

# Βιοενεργητική της Άσκησης και της Προπόνησης

Trent J. Herda, PhD, και Joel T. Cramer, PhD

▶ **Αφού ολοκληρώσετε αυτό το κεφάλαιο, θα είστε σε θέση να**

- εξηγήσετε τα βασικά ενεργειακά συστήματα που είναι διαθέσιμα για την παροχή ATP κατά τη διάρκεια της άσκησης
- κατανοήσετε τη συσσώρευση γαλακτικού, τη μεταβολική οξέωση και τις επιπτώσεις της κόπωσης σε κυτταρικό επίπεδο
- αναγνωρίσετε τα μοτίβα εξάντλησης και αναπλήρωσης του ενεργειακού υποστρώματος κατά τη διάρκεια διάφορων εντάσεων άσκησης
- περιγράψετε τους βιοενεργητικούς παράγοντες που περιορίζουν την απόδοση στην άσκηση
- αναπτύξετε προγράμματα προπόνησης που καταδεικνύουν τη μεταβολική εξειδίκευση της προπόνησης
- εξηγήσετε τις μεταβολικές απαιτήσεις και την αποκατάσταση από τη διαλειμματική προπόνηση, τη διαλειμματική προπόνηση υψηλής έντασης και τη συνδυαστική προπόνηση για τη βελτιστοποίηση στις αναλογίες έργου διαλείμματος.

**Η μεταβολική εξειδίκευση** της άσκησης και της προπόνησης βασίζεται στην κατανόηση της μεταφοράς ενέργειας στα βιολογικά συστήματα. Αποτελεσματικά και παραγωγικά προγράμματα προπόνησης μπορούν να σχεδιαστούν με βάση την κατανόηση του τρόπου με τον οποίον η ενέργεια διατίθεται για συγκεκριμένους τύπους άσκησης και του τρόπου με τον οποίον η μεταφορά ενέργειας μπορεί να τροποποιηθεί με ειδικά προγράμματα προπόνησης. Μετά τους ορισμούς βασικών όρων της βιοενεργητικής και την επεξήγηση του ρόλου της τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP), αυτό το κεφάλαιο πραγματεύεται τα τρία βασικά ενεργειακά συστήματα που λειτουργούν για την αναπλήρωση της ATP στους ανθρώπινους σκελετικούς μύες. Έπειτα εξετάζουμε την εξάντληση και την αναπλήρωση των ενεργειακών υποστρωμάτων, ειδικά σε σχέση με την κόπωση και την αποκατάσταση, τους βιοενεργητικούς παράγοντες που περιορίζουν την απόδοση, καθώς και τη συνεισφορά του αερόβιου και αναερόβιου μηχανισμού στην πρόσληψη οξυγόνου. Τέλος, εξετάζουμε τη μεταβολική εξειδίκευση της προπόνησης.

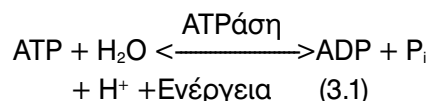
## Βασική Ορολογία

**Η βιοενεργητική**, ή η ροή της **ενέργειας** μέσα σε ένα βιολογικό σύστημα, αφορά κυρίως στη μετατροπή μακροθρεπτικών συστατικών – υδατάνθρακες, πρωτεΐνες και λίπη, που περιέχουν χημική ενέργεια – σε βιολογικά χρησιμοποιήσιμες μορφές ενέργειας. Η διάσπαση των χημικών δεσμών μέσα σε αυτά τα μακροθρεπτικά συστατικά παρέχει την απαραίτητη ενέργεια για την εκτέλεση βιολογικού έργου.

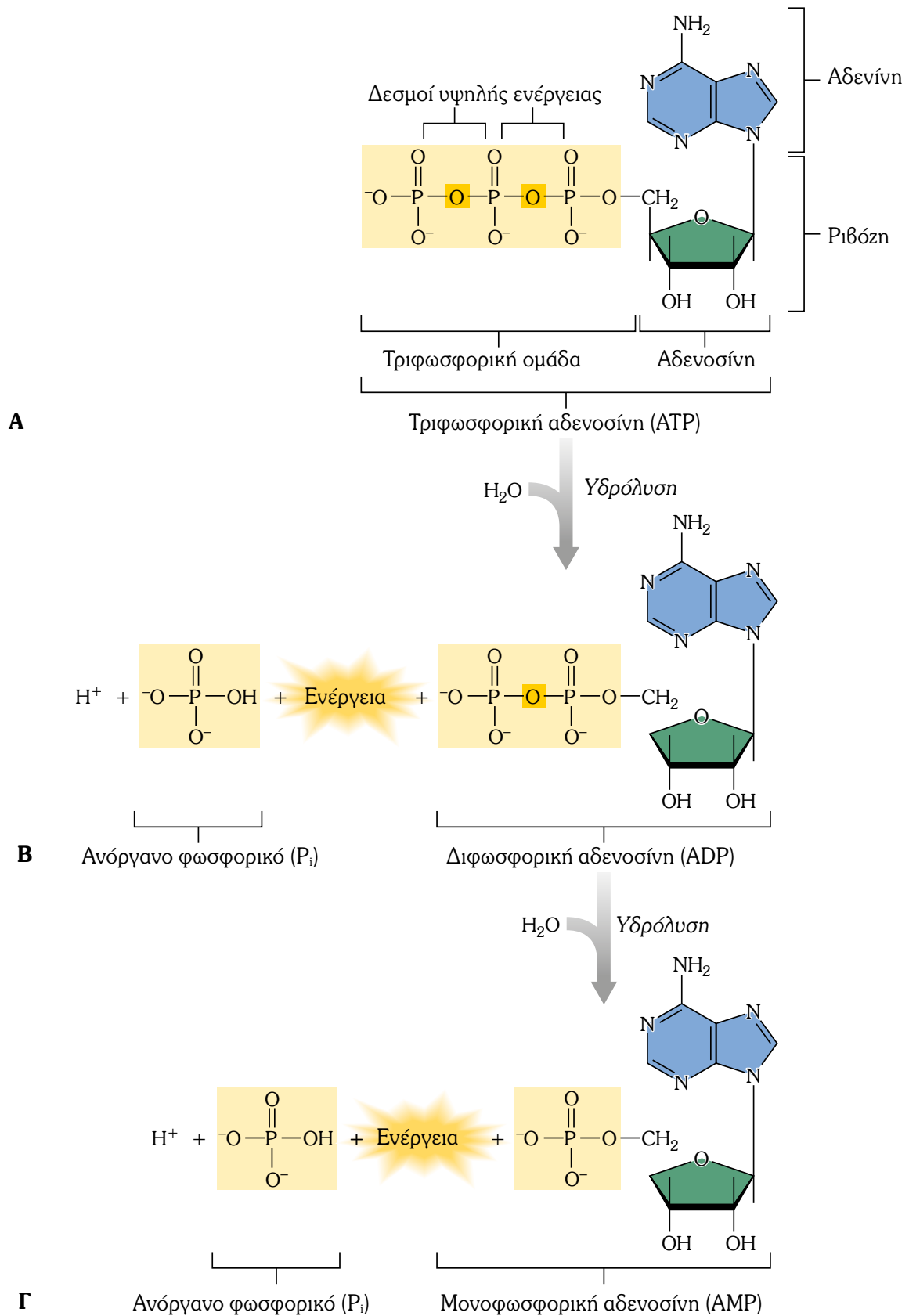
Η διάσπαση μεγάλων μορίων σε μικρότερα μόρια, που σχετίζεται με την απελευθέρωση ενέργειας, ονομάζεται **καταβολισμός**. Η σύνθεση μεγαλύτερων μορίων από μικρότερα μόρια μπορεί να επιτευχθεί χρησιμοποιώντας την ενέργεια που απελευθερώνεται από καταβολικές αντιδράσεις. Αυτή η διαδικασία οικοδόμησης ονομάζεται **αναβολισμός**. Η διάσπαση πρωτεΐνης σε αμινοξέα είναι ένα παράδειγμα καταβολισμού, ενώ η σύνθεση πρωτεΐνης από αμινοξέα είναι μια αναβολική διαδικασία. Οι **εξώθερμες αντιδράσεις** είναι αντιδράσεις απελευθέρωσης ενέργειας και είναι γενι-

κά καταβολικές. Οι **ενδόθερμες αντιδράσεις** απαιτούν ενέργεια και περιλαμβάνουν τις αναβολικές διαδικασίες και τη μυϊκή σύσπαση. Ο **μεταβολισμός** είναι το σύνολο όλων των καταβολικών και των αναβολικών αντιδράσεων σε ένα βιολογικό σύστημα. Ενέργεια που προέρχεται από καταβολικές αντιδράσεις χρησιμοποιείται για αναβολικές αντιδράσεις μέσω ενός ενδιάμεσου μορίου, της **τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP)**. Η τριφωσφορική αδενοσίνη επιτρέπει τη μεταφορά ενέργειας από εξωθερμικές σε ενδοθερμικές αντιδράσεις. Χωρίς επαρκή παροχή ATP, η μυϊκή δραστηριότητα και η μυϊκή ανάπτυξη δεν θα ήταν εφικτές. Έτσι, είναι προφανές ότι κατά τον σχεδιασμό προγραμμάτων προπόνησης, οι επαγγελματίες της προπόνησης φυσικής κατάστασης πρέπει να έχουν μια βασική κατανόηση του τρόπου με τον οποίον η άσκηση επηρεάζει την υδρόλυση και την επανασύνθεση της ATP.

Η τριφωσφορική αδενοσίνη αποτελείται από αδενοσίνη και τρεις φωσφορικές ομάδες (εικόνα 3.1). Η αδενοσίνη είναι ο συνδυασμός αδενίνης (μιας βάσης που περιέχει άζωτο) και ριβόζης (ένα σάκχαρο με πέντε άτομα άνθρακα). Η διάσπαση ενός μορίου ATP για την παραγωγή ενέργειας είναι γνωστή ως **υδρόλυση**, επειδή απαιτεί ένα μόριο νερού. Η υδρόλυση της ATP καταλύεται από την παρουσία ενός ενζύμου που ονομάζεται **τριφωσφατάση αδενοσίνης (ATPάση)**. Συγκεκριμένα, η **ATPάση της μυοσίνης** είναι το ένζυμο που καταλύει την υδρόλυση ATP για τον κύκλο των διασταυρούμενων γεφυρών. Άλλα ειδικά ένζυμα που υδρολύουν την ATP σε άλλες θέσεις, όπως η **ATPάση ασβεστίου** για την άντληση ασβεστίου μέσα στο σαρκοπλασματικό δίκτυο και η **ATPάση νατρίου-καλίου** για τη διατήρηση της κυτταροπλασματικής συγκέντρωσης μετά την εκπόλωση (59). Η ακόλουθη εξίσωση απεικονίζει τα αντιδρώντα (αριστερά), το ένζυμο (μέση) και τα προϊόντα (δεξιά) της υδρόλυσης του ATP:



όπου το ADP αντιπροσωπεύει τη **διφωσφορική αδενοσίνη** (μόνο δύο φωσφορικές ομάδες, **εικόνα 3.1**), το  $\text{P}_i$  είναι ένα μόριο **ανόργανου φωσφορικού άλατος** και το  $\text{H}^+$  είναι ένα ιόν υδρογόνου (πρωτό-



**ΕΙΚΟΝΑ 3.1** (Α) Η χημική δομή ενός μορίου ATP δείχνει την αδενοσίνη (αδενίνη + ριβόζη), την τριφωσφορική ομάδα και τις θέσεις των χημικών δεσμών υψηλής ενέργειας. (Β) Η υδρόλυση της ATP διασπά τον τερματικό φωσφορικό δεσμό, απελευθερώνει ενέργεια και αποδίδει ADP, ένα ανόργανο φωσφορικό ( $P_i$ ) και ένα ιόν υδρογόνου ( $H^+$ ). (Γ) Η υδρόλυση της ADP διασπά τον τερματικό φωσφορικό δεσμό, απελευθερώνει ενέργεια και αποδίδει AMP,  $P_i$  και  $H^+$ .

νιο). Περαιτέρω υδρόλυση του ADP διασπά τη δεύτερη φωσφορική ομάδα και αποδίδει **μονοφωσφορική αδενοσίνη (AMP)**. Η ενέργεια που απελευθερώνεται κυρίως από την υδρόλυση της ATP και δευτερευόντως της ADP έχει σαν αποτέλεσμα τη μεταφορά ενέργειας για την πραγματοποίηση βιοχημικών αντιδράσεων.

Η τριφωσφορική αδενοσίνη ταξινομείται ως μόριο υψηλής ενέργειας επειδή αποθηκεύει μεγάλες ποσότητες ενέργειας στους χημικούς δεσμούς των δύο τερματικών φωσφορικών ομάδων. Επειδή τα μυϊκά κύτταρα αποθηκεύουν ATP μόνο σε περιορισμένες ποσότητες και η μυϊκή δραστηριότητα απαιτεί συνεχή αναπλήρωση της ATP, για την παροχή της απαιτούμενης ενέργειας τα κύτταρα έχουν τη δυνατότητα παραγωγής ATP.

## Βιολογικά Ενεργειακά Συστήματα

Υπάρχουν τρία βασικά ενεργειακά συστήματα για την αναπλήρωση της ATP μέσα στα μυϊκά κύτταρα των θηλαστικών (85, 122):

- Το σύστημα φωσφαγόνων
- Η γλυκόλυση
- Το οξειδωτικό σύστημα

Κατά την εξέταση της βιοενεργητικής που σχετίζεται με την άσκηση, χρησιμοποιούνται συχνά οι όροι **αναερόβιος** και **αερόβιος μεταβολισμός**. Οι **αναερόβιες** διαδικασίες δεν απαιτούν την παρουσία οξυγόνου, ενώ οι **αερόβιοι** μηχανισμοί εξαρτώνται από το οξυγόνο. Το **σύστημα φωσφαγόνων** και το **γλυκολυτικό σύστημα** είναι αναερόβιοι μηχανισμοί που λειτουργούν μέσα στο κυτταρόπλασμα του μυϊκού κυττάρου. Ο **κύκλος του Krebs**, η αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων και το υπόλοιπο **οξειδωτικό σύστημα** είναι αερόβιοι μηχανισμοί που λειτουργούν μέσα στα **μιτοχόνδρια** των μυϊκών κυττάρων και απαιτούν οξυγόνο ως τον τελικό δέκτη ηλεκτρονίων.

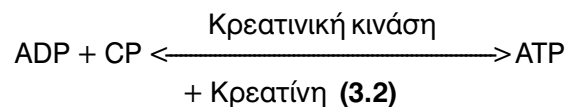
Από τα τρία κύρια μακροθρεπτικά συστατικά—υδατάνθρακες, πρωτεΐνες και λίπη—μόνο οι υδατάνθρακες μπορούν να μεταβολιστούν για ενέργεια χωρίς την άμεση συμμετοχή οξυγόνου (21). Επομένως, οι υδατάνθρακες είναι καίριας σημασίας κατά τη διάρκεια του αναερόβιου μεταβολισμού.

Και τα τρία ενεργειακά συστήματα είναι ενεργά κάθε στιγμή. Ωστόσο, ο βαθμός της συνεισφοράς κάθε συστήματος στη συνολική παραγωγή ενέργειας εξαρτάται κυρίως από την ένταση της δραστηριότητας και δευτερευόντως από τη διάρκεια (45, 85).

**Ενέργεια που αποθηκεύεται στους χημικούς δεσμούς της τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP) χρησιμοποιείται για την τροφοδοσία της μυϊκής δραστηριότητας. Η αναπλήρωση της ATP στους ανθρώπινους σκελετικούς μύες επιτυγχάνεται από τρία βασικά ενεργειακά συστήματα: (α) φωσφαγόνων, (β) γλυκολυτικό και (γ) οξειδωτικό.**

## Σύστημα Φωσφαγόνων

Το σύστημα των φωσφαγόνων παρέχει ATP κυρίως για δραστηριότητες υψηλής έντασης μικρής διάρκειας (π.χ. προπόνηση με αντίσταση και σπριντ) και είναι ιδιαίτερα ενεργό στην αρχή όλων των τύπων άσκησης ανεξάρτητα από την ένταση (62, 70, 153). Αυτό το ενεργειακό σύστημα βασίζεται στην υδρόλυση της ATP (εξίσωση 3.1) και στη διάσπαση ενός άλλου φωσφορικού μορίου υψηλής ενέργειας που ονομάζεται **φωσφορική κρεατίνη (CP)** ή **φωσφοκρεατίνη (PCr)**. Η **κρεατινική κινάση** είναι το ένζυμο που καταλύει τη σύνθεση της ATP από CP και ADP με την ακόλουθη αντίδραση:



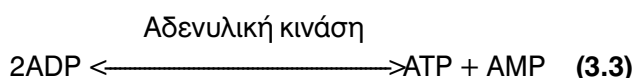
Η φωσφοκρεατίνη παρέχει μια ομάδα φωσφορικών που συνδυάζεται με το ADP για την αναπλήρωση της ATP. Η αντίδραση της κρεατινικής κινάσης παρέχει ενέργεια με υψηλό ρυθμό. Ωστόσο, επειδή η CP αποθηκεύεται σε σχετικά μικρές ποσότητες, το σύστημα των φωσφαγόνων δεν μπορεί να είναι η κύρια πηγή ενέργειας για συνεχόμενες δραστηριότητες μεγάλης διάρκειας (30).

## Αποθέματα ATP

Το σώμα αποθηκεύει περίπου 80 έως 100 g ATP σε οποιαδήποτε δεδομένη στιγμή, το οποίο δεν χαρα-

κτηρίζεται σημαντικό απόθεμα ενέργειας για την άσκηση (107). Επιπλέον, τα αποθέματα ATP δεν μπορούν να εξαντληθούν πλήρως, λόγω της αναγκαιότητας για τις βασικές κυτταρικές λειτουργίες. Στην πραγματικότητα, οι συγκεντρώσεις ATP μπορούν να μειωθούν έως και 50% ή 60% (34, 71, 100, 143), σε σύγκριση με τη συγκέντρωση πριν την άσκηση, κατά τη διάρκεια πειραμάτων που έχουν στόχο τη μυϊκή κόπωση. Επομένως, το σύστημα των φωσφαγόνων χρησιμοποιεί την αντίδραση της κρεατινικής κινάσης (εξίσωση 3.2) για τη διατήρηση της συγκέντρωσης της ATP. Υπό κανονικές συνθήκες, οι συγκεντρώσεις CP στους σκελετικούς μύες είναι τέσσερις έως έξι φορές υψηλότερες από τις συγκεντρώσεις ATP (107). Επομένως, το σύστημα φωσφαγόνων, μέσω της CP και της αντίδρασης της κρεατινικής κινάσης, χρησιμεύει ως απόθεμα ενέργειας για την ταχεία αναπλήρωση της ATP. Επιπλέον, οι μυϊκές ίνες Τύπου II (ταχείας συστολής) περιέχουν υψηλότερες συγκεντρώσεις CP από τις ίνες Τύπου I (βραδείας συστολής) (95, 132). Έτσι, άτομα με υψηλότερα ποσοστά ινών Τύπου II μπορεί να είναι σε θέση να αναπληρώσουν την ATP πιο γρήγορα μέσω του συστήματος φωσφαγογόνων κατά την αναερόβια άσκηση που χαρακτηρίζεται από τον υψηλό ρυθμό παραγωγής έργου.

Μια άλλη σημαντική μονοενζυμική αντίδραση που μπορεί να αναπληρώσει γρήγορα το ATP είναι η **αντίδραση της αδενυλικής κινάσης** (που ονομάζεται επίσης **μυοκινάση**):



Αυτή η αντίδραση είναι ιδιαίτερα σημαντική επειδή η AMP, ένα προϊόν της αντίδρασης αδενυλικής κινάσης (μυοκινάσης), είναι ένα ισχυρό διεγερτικό της **γλυκόλυσης** (22, 28).

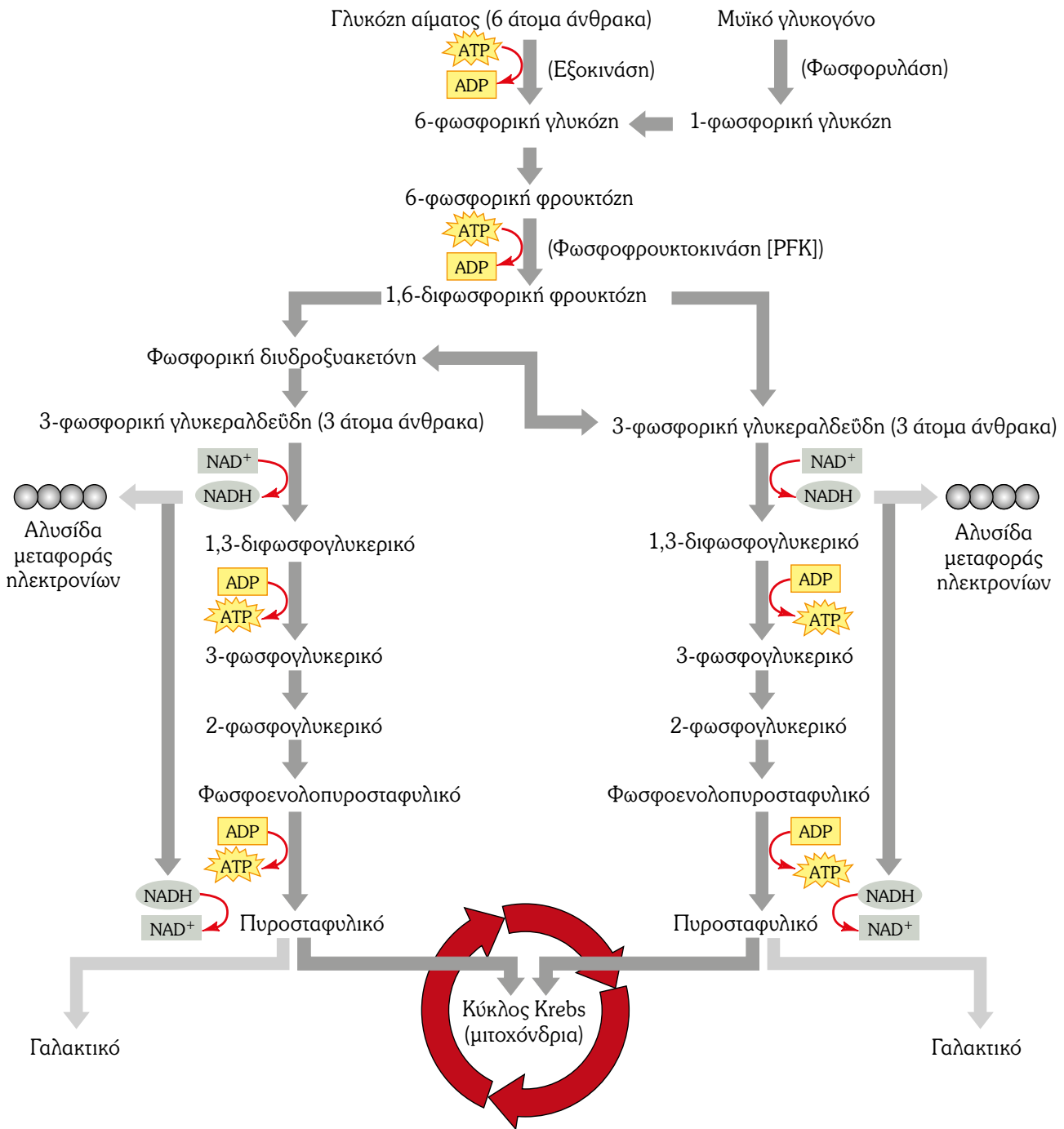
### Έλεγχος του Συστήματος Φωσφαγόνων

Οι αντιδράσεις του συστήματος φωσφαγόνων (που συχνά αντιπροσωπεύουν οι εξισώσεις 3.1, 3.2 και 3.3) είναι σε μεγάλο βαθμό ελεγχόμενες από τον **νόμο δράσεως των μαζών** ή το **αποτέλεσμα της δράσεως των μαζών** (107). Ο νόμος της δράσεως των μαζών ορίζει ότι οι συγκεντρώσεις των αντι-

δρώντων ή των προϊόντων (ή και των δύο) σε ένα διάλυμα θα καθορίσουν την κατεύθυνση των αντιδράσεων. Σε αντιδράσεις που καταλύονται από ένζυμα, όπως οι αντιδράσεις στο σύστημα φωσφαγόνων, ο ρυθμός σχηματισμού των προϊόντων επηρεάζεται σε μεγάλο βαθμό από τις συγκεντρώσεις των αντιδρώντων. Αυτό συμβολίζεται στις εξισώσεις 3.1, 3.2 και 3.3 με το αμφίδρομο βέλος μεταξύ αντιδρώντων και προϊόντων. Για παράδειγμα, καθώς η ATP υδρολύεται για να αποδώσει την απαραίτητη ενέργεια για άσκηση (εξίσωση 3.1), υπάρχει μια παροδική αύξηση στις συγκεντρώσεις ADP (καθώς και P<sub>i</sub>) στο κυτταρόπλασμα. Αυτό θα αυξήσει τον ρυθμό της αντίδρασης της κρεατινικής κινάσης και της αδενυλικής κινάσης (εξισώσεις 3.2 και 3.3) για την αναπλήρωση της ATP. Η διαδικασία θα συνεχιστεί μέχρι (α) να σταματήσει η άσκηση ή (β) η ένταση να είναι αρκετά χαμηλή ώστε να μην εξαντλεί τα αποθέματα CP και να επιτρέπει στη γλυκόλυση ή στο οξειδωτικό σύστημα να γίνει η κύρια πηγή αναπλήρωσης της ATP και να επαναφωσφορυλιώσει την ελεύθερη κρεατίνη (εξίσωση 3.2) (37). Σε αυτό το σημείο, η κυτταροπλασματική συγκέντρωση της ATP θα παραμείνει σταθερή ή θα αυξηθεί, κάτι που θα επιβραδύνει ή θα αντιστρέψει τις κατευθύνσεις των αντιδράσεων κρεατίνης-κινάσης και αδενυλικής κινάσης. Σαν αποτέλεσμα, οι εξισώσεις 3.1, 3.2 και 3.3 αναφέρονται συχνά ως **αντιδράσεις κοντά στην ισορροπία**, οι οποίες προχωρούν προς μια κατεύθυνση που υπαγορεύεται από τις συγκεντρώσεις των αντιδρώντων λόγω του νόμου δράσεως των μαζών.

### Γλυκόλυση

Η γλυκόλυση είναι η διάσπαση των υδατανθράκων—είτε γλυκογόνου που αποθηκεύεται στους μύες είτε γλυκόζης που παρέχεται στο αίμα—για την ανασύνθεση της ATP (22, 143). Η διαδικασία της γλυκόλυσης περιλαμβάνει πολλαπλές αντιδράσεις που καταλύονται από ένζυμα (**εικόνα 3.2**). Σαν αποτέλεσμα, ο ρυθμός ανασύνθεσης της ATP κατά τη διάρκεια της γλυκόλυσης δεν είναι τόσο γρήγορος όσο αυτός του συστήματος φωσφαγόνων που πραγματοποιείται μέσω μίας χημικής αντίδρασης. Ωστόσο, η δυνατότητα παραγωγής ATP είναι πολύ υψηλότερη λόγω της μεγαλύτερης ποσότητας γλυκογόνου και γλυκόζης σε σύγκριση με



**ΕΙΚΟΝΑ 3.2** Γλυκόλυση. ADP = διφωσφορική αδενοσίνη, ATP = τριφωσφορική αδενοσίνη, NAD<sup>+</sup>, NADH = δινουκλεοτίδιο νικοτιναμίδης αδενίνης.

τη CP. Όπως και το σύστημα φωσφαγόνων, η γλυκόλυση πραγματοποιείται στο κυτταρόπλασμα.

Όπως φαίνεται στην εικόνα 3.2, **το πυροσταφυλικό**, το τελικό αποτέλεσμα της γλυκόλυσης, μπορεί να προχωρήσει σε μία από δύο κατευθύνσεις:

1. Το πυροσταφυλικό μπορεί να μετατραπεί σε **γαλακτικό** μέσα στο κυτταρόπλασμα.
2. Το πυροσταφυλικό μπορεί να μεταφερθεί στα μιτοχόνδρια.

Όταν το πυροσταφυλικό μετατρέπεται σε γαλακτικό, η ανασύνθεση της ATP διενεργείται με ταχύτερο ρυθμό μέσω της ταχείας αναπαραγωγής NAD<sup>+</sup>, αλλά είναι περιορισμένη σε διάρκεια λόγω της επακόλουθης παραγωγής H<sup>+</sup> και της μείωσης του pH στο κυτταρόπλασμα. Αυτή η διαδικασία μερικές φορές ονομάζεται **αναερόβια γλυκόλυση** (ή **γρήγορη γλυκόλυση**). Ωστόσο, όταν το πυροσταφυλικό μεταφέρεται στα μιτοχόνδρια για να υποστεί τον

κύκλο του Krebs, ο ρυθμός ανασύνθεσης ATP είναι πιο αργός λόγω των πολυάριθμων αντιδράσεων, αλλά η διάρκεια μπορεί είναι μεγαλύτερη εάν η ένταση της άσκησης είναι αρκετά χαμηλή. Αυτή η διαδικασία αναφέρεται συχνά ως **αερόβια γλυκόλυση** (ή **αργή γλυκόλυση**). Σε υψηλότερες εντάσεις άσκησης, το πυροσταφυλικό και το NADH θα αυξηθούν πάνω από αυτό που μπορεί να χειριστεί η πυροσταφυλική αφυδρογονάση και στη συνέχεια θα μετατραπούν σε γαλακτικό και NAD<sup>+</sup>. Δυστυχώς, επειδή η γλυκόλυση δεν εξαρτάται από το οξυγόνο, οι όροι **αναερόβια** και **αερόβια** (ή **γρήγορη** και **αργή**, αντίστοιχα) **γλυκόλυση** μάλλον δεν είναι κατάλληλοι για την περιγραφή των διαδικασιών. Παρόλα αυτά, η μοίρα του πυροσταφυλικού ελέγχεται τελικά από τις απαιτήσεις ενέργειας μέσα στο κύτταρο. Εάν η απαίτηση ενέργειας είναι υψηλή και η ενέργεια πρέπει να μεταφερθεί γρήγορα, όπως κατά τη διάρκεια της προπόνησης με αντίσταση, το πυροσταφυλικό μετατρέπεται κυρίως σε γαλακτικό για την περαιτέρω υποστήριξη της αναερόβιας γλυκόλυσης. Εάν η απαίτηση ενέργειας δεν είναι τόσο υψηλή και υπάρχει οξυγόνο σε επαρκείς ποσότητες μέσα στο κύτταρο, το πυροσταφυλικό μπορεί να οξειδωθεί περαιτέρω μέσα στα μιτοχόνδρια.

### Γλυκόλυση και Σχηματισμός Γαλακτικού

Ο σχηματισμός γαλακτικού από πυροσταφυλικό καταλύεται από το ένζυμο γαλακτική αφυδρογονάση. Μερικές φορές, εσφαλμένα, το τελικό αποτέλεσμα αυτής της αντίδρασης λέγεται ότι είναι ο σχηματισμός **γαλακτικού οξέος**. Ωστόσο, λόγω του φυσιολογικού pH (δηλ. κοντά στο 7) και προηγούμενων βημάτων της γλυκόλυσης που καταναλώνουν πρωτόνια (123), το προϊόν της αντίδρασης γαλακτικής αφυδρογονάσης είναι το γαλακτικό - αντί του γαλακτικού οξέος. Αν και η μυϊκή κόπωση κατά τη διάρκεια της άσκησης συχνά συσχετίζεται με υψηλές συγκεντρώσεις γαλακτικού στους ιστούς, το γαλακτικό δεν είναι η αιτία της κόπωσης (22, 27, 123). Η συσσώρευση πρωτονίων (H<sup>+</sup>) κατά την κόπωση μειώνει το ενδοκυτταρικό pH, αναστέλλει τις γλυκολυτικές αντιδράσεις και παρεμποδίζει άμεσα τη σύζευξη διέγερσης-συστολής των μυών – πιθανώς με αναστολή της δέσμησης ασβεστίου στην τροπονίνη (57, 113) ή παρεμποδίζοντας την επανασύνδεση των εγκάρσιων γεφυ-

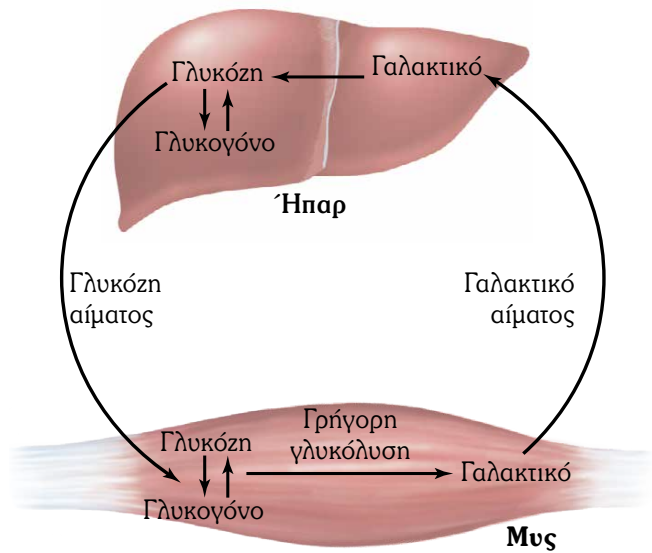
ρών ακτίνης μουσίνης (51, 57, 78, 113, 144). Επίσης, η μείωση του pH μειώνει τον ρυθμό ενζυματικής απόδοσης των ενεργειακών συστημάτων του κυττάρου (9, 78). Συνολικά, αυτή η διαδικασία μείωσης του pH μέσω της άσκησης αναφέρεται ως **μεταβολική οξέωση** (123) και μπορεί να ευθύνεται για μεγάλο μέρος της περιφερικής κόπωσης που προκύπτει κατά την άσκηση (42, 154). Πιο πρόσφατα, ο ρόλος της μεταβολικής οξέωσης στην περιφερική κόπωση έχει αμφισβητηθεί (128) και έχει αναφερθεί ότι άλλοι παράγοντες διαδραματίζουν εξέχοντα ρόλο στην περιφερική κόπωση, όπως η αυξημένη ενδιάμεση συγκέντρωση K<sup>+</sup> και P<sub>i</sub> που παρεμποδίζει την απελευθέρωση Ca<sup>++</sup> (118, 137). Ωστόσο, υπάρχουν τεκμήρια που δείχνουν ότι άλλοι μηχανισμοί, όπως η απλή υδρόλυση της ATP (εξίσωση 3.1), ευθύνονται για το μεγαλύτερο μέρος της συσσώρευσης H<sup>+</sup> και ότι το γαλακτικό στην πραγματικότητα μειώνει τη μεταβολική οξέωση αντί να την επιταχύνει (27, 123). Δείτε την ενότητα με τίτλο «Το Γαλακτικό Οξύ Δεν προκαλεί Μεταβολική Οξέωση!» Στην πραγματικότητα, το γαλακτικό χρησιμοποιείται συχνά ως **ενεργειακό υπόστρωμα**, ειδικά σε ίνες Τύπου I και σε ίνες του μυοκάρδιου (10, 106, 160). Χρησιμοποιείται επίσης στη **γλυκονεογένεση** – σχηματισμός γλυκόζης από πηγές εκτός υδατανθράκων – κατά τη διάρκεια της παρατεταμένης άσκησης και αποκατάστασης (19, 106).

Υπό φυσιολογικές συνθήκες υπάρχει χαμηλή συγκέντρωση γαλακτικού στο αίμα και στους μύες. Το αναφερόμενο κανονικό εύρος συγκέντρωσης γαλακτικού στο αίμα είναι 0,5 έως 2,2 mmol/L σε ηρεμία (67) και 0,5 έως 2,2 mmol για κάθε κιλό **υγρού μύος** (μυς που δεν έχει αποξηραθεί) (67). Η παραγωγή γαλακτικού αυξάνεται με την ένταση της άσκησης (67, 127) και φαίνεται να εξαρτάται από τον τύπο των μυϊκών ινών. Ορισμένοι ερευνητές έχουν αναφέρει ότι ο μέγιστος ρυθμός παραγωγής γαλακτικού για τις μυϊκές ίνες Τύπου II είναι 0,5 mmol·g<sup>-1</sup>·s<sup>-1</sup> (46, 105) και για τις μυϊκές ίνες Τύπου I είναι 0,25 mmol·g<sup>-1</sup>·s<sup>-1</sup> (111). Ο υψηλότερος ρυθμός παραγωγής γαλακτικού από τις μυϊκές ίνες Τύπου II μπορεί να αντανakλά υψηλότερη συγκέντρωση ή δραστηριότητα γλυκολυτικών ενζύμων σε σχέση με τις μυϊκές ίνες Τύπου I (10, 120). Αν και η υψηλότερη δυνατή συγκέντρωση συσσώρευσης γαλακτικού δεν είναι γνωστή, μπορεί να εμφανιστεί σοβαρή κόπωση με συγκεντρώσεις στο αίμα μεταξύ 20 και

25 mmol/L (105). Μια μελέτη, ωστόσο, έδειξε συγκεντρώσεις γαλακτικού στο αίμα μεγαλύτερες από 30 mmol/L μετά από πολλαπλές επαναλήψεις υψηλής έντασης (79). Μαζί με την ένταση της άσκησης και τον τύπο των μυϊκών ινών, η διάρκεια της άσκησης (67), η προπονητική κατάσταση (66) και τα αρχικά επίπεδα γλυκογόνου (67) μπορούν επίσης να επηρεάσουν τη συσσώρευση γαλακτικού.

Οι συγκεντρώσεις γαλακτικού στο αίμα αντικατοπτρίζουν την καθαρή ισορροπία παραγωγής και απομάκρυνσης του γαλακτικού ως αποτέλεσμα της διαμεσολάβησης του διττανθρακικού ( $\text{HCO}_3^-$ ). Το  $\text{HCO}_3^-$  ελαχιστοποιεί την επίδραση  $\text{H}^+$  στο pH καθώς λαμβάνει πρωτόνια ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ). Η απομάκρυνση και η ρύθμιση του γαλακτικού στο αίμα αντικατοπτρίζει την επιστροφή στην ομοιόσταση. Το γαλακτικό μπορεί να απομακρυνθεί με οξειδωση εντός της μυϊκής ίνας στην οποία συντέθηκε ή μπορεί να μεταφερθεί με το αίμα σε άλλες μυϊκές ίνες για να οξειδωθεί (106). Το γαλακτικό μπορεί επίσης να μεταφερθεί με το αίμα στο ήπαρ, όπου μετατρέπεται σε γλυκόζη. Αυτή η διαδικασία αναφέρεται ως **Κύκλος Cori** και παρουσιάζεται στην **εικόνα 3.3**.

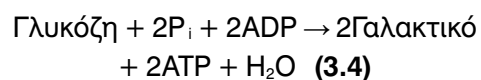
Οι Gollnick και συνεργάτες (67), καθώς και άλλοι ερευνητές (8, 72, 116), έχουν αναφέρει ότι οι συγκεντρώσεις γαλακτικού στο αίμα επιστρέφουν στις τιμές πριν από την άσκηση εντός μίας ώρας μετά τη δραστηριότητα, ανάλογα με τη διάρκεια και την ένταση της άσκησης, την προπονητική κατάσταση και τον τύπο της αποκατάστασης (δηλ. παθητικής έναντι ενεργητικής). Η ελαφριά δραστηριότητα κατά την περίοδο μετά την άσκηση έχει αποδειχθεί ότι αυξάνει τους ρυθμούς απομάκρυνσης γαλακτικού (55, 67, 72, 79, 116). Για παράδειγμα, ενεργητική αποκατάσταση μετά από κολύμβηση μέγιστης προσπάθειας 182,9 μ. είχε σαν αποτέλεσμα τον υψηλότερο ρυθμό απομάκρυνσης του γαλακτικού σε σύγκριση με παθητική αποκατάσταση σε αθλητές κολύμβησης (72). Επιπλέον, αθλητές που προπονήθηκαν είτε με αερόβια (67) είτε με αναερόβια προπόνηση (62) έχουν ταχύτερους ρυθμούς απομάκρυνσης γαλακτικού από μη προπονημένα άτομα. Οι μέγιστες συγκεντρώσεις γαλακτικού στο αίμα εμφανίζονται περίπου 5 λεπτά μετά το πέρας της άσκησης (67), μια καθυστέρηση η οποία συχνά αποδίδεται στον χρόνο που απαιτείται για την ρύθμιση και τη μεταφορά γαλακτικού από τους ιστούς στο αίμα (93).



**ΕΙΚΟΝΑ 3.3** Ο κύκλος Cori.

Η συσσώρευση γαλακτικού στο αίμα είναι μεγαλύτερη μετά από διαλείπουσα άσκηση υψηλής έντασης, (π.χ. προπόνηση με αντίσταση και σπριντ) παρά μετά από άσκηση διάρκειας χαμηλότερης έντασης (79, 101, 150). Ωστόσο, τα προπονημένα άτομα εμφανίζουν χαμηλότερες συγκεντρώσεις γαλακτικού στο αίμα από ό,τι τα μη προπονημένα όταν ασκούνται με την ίδια απόλυτη ένταση (ίδιο φορτίο) (66, 89, 141). Αυτό υποδεικνύει ότι η προπόνηση με αντίσταση έχει σαν αποτέλεσμα αλλαγές στην παραγωγή γαλακτικού παρόμοιες με αυτές που προκύπτουν από την αερόβια προπόνηση αντοχής (67, 89, 141). Αυτές οι αλλαγές περιλαμβάνουν χαμηλότερη συγκέντρωση γαλακτικού στο αίμα για δεδομένο φορτίο επιβάρυνσης σε προπονημένα άτομα και υψηλότερες συγκεντρώσεις γαλακτικού στο αίμα σε προπονημένα άτομα κατά τη διάρκεια άσκησης μέγιστης έντασης (67, 89, 141).

Το μεταβολικό μονοπάτι της γλυκόλυσης όταν το πυροσταφυλικό μετατρέπεται σε γαλακτικό μπορεί να συνοψιστεί ως εξής:



### **Το Γαλακτικό Οξύ Δεν προκαλεί Μεταβολική Οξέωση!**

Η γαλακτική οξέωση είναι μια κοινή εσφαλμένη ονομασία, καθώς το γαλακτικό οξύ πιστεύεται