácido cítrico participa en la segunda etapa del catabolismo, donde se libera el hidrógeno de la molécula de acetil-co-A para unirlo con los transportadores de hidrógeno y la eventual producción de gas carbónico y agua. La tercera y última etapa consiste de la cadena respiratoria (o sistema de transporte electrónico) mediante la cual se emplean los transportadores de hidrógeno para sintetizar un compuesto de alta energía química potencial, llamado adenosina de trifosfato (ATP).

Por otro lado, la *fase anabólica* utiliza energía libre para elaborar moléculas grandes a partir de moléculas más pequeñas. Representa, entonces, una reacción química de síntesis,

construcción o formación que requiere energía (se acompaña de utilización de la energía). Esta energía se deriva de las reacciones catabólicas. Por consiguiente, los procesos metabólicos de naturaleza anabólica involucran la unión de pequeñas moléculas para formar moléculas más grandes, i.e., reúnen los pequeños fragmentos moleculares para formar moléculas mayores. Los procesos anabólicos recurren siempre a la energía, de manera que puedan producir compuestos de mayor tamaño que se derivan de los fragmentos moleculares de menor tamaño (e.g., enzimas, hormonas, anticuerpos, tejido muscular, entre otras moléculas). Por ejemplo, durante el anabolismo energético los acetil-co-A detienen los procesos degradadores para poder producir glucógeno, el cual será almacenado especialmente en los músculos esqueléticos e hígado.

Los compuestos de alta energía poseen enlaces químicos. Un **enlace químico** representa la energía potencial que mantiene los átomos juntos en una molécula.

Toda reacción o proceso químico a nivel celular involucra sustratos y enzimas. Los **sustratos** son las moléculas sobre las cuales actúan las enzimas. Una **enzima** representa un tipo de proteína (catalizador biológico) encargado de acelerar las reacciones bioquímicas en una vía metabólica particular. Las enzimas no sufren cambios durante las reacciones, ni cambian la naturaleza de la reacción ni su resultado. Los nombres de todas las enzimas poseen el sufijo "**asa**". Por ejemplo, la enzima **quinasa**, la cual le añade fosfatos a los sustratos con los cuales reaccionan. Otro tipo de enzima es la **dehidrogenasa**, la cual se encarga de remover/eliminar los hidrógenos de los sustratos. La **dehidrogenasa lática** cataliza la conversión del ácido láctico a ácido pirúvico y viceversa:



La actividad enzimática dependerá de la temperatura corporal y el pH (medición de acidez) de una solución.

Los **sustratos** representan las moléculas sobre las cuales actúan las enzimas. Los nutrientes (o nutrimentos) que proveen energía (liberan calor y energía cuando son degradados durante la catabolia del metabolismo) se conocen también como **macromoléculas**, i.e., compuestos relacionados con las reacciones metabólicas (hidratos de carbono o glúcidos, grasas o lípidos y proteínas o prótidos). Estas macromoléculas también pueden considerarse como sustratos. Otros sinónimos para estos nutrimentos energéticos (o caloríficos) pueden ser **reactivos**, **sustancias nutricias** o **combustibles metabólicos**. Cuando los sustratos penetran la pared celular del organismo, se inician los múltiples

procesos metabólicos. Las secuencias específicas de reacciones se conoce como *vías metabólicas*. La finalidad de los procesos metabólicos es el crecimiento, mantenimiento y la reparación.

Cuando hablamos de una *reacción oxidativa (oxidación o respiración celular)*, nos referimos a la combinación de una sustancia con el oxígeno (O₂), la pérdida de hidrógeno (H₂) o la pérdida de electrones (e⁻). La reacción inversa correspondiente se conoce como reducción. Las oxidaciones biológicas son catalizadas por enzimas, siendo una proteína enzimática particularmente la responsable, en casi todos los casos, de una reacción particular. Los cofactores (iones simples) o las coenzimas (sustancias orgánicas no proteínicas) son sustancias accesorias que usualmente actúan como transportadoras de los productos de la reacción. A diferencia de las enzimas, las coenzimas pueden catalizar varias reacciones.

PRINCIPIOS DE BIOENERGÉTICA

El Concepto de Energía

Es muy importante comenzar definiendo del concepto de *energía*. Tradicionalmente, energía ha sido definido como la *capacidad para realizar trabajo* (Aguilar & Aguilar, 1983, p.78). La energía presente en el universo, particularmente en el planeta tierra, puede adoptar múltiples formas. Tenemos, entonces, que la energía puede ser de tipo química, mecánica, térmica (o calorífica), luminosa (radiante, solar o electromagnética), eléctrica y nuclear. Estos estados de la energía pueden intercambiarse entre si.

La energía puede encontrarse en otras formas o estados, a saber, la energía potencial y cinética. La *energía potencial* es aquella almacenada dentro de un sistema que posee la capacidad para realizar trabajo. Por ejemplo, la energía química (aquella almacenada químicamente en ciertas moléculas) que contiene la glucosa posee el potencial de generar trabajo si se cataboliza a través de la vía glucolítica. La activación de dicha energía química potencial se le llama *energía cinética*, i.e., energía en proceso/acción de realización de trabajo.

Origen de la Energía - El Ciclo Energético Biológico

La energía que requieren las actividades biológicas del organismo humano provienen en última instancia del sol (energía luminosa, radiante o solar). La energía luminosa, a su vez, se origina de la energía nuclear. Esta energía que se deriva del sol la capturan las plantas verdes en forma de energía química a través de la fotosíntesis. Esto se debe a que las células de las plantas son transductoras de energía luminosa, la cual es absorbida por sus pigmentos clorofílicos y transformada en energía química (reacción sintética de fotosíntesis). Por consiguiente, junto con la energía radiante, la clorofila de las plantas, el agua y bióxido de carbono, las células vegetales producen moléculas de alimentos (hidratos de carbono, grasas y proteínas) que poseen energía potencial química. Esta energía se

almacena en un estado molecular fosforilado de alta energía, conocido como ***adenosina de trifosfato*** o ***adenosina trifosfatada (ATP)***. Dicho compuesto se encuentra en todas las células de origen animal y en las plantas. El ATP posee la función importante de reservorio de energía. Cada uno de los enlaces enérgicos de sus fosfatos es capaz de liberar gran cantidad de energía (aproximadamente 8,000 por molécula-gramo en condiciones normales). Al desdoblarse una molécula de trifosfato de adenosina, se libera suficiente energía para los procesos bioquímicos del cuerpo. A nivel vegetal, la energía derivada de la hidrólisis (degradamiento o desdoblamiento) del ATP se utilizará eventualmente para reducir el bióxido de carbono a glucosa, la cual se almacena en la forma de almidón (un hidrato de carbono complejo o polisacárido) y celulosa (o fibra).

Los animales (y seres humanos) dependen de las plantas y otros animales para poder producir su propia energía, la cual se forma mediante la degradación de los nutrimentos (hidratos de carbono, proteínas y grasas) en la célula con la presencia de oxígeno; dicho proceso se conoce como respiración celular (o metabolismo), y tiene el objetivo de proveer energía para el crecimiento, contracción del músculo, transporte de compuestos y líquidos y para otras funciones del organismo.

Según lo discutido previamente, a diferencia de las células vegetales, las células del cuerpo humano dependerá del consumo de los alimentos de origen vegetal o animal para poder sintetizar el ATP. En otras palabras, el ser humano necesita ingerir alimentos que posean nutrimentos energéticos (e.g., hidratos de carbono, grasas y proteínas) para la producción de energía química (potencial) en la forma de ATP. Este proceso se lleva a cabo mediante reacciones oxidativas-enzimáticas de dichos combustibles metabólicos. Al desdoblarse una molécula de trifosfato de adenosina, se libera energía útil canalizada hacia la generación de las reacciones químicas a nivel celular. No obstante, el combustible energético preferido del organismo es el hidrato de carbono (particularmente la glucosa). Los hidratos de carbono son también muy importantes para los deportistas o personas activas físicamente.

Como resultado de estas reacciones, el ATP se halla disponible para las células del cuerpo, de manera que se pueda suministrar la energía que se necesita para el trabajo biológico del individuo. En el proceso, el ATP es hidrolizado a ***difosfato de adenosina (ADP)***. La refosforilación del ADP (síntesis del ATP a partir de una molécula de fosfato, ADP y energía) se puede efectuar a través de la energía liberada por la oxidación de las sustancias nutritivas dispuestas en los alimentos que se ingieren. Durante dicha reacción, el ADP se convierte en un aceptor de fosfato y el ATP en un donador que, junto a una fuente de energía, se sintetiza la molécula de ATP.

Transformaciones Biológicas de la Energía

El constante flujo de energía que ocurre dentro de las células de los seres vivos se conoce como ***transformaciones biológicas de la energía***. Los cambios entre las diferentes formas de energía se fundamentan en los principios (o leyes) de termodinámica. La ***primera ley de termodinámica (ley de la conservación de energía)*** postula que la energía ni se crea ni se destruye, solo se transforma de una forma a otra. Esto quiere decir que la energía no se pierde, pero si se puede transformar de un estado a otro. La ***segunda ley de***

termodinámica nos indica que como resultado de las transformaciones/conversiones de energía, el universo y sus componente (i.e., los sistemas vivientes) se encuentran en un alto estado de alteración/disturbio (llamado **entropía**). Esto implica que los cambios energéticos en los sistemas vivientes tienden a ir desde un estado alto de energía a un estado bajo de energía.

Reacciones Químicas Celulares

La función o propósito de estos procesos bioquímicos que se llevan a cabo en cada célula animal es la de transformar la energía de las sustancias nutritivas a una forma biológicamente utilizable. Como fue mencionado previamente, durante los procesos metabólicos se libera energía para el trabajo biológico de las células corporales. En adición, en estas reacciones, se utiliza o absorbe energía para finalidades plásticas (de construcción). Podemos, entonces, clasificar las reacciones bioquímicas en dos tipos, a saber, endergónicas y exergónicas. Las **reacciones endergónicas** se manifiestan durante los procesos anabólicos; de manera que, requieren que se le añada energía a los reactivos (sustratos o combustibles metabólicos), i.e., se le suma energía (contiene más energía libre que los reactivos). Por otro lado, durante las **reacciones exergónicas** se libera energía como resultado de los procesos químicos (e.g., el catabolismo de macromoléculas). La energía libre se encuentra en un estado organizado, disponible para trabajo biológico útil. También se encuentra disponible para encausar las reacciones endergónicas. Esto quiere decir que ambos tipos de reacciones (endergónica y exergónicas) trabajan en forma acoplada, i.e., una libera energía, mientras que la otra utiliza esa energía para otros tipos de reacciones (de tipo anabólica). Los productos finales de las reacciones exergónicas sirven de precursores para resintetizar los reactivos (junto con la energía libre) mediante las reacciones endergónicas.

A base de lo previamente discutido, decimos que ocurren **reacciones acopladas** cuando la energía libre de una reacción (exergónica) es utilizada para conducir/dirigir una segunda reacción (endergónica). Fraseado de otra forma, las reacciones acopladas representan reacciones liberadoras de energía **acopladas** a reacciones que requieren energía..

Principios de reacciones acopladas. La energía emitida durante la descomposición de los alimentos y la fosfocreatina (PC), o creatina de fosfato (CP), se unen funcionalmente o se acoplan con las necesidades energéticas de la reacción que resintetiza el ATP de ADP y Pi. Se ha comprobado que ese acoplamiento es el principio fundamental en la producción metabólica del ATP.

LOS COMBUSTIBLES METABÓLICOS PARA EL EJERCICIO

La energía que requieren las células del cuerpo humano proviene indirectamente de las macromoléculas energéticas (energía química potencial) derivadas de los alimentos que se consumen diariamente. Estas sustancias son los hidratos de carbono, las grasas y proteínas.

Los Hidratos de Carbono

Este tipo de nutrimento se encuentra químicamente estructurado de un átomo de carbono, uno de hidrógeno y otro de oxígeno (CHO). Los hidratos de carbono representa la forma preferida de energía para las células corporales. El catabolismo de un gramo de esta macromolécula libera aproximadamente 4 kilocalorías (kcal).

Los hidratos de carbono se clasifican como **monosacáridos** (azúcares simples), **disacáridos** (dos monosacáridos) y **polisacáridos** (hidratos de carbono complejos). Existen tres tipos azúcares simples, a saber, glucosa (en la sangre), fructosa (frutas, miel de abaja), y galactosa (glandulas mamarias). La combinación de dos monosacáridos producen tres tipos de disacáridos. La unión química de una molécula de glucosa con otra de fructosa elabora una molécula de **sucrosa** (caña de azúcar); la **maltosa** se forma de dos moléculas de glucosa; finalmente, la **lactosa** resulta de la combinación de una molécula de glucosa con otra de galactosa (azúcar de la leche). Los **almidones** (e.g., granos, tubérculos, entre otros), la **celulosa** o fibra y el **glucógeno** representan los tres tipos de polisacáridos de mayor importancia para el funcionamiento apropiado del organismo.

El glucógeno es una reserva de energía en los músculos esqueléticos e hígado. Durante el ejercicio, se utiliza como sustrato la glucosa circulante (sanguínea) a través de la glucólisis. Cuando las reservas plasmáticas de glucosa se reducen, el cuerpo comienza a catabolizar el glucógeno almacenado. Esto se conoce como **glucogenólisis**. Como resultado, vuelven a subir los niveles sanguíneos de glucosa disponibles para las células musculares. Los polisacáridos, particularmente los almidones, son de suma importancia para un reabastecimiento apropiado del glucógeno luego de un ejercicio de alta intensidad y prolongado. Un entrenamiento deportivo diario muy agotador puede drásticamente reducir las reservas de glucógeno. Durante la recuperación, el atleta deberá, pues, tener una dieta alta en hidratos de carbono, de manera que se pueda reponer el glucógeno perdido.

Las Grasas

Las grasas o lípidos se caracterizan por no ser solubles en agua. Proveen 9 kcal de energía por cada gramo de grasa. Los lípidos se pueden clasificar como **simples** (o **neutras**), **compuestas** y **derivadas** (de las compuestas). Los **triglicéridos** es un tipo de grasa simple que representa la forma en que se almacena la grasa en el tejido adiposo del cuerpo. Se compone de tres moléculas de **ácidos grasos** y una molécula de **glicerol**. Al degradarse en glicerol y ácidos grasos libres, estos podrán ser utilizados como sustratos de energía. Los fosfolípidos y las lipoproteínas son los tipos de grasa compuestas mas comunes. Los **fosfolípidos** representa un constituyente estructural de las membranas celulares. Por otro lado, los **lipoproteínas** representan el medio de transportar las grasas en la sangre. Existen varios tipos de lipoproteínas. Por ejemplo, las lipoproteínas de baja densidad (LDL, siglas en Ingles) o colesterol malo y las lipoproteínas de alta densidad (HDL, siglas en ingles) o colesterol bueno. Bajo las grasas derivadas hallamos el **colesterol**. Este compuesto forma parte de las membranas celulares. Además, el colesterol posee la importante función de sintetizar las hormonas de sexo (estrógeno, progesterona y testosterona. Se ha vinculado al colesterol con los cardiopatías coronarias (enfermedad aterosclerótica en las arterias coronarias del corazón).

Las Proteínas

Las proteínas son principalmente componente estructural de diversos tejidos, enzimas, proteínas sanguíneas, entre otros. También, representan una fuente potencial de energía; cada gramo de proteína catabolizada puede generar alrededor de 4 kcal. Las proteínas se encuentran constituidas por subunidades de **aminoácidos** y **enlaces pépticos** (uniones químicas que eslabonan los aminoácidos).

Existen dos tipos de proteínas, a saber, proteínas esenciales y proteínas no esenciales. Las **proteínas esenciales** (aproximadamente nueve) no pueden ser sintetizadas por el cuerpo (se obtienen de los alimentos). Las proteínas no esenciales pueden ser sintetizadas por el organismo (mediante los alimentos y aminoácidos esenciales).

Aunque la preferencia del cuerpo es utilizar la glucosa como el combustible metabólico de preferencia, durante ejercicios vigorosos (de alta intensidad y prolongados) las proteínas pueden servir de sustrato energético. Durante estas situaciones, se degradan las proteínas en aminoácidos. El aminoácido **alanina** puede ser convertido en glucógeno en el hígado. Luego, el glucógeno se degrada en glucosa y se transporta hacia los músculos esqueléticos activos. Muchos aminoácidos (e.g., isoleucina, alanina, leucina, valina, entre otros) pueden ser convertidos en intermediarios metabólicos (i.e., compuestos que directamente participan en la bioenergética) para las células musculares y directamente contribuir en las vías metabólicas.

COMPUESTOS DE ALTA ENERGÍA

Los compuestos de alta energía se caracterizan por uno o más enlaces (químicos) de alta energía que liberan un gran volumen de energía libre a través del catabolismo. Los enlaces de alta energía tienen este nombre porque almacenan mayor cantidad de energía que los enlaces químicos ordinarios (poseen cantidades relativamente grandes de energía). Estos enlaces químicos se encuentran en los reactivos. Además, se degradan con facilidad. La tilde o enlace ondulante (~) representa simbólicamente el enlace de alta energía, que no es otra cosa que un enlace de tipo éster entre los residuos de ácido fosfórico y ciertos compuestos orgánicos. La energía libre (como resultado de una reacción exergónica) representa el trabajo útil máximo que puede ser obtenido de una reacción química. Debido a que la energía para la formación del enlace en estos fosfatos es particularmente alta, se liberan cantidades relativamente grandes de energía (10-12 kcal/mol) cuando se hidroliza (rompe o cataboliza) el enlace. Los compuestos que contienen tales enlaces se denominan **fosfatos macroérgicos**. La energía liberada cuando se rompe el enlace de alta energía entre los fosfatos que componen una molécula de alta energía (e.g., ATP) es transferida a otras moléculas que la utilizan directamente, o a otras moléculas que la almacenan como **fosfato de creatina** o **fosfocreatina (CP o CrP)**. La CP es otro compuesto macroérgico que se encuentra almacenado en el músculo esquelético. La formación de enlaces de alta energía requiere el ingreso o entrada de energía.

Otro grupo de compuestos de alta energía son los tioésteres, i.e., los derivados de acilo de los mercaptanos. La *coenzima A (co-A)* es un mercaptano ampliamente distribuido que contiene adenina, ribosa, ácido pantoténico y tioetanolamina.

ADENOSINA DE TRIFOSFATO (ATP)

Descripción General e Importancia

La *adenosina de trifosfato (ATP)* es uno de los compuestos de alta energía más importantes, puesto que proporciona directamente energía a las reacciones que la requieren en todas las células del organismo. Este compuesto se produce en las células al utilizar los nutrientes que provienen de las plantas y animales. El ATP representa el almacén de energía del cuerpo. Por hidrólisis (catabolismo), el ATP se descompone hasta *adenosina de difosfato (ADP)*, liberando energía directamente para diferentes funciones vitales del cuerpo, tales como la contracción muscular, transporte activo, digestión, secreción glandular, síntesis de compuestos químicos, reparación de tejidos, circulación, transmisión nerviosa, entre otras.

Formación/Síntesis de la Molécula de ATP

Mediante la utilización de energía (reacción endérgica) un *fosfato inorgánico (Pi)* libre se une a una molécula de *adenosina de difosfato (ADP)* para poder formar una molécula de *adenosina de trifosfato (ATP)*. Esta reacción se puede expresar como: $Pi + ADP \rightarrow ATP$

Adenosina de Trifosfato (ATP) y Compuestos Afines: Estructura y Propiedades

Hemos mencionado que las células podían sintetizar el ATP a partir de hidratos de carbono, grasas y proteínas. Además, se ha señalado que el ATP, a su vez, representa una fuente inmediata de energía para las diversas funciones celulares. Durante la degradación del compuesto ATP, se libera energía útil para trabajo biológico (e.g., contracción muscular, transmisión nerviosa, secreción de hormonas, entre otras), transformándose el ATP en adenosina de difosfato (ADP). El ADP vuelve a transformarse en ATP en virtud de la energía suministrada mediante el catabolismo de los combustibles energéticos (i.e., hidratos de carbono, grasas y proteínas) y de la fosfocreatina (PC). El ATP pertenece a una serie de compuestos orgánicos fosforilados que sirve de reserva energética y distribuyen energía en las células. Esta energía se transfiere con facilidad de un compuesto a otro en presencia de la correspondiente enzima. Estos compuestos fosforilados se distinguen unos de otros por el número de grupos de fosfato y el tipo de enlace fosfato en el resto de la molécula. Son todos *nucleótidos*, compuestos constituidos de una base nitrogenada (*adenina*), un azúcar de cinco-carbonos (*ribosa*), y uno o más grupos de fosfato (véase Figura 2-1).

Monofosfato de adenosina (AMP). Posee un grupo fosfato, unido por un enlace éster en posición 5' a la molécula de ribosa (vease Figura 1-2). No representa un enlace de alta energía.

Difosfato de adenosina (ADP). Representa un nucleótido formado por dos grupos fosfatos, el segundo unido al enlace anhídrido con el grupo fosfato 5' de AMP. Este segundo enlace es el fosfato de alta energía.

Trifosfato de adenosina (ATP). Es un nucleótido constituido mediante tres grupos fosfatos. Posee un tercer grupo de fosfato en un enlace lineal (anhídrido), el cual proporciona dos enlaces ricos en energía, i.e., los dos últimos grupos de fosfatos representan enlaces de alta energía (almacenan un alto nivel de energía química potencial). Posee un gran complejo de moléculas, llamada **adenosina**. En la estructura de la adenosina se observa una porción conocida como **adenina** y otra llamada **ribosa**. Cuando se rompe el enlace terminal del fosfato, se emite energía (alrededor de 7 a 12 kcal por cada mol de ATP), lo cual permite que la célula realice trabajo biológico. Los subproductos finales del desdoblamiento de una molécula de ATP son adenosina de difosfato (ADP) y un fosfato inorgánico (Pi).

Monofosfato Cíclico de adenosina (AMP cíclico o cAMP). Se deriva del ATP, pero posee su único grupo fosfato esterificado en un ciclo a través de las condensaciones de dos grupos hidroxilo en la misma molécula. Esta molécula no se vincula con la transferencia de energía pero representa un "segundo mensajero" de gran importancia entre una hormona y sus efectos sobre sistemas enzimáticos.

Hidrolisis o Desdoblamiento del ATP

Cuando el ATP es enzimáticamente hidrolizado, i.e., se degrada el enlace químico que almacena energía entre ADP y Pi, el grupo fosfato terminal es transferido a agua, con liberación de ADP y fosfato inorgánico (Pi). La energía libre derivada (biológicamente útil) de esta reacción puede ser acoplada con reacciones que requieren energía ($ATP + H_2O \rightarrow ADP + Pi + \text{energía}$). Las enzimas que catalizan esta reacción de descomposición son **trifosfatasas de adenosina**, o **ATPases**. Las enzimas que transfieren el grupo fosfato desde ATP a otro sustrato son **quinasas**. Esta reacción se puede resumir como sigue:

ATPase

ATP \rightarrow ADP + Pi + Energía

(Reactivo) (Productos) (Energía Libre)

El ATP puede ser enzimáticamente hidrolizado y ambos enlaces fosfatos ricos en energía eliminados para producir AMP ($ATP + H_2O \rightarrow AMP + Pi + \text{energía}$).

El ATP puede ser enzimáticamente hidrolizado a **cAMP** bajo la influencia de la enzima **ciclasa de adenilo** ($ATP + H_2O \rightarrow cAMP + Pi + \text{energía}$).

Trifosfato de Adenosina y Contracción Muscular

El ATP representa la fuente de energía inmediata para la contracción de los músculos esqueléticos activos durante el ejercicio. La miosina, una de las proteínas contráctiles importantes de la fibra muscular, cataliza el paso de trifosfato de adenosina (ATP) a difosfato de adenosina (ADP), y la consiguiente liberación de energía.

Sistema ATP-ADP y su Función en el Metabolismo

La ruptura del último enlace de energía entre los grupos de fosfatos en la molécula de ATP resulta en un fosfato libre (Pi), una molécula de adenosina de trifosfato (ADP) y energía libre. Esta energía se emplea en los procesos anabólicos del metabolismo celular. El Pi y el ADP utilizan la energía liberada mediante el catabolismo para reunirse y resintetizar el compuesto de ATP. Este ciclo se conoce como el *sistema de ATP-ADP*.

FUENTES DE ATP

Básicamente, el ATP proviene principalmente del catabolismo de las sustancias nutritivas energéticas. Una vez estos sustratos entran en la célula, se inicia una serie de reacciones químicas a través de diversas vías metabólicas. Estas vías pueden ser de dos tipos, a saber, anaeróbicas o aeróbicas. El *metabolismo o vía anaeróbica* no requiere la presencia de oxígeno, de ahí el término anaeróbico (sin aire o sin oxígeno). La ausencia del oxígeno en este tipo de metabolismo celular se debe a que el tiempo es muy corto para que llegue a tiempo, i.e., el ejercicio o deporte practicado posee una duración máxima de tres a cinco minutos. Por otro lado, la *vía aeróbica* utiliza el oxígeno para poder oxidar los sustratos y así producir ATP; de manera que, aeróbico significa con aire (o con oxígeno). En este caso, la duración del ejercicio permite que llegue el oxígeno a la célula, i.e., sobrepasa los tres a cinco minutos.

Metabolismo Anaeróbico

La producción anaeróbica del ATP puede originarse de dos vías principales, conocidas como el sistema de ATP-PC (o fosfágeno) y la glucólisis anaeróbica.

El Sistema de ATP-PC (fosfágeno)

Este sistema representa la fuente más rápida de ATP para el uso por los músculos esqueléticos. La rapidez para la disponibilidad del ATP (energía química potencial) se le atribuye a que no depende de una serie de reacciones químicas ni de energía. Por otro lado, produce relativamente pocas moléculas de ATP. Las reservas musculares de los fosfógenos (ATP y PC) son muy pequeñas (sólo alrededor de 0.3 moles en las mujeres y 0.6 en los varones). En consecuencia, la cantidad de energía obtenida a través de este sistema es limitado, lo cual limita también la producción de ATP (mediante reacciones acopladas).

El combustible químico (energía química potencial) empleado en este sistema (para resintetizar el ATP) es la **fosfocreatina (PC)**. Esta molécula es otro de los compuestos fosfatados "ricos en energía" que se almacena en las células de los músculos esqueléticos. La estructura básica de este compuesto es una molécula de creatina combinada con un fosfato, ambos unidos mediante un enlace de alta energía. La fosfocreatina representa un compuesto muy importante cuando se requiere una rápida producción de energía (en la forma de ATP). Este es el caso de competencias deportivas que se ejecutan en apenas varios segundos. Durante la hidrólisis o fragmentación del enlace de alta energía que mantiene unida la molécula de PC (i.e., cuando se elimina su grupo fosfato) se libera gran cantidad de energía, la cual se acopla al requerimiento energético necesario para la restauración del ATP.

El sistema de fosfágeno involucra la donación de un fosfato (Pi) y su enlace de energía por parte de la fosfocreatina (PC) a la molécula de ADP para formar ATP:



En última instancia, el ATP refosforila la creatina para así formar PC. Los productos finales de esta reacción son creatina (C), fosfato inorgánico (Pi) y energía libre (dirigida a encausar el acoplamiento de ADP con Pi).

El sistema de ATP-PC se activa principalmente durante eventos atléticos de muy corta duración (30 segundos lo máximo) y de alta intensidad, i.e., competencias explosivas y rápidas (de alta potencia). Algunos ejemplos de estos tipos de competencias (que utilizan como fuente primaria de energía el sistema de ATP-PC) son, a saber, diversos eventos de atletismo (e.g., carreras de velocidad, los lanzamientos y saltos), levantamiento de pesas olímpicas, eventos de velocidad en natación, las competencias gimnásticas, entre otros. Esto implica que deportistas bajo esta categoría deberán concentrar gran parte de su entrenamiento en desarrollar este sistema energético.

Glucólisis anaeróbica (o sistema de ácido láctico)

Este sistema representa una vía química o metabólica que involucra la degradación incompleta (por ausencia de oxígeno) de glucosa o glucógeno para formar dos moléculas de ácido láctico (derivadas de dos moléculas de ácido pirúvico), lo cual resulta en la acumulación de ácido láctico en los músculos esqueléticos y en la sangre. El ácido láctico se forma debido a la falta de oxígeno. Mediante reacciones acopladas, la energía que produce esta vía metabólica va dirigida a restaurar el Pi a ADP para formar ATP. La ganancia neta de esta vía metabólica son de dos a tres moléculas de ATP y dos moléculas de ácido láctico por cada molécula de glucosa (180 gramos) catabolizada. La vía glucolítica se lleva a cabo en el citoplasma de la célula corriente o en el sarcoplasma de la célula (fibra) de los músculos esqueléticos.

La glucólisis, como lo indica la palabra, emplea como sustrato (combustible metabólico) a la glucosa sanguínea (forma más simple de los hidratos de carbono). La

glucólisis tiene la ventaja de que provee un suministro rápido de ATP y no requiere oxígeno (anaeróbico). Por otro lado, esta vía anaeróbica solo puede resintetizar algunos moles de ATP a partir de la descomposición de la glucosa (o azúcar). El sistema de ácido láctico sólo puede producir 3 moles de ATP mediante la descomposición anaeróbica (proceso de glucólisis anaeróbica) de 1 mol o 180 gramos (alrededor de 6 onzas) de glucógeno (este último representa la forma de almacenamiento de la glucosa o del azúcar en los músculos esqueléticos). Además, elabora ácido láctico como uno de los productos finales, el cual origina una fatiga musculoesquelética transitoria cuando se acumula en los músculos y en la sangre a niveles muy elevados. Sus productos finales son la formación limitada de ATP y ácido láctico.

El ácido láctico no es la causa directa de la fatiga muscular durante un ejercicio anaeróbico. Durante un ejercicio de alta intensidad, se produce ácido láctico como subproducto de la glucólisis anaeróbica y debido a la falta de oxígeno. La acumulación del ácido láctico causa una rápida reducción en el pH muscular y sérico. Una reducción en el pH implica un aumento en la concentración de iones de hidrógeno (H^+), lo cual ocasiona una acidosis a nivel intracelular. Esto puede reducir los efectos que tienen los iones de calcio (Ca^{++}) sobre troponina, i.e., la contracción de las miofibrillas musculares disminuye, reduciendo así la generación de tensión por el músculo esquelético activo (el ejercicio no se puede ejecutar efectivamente). Además, un bajo pH puede reducir la producción anaeróbica de ATP, provocando de esta manera la fatiga muscular. Aún más, la enzima *fosfofructinasa (PFK)*, que es importante para un efectivo funcionamiento de la glucólisis, es inhibida por un bajo pH; esto reduce la rápida producción anaeróbica del ATP.

Durante ejercicios/deportes prolongados que se realizan a una alta intensidad (80-90% de VO_2 máx), el ácido láctico que se produce vía reacciones glucolíticas anaeróbicas puede servir como fuente adicional de combustible metabólico. Por ejemplo, los maratonistas, quienes producen ácido láctico durante las etapas iniciales de una carrera competitiva, pueden utilizar el ácido láctico como sustrato más tarde en la carrera; esto es posible mediante la conversión del ácido láctico en glucógeno hepático, el cual puede ser convertido en glucosa sérica para su uso como combustible químico por las células musculares activas.

Este sistema es de suma importancia para aquellas actividades físicas (o pruebas deportivas que se realizan a una intensidad máxima durante períodos de 1 a 3 minutos, como las carreras de velocidad (400 y 800 metros) y la natación de apnea o por debajo del agua (sostener la respiración). Además, en algunas pruebas, como la carrera de 1,500 metros o de la milla, el sistema del ácido láctico se utiliza en forma predominante para la "levantada" al final de la carrera.

Metabolismo Aeróbico

La vía aeróbica involucra la descomposición completa (por estar presente oxígeno) de las sustancias alimenticias (hidratos de carbono, grasas y proteínas) en bióxido de carbono (CO_2) y agua (H_2O). Por lo tanto, utiliza como combustible metabólico (sustrato) la glucosa endógena (derivada de las reservas de glucógeno corporal) o exógena (lo que resulta de la

hidrólisis/catabolismo de los hidratos de carbono en su forma compleja, e.g., almidones), las grasas y proteínas.

Las grasas son inicialmente degradadas mediante una serie de reacciones químicas, conocido como *oxidación beta*. Durante este proceso, los ácidos grasos pasan por una serie de reacciones para *formar acetil-co-A*, de manera que puedan entrar al ciclo de Krebs y al sistema de transporte electrónico.

La contribución energética de las proteínas fluctúa entre 5% a 15% del combustible utilizado durante el ejercicio. La proteína puede ser utilizada como combustible metabólico durante el ejercicio mediante glucogenólisis (degradación de los aminoácidos en glucosa o glucógeno por el hígado) o por la conversión de los aminoácidos en acetil-co-A, la cual puede ser convertida en ácidos grasos o puede entrar en el ciclo de Krebs para la producción de energía por el hígado. Además, la *alanina*, un aminoácido subproducto de la glucólisis anaeróbica, se almacena en los músculos esqueléticos y es liberada durante ejercicios prolongados, durante el cual es transportada mediante la sangre hasta el hígado, donde será convertida a glucosa a través de la *gluconeogénesis* y devuelta a las células musculares para su uso como combustible metabólico en los sistemas energéticos.

Las reacciones químicas que producen ATP con la presencia de oxígeno (aeróbicas) se efectúan a través de tres (3) vías metabólicas, las cuales son: la *glucólisis* (en este caso es de naturaleza aeróbica), el *ciclo de Krebs* (o *ciclo del ácido cítrico*) y la *cadena respiratoria* (o *sistema de transporte electrónico*). Como fue mencionado en los párrafos previos, la glucólisis se lleva a cabo en el citoplasma de la célula (o en el sarcoplasma de la fibra muscular). El ciclo de Krebs y el sistema de transporte electrónico se realiza en unos organelos celulares especializados, conocidos como *mitocondrias*. Estos compartimiento subcelulares constituyen el "dínamo" ("planta motriz") para la elaboración aeróbica del ATP.

El metabolismo aeróbico tiene la ventaja de producir una cantidad de energía suficiente para elaborar 36-39 moles de ATP a partir de cada mol (180 gramos) de glucógeno descompuesto completamente en bióxido de carbono (CO₂) y agua (H₂O), incluyendo el proceso de glucólisis (en este caso, aeróbica). Además, produce 130 moles de ATP a partir del catabolismo de 256 gramos de grasa. Esta vía no produce ácido láctico, ya que el oxígeno inhibe la acumulación de éste. Esto quiere decir que la vía aeróbica se activa principalmente durante ejercicios de tolerancia (e.g., maratonismo, triatlón, entre otros), los cuales requieren un suministro continuo de energía (en la forma de ATP) para poder mantener su intensidad y duración prolongada. El problema de este sistema es que requiere la presencia de oxígeno para poder generar su energía. Esto implica que en deportes explosivos que sean de corta duración (anaeróbicos) no pueden depender de este sistema para la producción de ATP. En adición, la formación de ATP es lenta, puesto que requiere el proceso de tres tipos de reacciones químicas, a saber, glucólisis aeróbica, el ciclo de Krebs y el sistema de transporte electrónico. La realidad es que la producción aeróbica de ATP no ocurre hasta que llegue el oxígeno a la célula. Este proceso toma tiempo (alrededor de 3 a 5 minutos) y requiere atravesar varias estructuras anatómicas del organismo (e.g., pulmones, sangre/hemáticas, corazón, vasos arteriales sistémicos, capilares a nivel de las células/fibras musculoesqueléticas, membrana celular, y, por último, la parte interior de la

célula). Por ejemplo, el oxígeno que se inhala del aire ambiental pasa a los pulmones (vía tráquea, bróquios y bronquiolos) hasta llegar a los alveolos, donde ocurre el intercambio de gases, i.e., el oxígeno es captado por la hemoglobina (formando oxihemoglobina), dentro de el hematíe/eritrocito, pasando, entonces, a la aurícula y ventrículo izquierdo, desde el cual es eyectado hacia la circulación general del cuerpo. A continuación, el oxígeno es transportada (junto a la hemoglobina) hasta los capilares de los músculoesqueléticos, donde (mediante gradientes en presión) pasa hacia adentro de la célula. Es en este momento, entonces, que puede iniciarse las oxidaciones de los sustratos a través de las reacciones aeróbicas. Todo esto se lleva cabo mediante cambios hemodinámicos/gradientes de presión, i.e., todo gas o líquido (e.g., el plasma sanguíneo) se mueve de un área de mayor presión a otro menor. En breve, se requiere pasar por varias barreras estructurales antes de que pueda llegar el oxígeno a la célula, y todo esto toma aproximadamente de 3 a 5 minutos.

¿Porqué no se forma ácido láctico en la vía aeróbica? El hecho es que siempre se formar alguna cantidad de ácido láctico, pero no el suficiente para provocar fatiga muscular. El oxígeno inhibe la formación de ácido láctico al desviar la mayoría de su precursor (el ácido pirúvico) en el ciclo de Krebs (en su forma de acetil-conenzima-A, abreviado como acetil-co-A), luego de haberse formado 3 moles de ATP mediante la glucólisis aeróbica. Los productos finales son ácido pirúvico (producto final de la glucólisis aeróbica), bióxido de carbono y agua.

Contabilidad total de la producción aeróbica del ATP. Cuando una molécula de glucosa o glucógeno se degrada mediante las vías aeróbicas, produce un total de 38 moléculas de ATP, cuando se cataboliza la glucosa, y 39 moléculas de ATP, cuando se cataboliza el glucógeno. La producción glucolítica neta de ATP por el glucógeno es una molécula de ATP adicional en comparación con la glucosa.

Glucólisis aeróbica

Esta vía fue discutida bajo el metabolismo anaeróbico. Ambas vías glucolíticas son prácticamente las mismas, con la diferencia de que al llegar el oxígeno a la célula, al final se forman dos moléculas de ácido pirúvico, sin la producción de ácido láctico. El ácido pirúvico se transforma en acetil-co-A y pasa hacia el ciclo de Krebs. En otras palabras, el oxígeno inhibe la formación del ácido láctico a partir del ácido pirúvico.

El ciclo de Krebs (ciclo del ácido cítrico o ciclo del ácido tricarboxílico)

Representa una serie cíclica de reacciones enzimáticamente catalizadas que se ejecutan mediante un sistema de multienzimas. A través de esta vía, se oxida el grupo acetil del compuesto acetil-co-A (proveniente de la glucólisis aeróbica). El piruvato (tres moléculas de carbono) se degrada para formar acetil-co-A (molécula de tres carbonos). Luego el acetil-co-A se combina con el ácido oxaloacético (molécula de cuatro carbonos) para formar ácido cítrico (seis carbonos). Esto continúa con una serie de seis reacciones para regenerar el ácido oxaloacético y dos moléculas de CO₂, y la vía inicia todo de nuevo. Estas reacciones se llevan a cabo en la mitocondria de la célula.

En resumen, el ciclo de Krebs es la vía metabólica final para la oxidación de los sustratos (combustibles metabólicos), i.e., los hidratos de carbono, grasas (oxidación beta) y proteínas. Los combustibles metabólicos entran en el ciclo de Krebs en la forma de acetil-co-A. Una vez esto ocurra, ocurren dos principales cambios químicos, a saber: la producción de CO₂ (el cual es eliminado eventualmente del cuerpo mediante los pulmones) y el traslado (oxidación) de iones de hidrógeno (H⁺) y electrones (e⁻).

El sistema/cadena de transporte electrónico (o cadena respiratoria)

Representa una vía metabólica, procesada en la mitocondria, caracterizado por una serie de reacciones de oxidación-reducción realizadas por unas enzimas altamente organizadas. La cadena del transporte electrónico es la vía común en las células aeróbicas, donde, luego de recibir los electrones del ciclo de Krebs, ocurren dos principales eventos químicos, a saber:

1. Los iones de hidrógeno (H⁺) y electrones (e⁻), derivados de los diferentes sustratos, son transportados mediante portadores electrónicos hacia el oxígeno (O₂) que respiramos para así formar agua (H₂O) a través de una serie de reacciones enzimáticas. Al final de la cadena respiratoria, el oxígeno acepta los electrones que van pasando y se combina con hidrógeno para formar agua.
2. Simultáneamente, se lleva a cabo la refosforilación oxidativa del ATP, i.e., la producción aeróbica del ATP dentro de la mitocondria. En otras palabras, el ATP es resintetizado a través de reacciones acopladas a partir de la energía emitida al transportarse los electrones.

METABOLISMO DE LOS HIDRATOS DE CARBONO

Los hidratos de carbono complejos (polímeros de las hexosas) que se consumen en la dieta de una persona son hidrolizados y convertidos en monosacáridos o azúcares simples (glucosa, fructosa y galactosa). Estos compuestos son absorbidos por los capilares de las vellosidades del intestino delgado y transportados por la vena portal hacia el hígado, en el que la fructosa y galactosa se transforman en glucosa. Por consiguiente, el principal producto de la digestión de los hidratos de carbono es la glucosa. La glucosa representa la fuente principal de energía para el cuerpo humano.

El metabolismo de los hidratos de carbono comienza al pasar la glucosa por las membranas celulares. Una vez la glucosa penetra en las células, ésta comúnmente es fosforilada para formar glucosa-6-fosfato. La enzima que cataliza esta reacción es la **hexocinasa**. La glucosa que no se necesita para su uso inmediato se almacena principalmente en las fibras (o células) de los músculos esqueléticos o en el hígado en la forma de **glucógeno** (polimeración de la glucosa-6-fosfato). El proceso de formación de glucógeno se llama **glucogénesis**. Si las reservas de glucógeno se encuentran saturadas, entonces las células hepáticas transforman la glucosa en ácidos grasos que pueden almacenarse en el tejido adiposo.

Catabolismo de la Glucosa

El degradamiento de la glucosa hasta ácido pirúvico o láctico (o ambos) se conoce como *glucolisis*.

METABOLISMO DE LAS GRASAS

Las grasas o lípidos de mayor importancia en terminos biológicos son las grasas neutras (trigliceridos), los fosfolípidos y compuestos relacionados, y los esteroides. Los trigliceridos se encuentran constituidos por tres acidos grasos unidos al glicerol.

Catabolismo de los Lipidos

Los lípidos almacenados en el tejido adiposo constituyen la reserva más importante de energía.

METABOLISMO DE LAS PROTEÍNAS

Las proteínas representan los componente estructurales del organismo. Estan constituidas por un numero grande de aminoácidos formando cadenas por *uniones pepticas* que enlazan el grupo amigeno de un aminoácido con el grupo carboxilo del siguiente.

REFERENCIAS

Libros y Artículos

Åstrand, P-O., & Rodahl, K. (1986). *Textbook of Work Physiology: Physiological Bases of Exercise* (3ra. ed., pp. 13-18, 299-327, 524-538). New York: McGraw-Hill Book Company.

Åstrand, P-O., & Rodahl, K. (1986). *Fisiología del Trabajo Físico: Bases Fisiológicas del Ejercicio* (2da ed., pp. 9-30, 216-235). Buenos Aires, Argentina: Editorial Médica Panamericana S.A.

Berger, R. A. (1982). *Applied Exercise Physiology* (pp. 47-57). Philadelphia: Lea & Febiger.

Brooks, G. A., & Fahey, T. D. (1987). *Fundamentals of Human Performance* (pp. 17-87). New York:Macmillan Publishing Company.

Books, G. A., Fahey, T. D., & White, T. P. (1996). *Exercise Physiology: Human Bioenergetics and its Applications*. (2da. ed., pp.15-38, 53-143). California: Mayfield Publishing Company.

de Vries, H. A., & Housh, T. (1994). *Physiology of Exercise: for Physical Education, Athletics and Exercise Science*. (5ta. ed., pp.29-43). Madison, Wisconsin: WCB Brown & Benchmark Publishers.

Fisher, A. G. (1990). *Scientific Basis of Athletic Conditioning* (3ra. ed., pp. 48-72). Philadelphia: Lea & Febiger.

Foss, M. L., & Keteyian, S. J. (1998). *Fox's Physiological Basis for Exercise and Sport*. (6ta. ed., pp.16-47). Boston, Massachusetts: WCB McGraw-Hill Companies, Inc.

Fox, E. L., Bowers, R. W., & Foss, M. L. (1992). *Sports Physiology* (3rd ed, pp. 13-73). Wisconsin: WCB Brown & Benchmark Publishers.

Fox, E. L. (1987). *Fisiología del Deporte*. (5ta ed., Reimpresión de la 1ra ed., pp. 11-57). Buenos Aires, Argentina: Editorial Médica Panamericana.

Coyle, E. F. (1997). Fuel for sport performance. En: D. R. Lamb & R. Murray, (Eds.) *Perspectives in Exercise Science and Sports Medicine: Optimizing Sport Performance*. (Vol. 10, pp. 95-137). Carmel, IN: Cooper Publishing Group.

Lamb, D. R. (1984). *Physiology of Exercise: Responses & Adaptations*. (2nd. ed., pp. 38-65). New York: Macmillan Publishing Company.

Lamb, D. R. (1978). *Fisiología del Ejercicio: Respuestas y Adaptaciones* (pp. 39-55). Madrid, España: Editorial Augusto E. Pila Teleña. 406 pp.

McArdle, W. D., Katch, F. I., & Katch, V. L. (1994). *Essentials of Exercise Physiology* (pp.12-20, 35-56, 61-63, 68-69, 117-118, 345-346). Philadelphia: Lea & Febiger.

McArdle, W. D., Katch, F. I., & Katch, V. L. (1996). *Exercise Physiology: Energy, Nutrition, and Human Performance* (4ta ed., pp.30-31, 89-124, 126-127, 129-130, 189-190, 393-394). Baltimore, Maryland: Williams & Wilkins. 849 pp.

Mishchenko, V. S., & Monogarov, V. D. (1995). *Fisiología del Deportista: Bases Científicas de la Preparación, Fatiga y Recuperación de los Sistemas Funcionales del Organismo de los Deportistas de Alto Nivel* (pp. 20-52). Barcelona, España: Editorial Paidotribo.

Morehouse, L. E., & Miller, A. T., Jr. (1984). *Fisiología del Ejercicio*. (8va ed.). Buenos Aires: Librería "El Ateneo" Editorial. 318 pp.

Noble, B. J. (1986). *Physiology of Exercise and Sport*. St. Louis: Times Mirror/Mosby College Publishing. 570 pp.

Plowman, S. D., & Smith, D. L. (1997). *Exercise Physiology for Health, Fitness, and Performance*. Boston: Allyn and Bacon. 557 pp.

Reilly, T., Secher, N., Snell, O., & Williams, C. (Eds.). (1990). *Physiology of Sports*. New York: E. & F.N. SPON. 495 pp.

Powers, S. K., & Howley, E T. (1994). *Exercise Physiology: Theory and Applications*. (2nd ed.). Dubuque, I.A.: Wm. C. Brown Publishers. 608 pp.

Rowell, L. B., & Shepherd, J. T. (Eds.). (1996). *Handbook of Physiology. A Critical, Comprehensive Presentation of Physiological Knowledge and Concepts*. Section 12: Exercise: Regulation and Integration of Multiple Systems. New York: Oxford University Press. 1210 pp.

Shephard, R. J. (1987). *Exercise Physiology*. Philadelphia: B.C. Decker Inc. 207 pp.

Shephard, R. J. (1982). *Physiology & Biochemistry of Exercise*. New York: Praeger Publishers. 672 pp.

Stegeman, J. (1981). *Exercise Physiology: Physiological Bases of Work and Sport*. St. Louis: Year Book Medical Publishers, Inc. 345 pp.

Terrados Cepeda, N. (1992). Metabolismo energético durante la actividad física. En: J. Gonzalez Gallego (Ed.). *Fisiología de la Actividad Física y del Deporte* (pp.75-94). Nueva York: Interamericana, McGraw-Hill.

Wilmore, J. H., & Costill, D. L. (1994). *Physiology of Sport and Exercise*. Champaign, IL: Human Kinetics. 560 pp.

Wilmore, J. H., & Costill, D. L. (1988). *Training for Sport and Activity*. (3rd ed.). Madison, WI: Wm. C. Brown Publishers. 420 pp.

Hargreaves, M. (Ed.). (1995). *Exercise Metabolism*. Champaign, IL: Human Kinetics Publishers, Inc. 263 pp.

Houston, M. E. (1995). *Biochemistry Primer for Exercise Science*. Champaign, IL: Human Kinetics Publishers, Inc. 135 pp.

Lamb, D. R. & Gisolfi, C. V. (Eds.). (1992). *Perspectives in Exercise Science and Sports Medicine: Energy Metabolism in Exercise and Sport*. (Vol. 5). Dubuque, IA: Wm.C. Brown & Benchmark. 495 pp.

Saltin, B. (Ed.). (1986). *International Series on Sports Sciences. Biochemistry of Exercise* VI. (Vol. 16). Champaign, IL: Human Kinetics Publishers, Inc. 568 pp.

Shephard, R. J. (1984). *Biochemistry of Physical Activity*. Springfield, Illinois: Charles C. Thomas, Publishers. 391 pp.

Lamb, D. R. & Murray, R. (Eds.) (1988). *Perspectives in Exercise Science and Sports Medicine: Prolonged Exercise*. (Vol 1). Indianapolis, IN: Benchmark Press, Inc. 494 pp.

Shephard, R. J., & Åstrand, P-O. (Eds.). (1992). *Endurance in Sports*. Boston: Blackwell Scientific Publications. 638 pp.

Costill, D. L. (1986). *Inside Running: Basics of Sports Physiology*. Indianapolis, IN: Benchmark Press, Inc. 189 pp.

Milvy, P. (Ed.). (1977). *Annals of The New York Academy of Sciences. The Marathon: Physiological, Medical, Epidemiological, and Psychological Studies*. (Vol. 301). New York, NY: The New York Academy of Sciences. 1090 pp.