



Revista Andaluza de Medicina del Deporte

Rev Andal Med Deporte. 2010;3(3):00-00

www.elsevier.es/ramd



Revisión

Estimación del gasto energético en actividades de corta duración y alta intensidad

B.H. Viana-Montaner y J.R. Gómez-Puerto

Centro Andaluz de Medicina del Deporte. Córdoba, España.

Historia del artículo:

Recibido el 5 de enero de 2012

Aceptado el 2 de septiembre de 2012

Palabras clave:

Gasto energético.

Metabolismo no aeróbico.

Lactato.

Keywords:

Energy expenditure.

Non-aerobic metabolism.

Lactate.

RESUMEN

El objetivo de la presente revisión es demostrar que, en actividades breves y de alta intensidad, el uso exclusivo del consumo de oxígeno subestima significativamente el cálculo del gasto energético total, y que la medición de la acumulación del lactato en sangre es una alternativa válida en tales casos.

Actualmente no existe una metodología ideal para cuantificar el gasto energético que no es generado por el metabolismo aeróbico. La biopsia muscular es un método directo; no obstante es invasivo y ha de aceptarse que una minúscula muestra refleja los eventos metabólicos del músculo en su totalidad. Por otro lado, el EPOC (exceso de consumo de oxígeno posejercicio) no mide el calor liberado en la transformación del piruvato a lactato (proceso irreversible).

Margaría et al., demuestran que la tasa de acumulación de lactato en sangre (en g/kg de peso corporal/minuto) aumenta de manera lineal con la potencia metabólica (en kcal/kg de peso corporal/minuto) de un trabajo. Di Prampero propone calcular la ecuación de regresión de la pendiente de la línea que describe dicha relación, a la cual denomina como β , coeficiente que da paso a la cantidad de energía por unidad de masa corporal aportado por la acumulación de 1 mMol de lactato en sangre y su valor es 3,0 ml O₂/kg de peso/mMol.

En actividades breves e intensas, la utilización del [Δ lactato sanguíneo] como indicador del gasto energético no aeróbico es una herramienta sumamente valiosa, a pesar de no ser totalmente exacta.

© 2012 Revista Andaluza de Medicina del Deporte.

ABSTRACT

Energy expenditure estimation during brief and intensive activities

The aim of this review is to show that exclusively using oxygen consumption for brief and high intensity activities considerably underestimates total energy expenditure calculation. Alternatively, measuring lactate accumulation in blood appears to be usefulness for such purpose.

Currently, there is no an ideal methodology to quantify to the non-aerobic energy expenditure. Muscle biopsy is a direct but invasive method. Moreover, it involves assuming that a very small sample reflects whole muscle's metabolic events. On the other hand, the excess post-exercise oxygen consumption does not measure the heat released through the conversion of pyruvate into lactate (irreversible process).

Margaría et al., show that the rate at which lactate is accumulated (expressed as g/kg of body weight / minute) increases linearly with the corresponding metabolic power (in kcal/kg of body weight/minute). Di Prampero proposes to calculate the reciprocal of the slope which describes this relationship (which he calls β). Such a coefficient means the amount of energy per unit of body weight supplied by the accumulation of 1mMol of lactate in blood and its value is 3.0 ml O₂/kg of weight/mMol.

During brief and intense activities, the fact of using the [Δ blood lactate] as a measurement of the non-aerobic lactic energy expenditure is a highly valuable tool, even though it is not completely precise.

© 2012 Revista Andaluza de Medicina del Deporte.

Correspondencia:

Dr. B. Hernán Viana-Montaner.

Centro Andaluz de Medicina del Deporte.

Plaza de Vista Alegre, s/n. Puerta Oeste.

14004 - Córdoba, España.

Correo electrónico: bernardoh.viana@juntadeandalucia.es

Introducción

La estimación del gasto energético de distintos tipos de actividades físicas y en diferentes circunstancias es de suma importancia en ámbitos diversos como pueden ser el ejercicio físico, la salud y el trabajo. El análisis del gasto energético producido en diferentes tipos y niveles de esfuerzo ha servido especialmente para el desarrollo de tablas de referencia habiendo sido estudiado tanto en poblaciones adultas¹⁻⁷, como en niños y adolescentes⁸ y también en preescolares⁹.

Desde los años 70, ya existen estudios interesados en la estimación del gasto metabólico centrado específicamente en esfuerzos de corta duración. Así, destaca el trabajo pionero de Wilmore et al.¹⁰ en 1978, en el que estudian el gasto metabólico experimentado con tres circuitos de diez ejercicios de fuerza, hallando una media de gasto calórico de 9,0 kcal/min para los hombres y 6,1 kcal/min para las mujeres. Más adelante, Hempel y Wells¹¹, analizan un programa Nautilus Express (programa de ejercicios de fuerza con periodos de descanso breves) de 20 minutos y reportan un gasto calórico promedio de 5,13 kcal/min para las mujeres y 7,80 kcal/min para los hombres. El interés por la comparación del gasto calórico entre hombres y mujeres en esfuerzos de corta duración ha continuado, y trabajos más recientes analizan entre otras respuestas, el gasto calórico en un circuito (6 ejercicios de 12 repeticiones) de entrenamiento con peso libre¹², o en circuitos de entrenamiento de fuerza con máquinas con un amplio rango de intensidades¹³. Farinatti et al.¹⁴, estiman el gasto energético para demostrar la existencia de diferencias cuando se alteran las secuencias de ejercicios de un circuito de pesas. En otros trabajos se evalúa el gasto calórico en entrenamientos de fuerza en circuitos para validar metodologías como monitores metabólicos portátiles¹⁵, o simplemente en diversas poblaciones como estudiantes universitarios¹⁶ o en cardiopatas¹⁷, incluso comparando el gasto energético de circuitos de pesas con carrera en tapiz¹⁸. Otras publicaciones se centran en estimar el gasto calórico de un solo tipo de ejercicio¹⁹⁻²¹, o entrenamientos basados en series durante varios días^{22,23}.

Uno de los motivos quizás más polémicos por el que se ha estimado el gasto energético durante esfuerzos de corta duración, ha sido el de analizar la validez de los entrenamientos de fuerza para satisfacer las demandas de gasto energético propuestas en las recomendaciones del Colegio Americano de Medicina del Deporte (ACSM) para mantener un adecuado nivel de salud y aptitud cardiorrespiratoria^{24,25}. En esta línea, Becham y Earnest²⁶ analizan el entrenamiento con peso libre considerando que genera mayor gasto metabólico por solicitar éstos el trabajo de musculatura estabilizadora, pero demuestran que no provee un estímulo de entrenamiento cardiovascular suficiente. Otro estudio²⁷ se centra en ejercicios de resistencia funcional continua (CFE), en el que obtienen valores de gasto energético, no de consumo de oxígeno, que alcanzaron los requeridos en las recomendaciones del ACSM. Por último, Phillips y Ziuratis²⁸ en 2003, concluyen que el protocolo de entrenamiento de fuerza del ACSM^{24,25} requeriría un mayor número de series, ejercicios o repeticiones, para poder alcanzar el volumen absoluto mínimo de 150 kcal reportado por el propio ACSM como necesario para alcanzar beneficios de salud que se alcanzan con ejercicios de endurance.

Cabe mencionar, que para llegar a sus conclusiones, los autores del trabajo anteriormente mencionados²⁸ realizan el cálculo del gasto calórico midiendo el consumo de oxígeno durante el esfuerzo y luego transformando éste en 5,05 kcal por litro de oxígeno consumido. De la misma manera, se ha empleado el consumo de oxígeno para la realización de

las diferentes tablas de gasto calórico de distintos tipos de actividades, lo que ha llevado a datos discutibles y de dudosa validez en algunos casos.

La calorimetría indirecta, calculada a través de la medición del consumo de oxígeno, es un método simple y su uso está sumamente extendido como estimador de la producción de calor. No obstante, en esfuerzos físicos muy intensos en los que existe un importante aporte energético que no proviene del metabolismo oxidativo, la medición del consumo de oxígeno como único método para calcular el gasto calórico total, puede llevar a subestimar dicho valor (más aún si sólo se tiene en cuenta el consumo de oxígeno intraesfuerzo)²⁹.

En el presente trabajo de revisión se pretende remarcar que cuando la rápida resíntesis glucolítica de ATP (adenosín trifosfato) excede al ritmo del trabajo mitocondrial con la consiguiente producción de lactato y de calor, la medición del consumo de oxígeno como única metodología no refleja con precisión el gasto energético total que se lleva a cabo, y esto hace necesario el empleo de una metodología que estime el gasto calórico que no proviene del metabolismo aeróbico como es el uso de la acumulación del lactato, método que no está exento de imperfecciones, pero que puede ser útil, al menos en actividades breves y de alta intensidad.

Bioenergética: algunos conceptos a tener en cuenta

Flujo de energía, ineficiencia energética: calor y entropía

Independientemente del motivo por el que se valora el gasto energético de una actividad física, la mayor parte del mismo proviene del generado durante la contracción muscular. Los elementos que intercambian energía durante la contracción muscular y el metabolismo se acoplan, ya que por un lado existe una conversión y transferencia de energía químico-química a través de las vías metabólicas (desde los enlaces químicos de los nutrientes de los alimentos a los enlaces químicos de las moléculas de ATP) y, por otro lado, sucede una conversión y transferencia químico-mecánica a través de la contracción muscular (desde los enlaces químicos del ATP al trabajo muscular). En definitiva, la energía de la hidrólisis del ATP en el músculo debe ser suficientemente importante como para promover el movimiento de las fibras musculares. Cabe mencionar, no obstante, que aunque no se suelen tener en cuenta, existen otros tipos de gastos energéticos como son los generados por las diferentes bombas de iones, la biosíntesis de carbohidratos, grasas, y proteínas, señales intra y extracelulares, etc.

El flujo de energía que sucede en el interior celular se realiza de manera descendente, esto es de una situación de menor entropía (energía que no está disponible para realizar trabajo) a uno de mayor entropía. Dicho esto de manera más sencilla, la transferencia de energía es ineficiente y esta ineficiencia siempre aparece en forma de producción de calor que usualmente es desechado al ambiente³⁰.

En un sistema abierto, la energía libre de Gibbs (energía disponible para realizar trabajo) puede cambiar según varíe el ritmo de la transferencia de energía y la proporción producto/reactante durante el intercambio (por ejemplo conforme se altera la distancia del equilibrio)³¹. En el interior de las células, la entropía y la producción de calor son el resultado continuo de la transferencia de energía durante la hidrólisis del ATP y su regeneración, conocidos ambos procesos de manera conjunta como resíntesis de ATP. Mientras que la entropía no puede medirse directamente, la pérdida de calor se puede medir por calorimetría directa o ser estimada indirectamente por el consumo de oxígeno³².

El intercambio de gases y su relación con el gasto de energía

A finales del siglo XIX, investigadores como Pfluger, realizan comparaciones entre medidas directas de producción de calor con mediciones indirectas de intercambio de gases. Como consecuencia de estos estudios, en los que analizaron la combustión de compuestos orgánicos, se halló que existía una alta correlación lineal entre consumo de oxígeno y la entalpía (contenido calórico de un sistema, reflejo del número y tipo de enlaces químicos en los reactivos y los productos). Posteriormente, se demostró que la relación entre el calor producido y el oxígeno consumido era similar para la combustión de compuestos orgánicos y la respiración celular, -110 kcal por mol de O_2 , ya que la producción de entalpía por equivalente de electrón es aproximadamente de -27,5 kcal por mol de O_2 (un átomo de C tiene cuatro valencias)³⁰.

Cuando lo que se oxida es una dieta compuesta en su totalidad por carbohidratos, el RER (tasa de intercambio respiratorio, relación CO_2/O_2) es 1,0 (6 $CO_2/6 O_2$), y se considera que la producción de calor es 5,02 kcal por litro de oxígeno consumido (1 l de $O_2 = 5,02$ kcal). Cuando los ácidos grasos son los principales sustratos oxidados, el RER es 0,7 (la oxidación del aceite de palma = 16 $CO_2/23 O_2$) y se considera que el consumo de 1 l de O_2 produce 4,68 kcal (1 l de $O_2 = 4,68$ kcal) de calor³³. Si se tienen en cuenta los valores del RER, se podría interpretar que los carbohidratos son una fuente más eficiente de combustible por usar menos oxígeno que las grasas durante su oxidación, aunque lo que sucede en realidad, es que el piruvato para transformarse en acetil coA y entrar al ciclo de Krebs debe descarboxilarse (pérdida de 1 CO_2 con acción de la piruvato deshidrogenasa PDH), mientras que las grasas se van dividiendo en la beta-oxidación mitocondrial en moléculas de dos carbonos directamente. Por volumen de ATP resintetizado, la oxidación completa de la glucosa si la comparamos con la oxidación de las grasas tiene una producción relativa de CO_2 adicional, y no un menor consumo de oxígeno relativo.

La producción de calor y el intercambio de gases, sean estos productos de la respiración celular o de la combustión de compuestos orgánicos, se relacionan de igual manera. La mayor producción de calor (0,34 kcal) por equivalente de oxígeno que se produce cuando se oxidan carbohidratos respecto de las grasas (5,02 kcal frente a 4,68 kcal), podría ser atribuida a la producción de transferencia de energía en forma de calor y entropía durante la glucólisis hasta la formación de piruvato (2 de los 36 ATP producidos en la glucólisis se obtienen antes de que se ingrese al ciclo de Krebs)³³.

Metabolismo aeróbico y no aeróbico

Cuando se habla de metabolismo no aeróbico, se está haciendo referencia a aquella situación en la que por diversas causas (ritmo de la glucólisis, tasa de aceptación por parte de la mitocondria del piruvato formado), parte de la obtención de energía para la realización del trabajo celular se lleva a cabo sin la utilización de oxígeno. Esto no significa necesariamente la ausencia de oxígeno en el interior celular durante la glucólisis rápida, ni que dicha circunstancia esté generando este tipo de metabolismo, al menos no es la única causa, ni lo más habitual durante el esfuerzo.

La resíntesis aeróbica y la resíntesis no aeróbica de ATP pueden ser entendidas, desde un punto de vista metabólico, como procesos independientes, ya que cada una tiene diferentes reactantes y productos, usan diferentes enzimas y diferentes tipos de reacciones químicas, se dan en compartimentos celulares distintos, explotan diferentes tipos de gradientes, y cada uno funciona con diferente eficiencia³⁴. En aquellas circunstancias en las que la tasa de fosforilación glucolítica (con 2 ATP;

0,36 kcal por l de O_2) es igual a la tasa de respiración mitocondrial (con 36 ATP; 4,68 kcal por l de O_2) ambos componentes metabólicos, el aeróbico y el no aeróbico de la glucólisis pueden sumarse e interpretar una resíntesis conjunta de 36 ATP y una conversión del gasto de energía de 5,04 kcal por litro de O_2 consumido.

Producción y aclaramiento de lactato

La contracción muscular, al igual que el resto de las actividades celulares, requiere de energía que es aportada por el ATP. Por lo tanto, en el interior de las células que están trabajando existe una continua hidrólisis de ATP en ADP y Pi, y, dada la escasa cantidad del primero, su resíntesis debe ser continua. La glucólisis es uno de los procesos encargados de aportar la energía necesaria para volver a formar ATP. En un ejercicio al 60 % del $VO_{2máx}$, como resultado de la degradación de una molécula de glucosa se liberará energía suficiente para regenerar dos moléculas de ATP y se terminarán formando dos moléculas de piruvato (de 3 carbonos cada una), NADH y protones que serán luego consumidos como sustrato de la respiración mitocondrial (cuando el ritmo de la glucólisis es igual al de la respiración mitocondrial). Cuando el ejercicio es de gran intensidad, la hidrólisis de ATP se realiza a un ritmo tal que su resíntesis no puede ser sostenida al 100% por la respiración mitocondrial, ya que el ritmo de la glucólisis supera al ritmo de trabajo de la mitocondria. Por lo tanto, la acumulación de piruvato y NADH generados necesita de un aceptor de esos protones, y de esta manera se forma lactato (a pH fisiológico no se produce ácido láctico, conversión del 99% a lactato)³⁵⁻³⁷ siendo el NADH oxidado a NAD.

Durante los ejercicios de corta duración y de alta intensidad, las fibras glucolíticas del músculo aumentan la producción de lactato y su aclaramiento disminuye, resultando en un incremento de su concentración intramuscular. Esto genera que aumente su liberación a la sangre, aunque una parte puede difundir a fibras musculares oxidativas vecinas donde luego puede ser oxidado. El lactato liberado a la sangre puede ser captado por los músculos que están en reposo, o que trabajan a intensidades bajas o moderadas. Por lo tanto, la mayoría del lactato aclarado de la sangre se emplea como combustible oxidativo, dependiendo su tasa absoluta tanto de los músculos que trabajan como de los que están en reposo³⁸⁻⁴³, una parte del lactato sanguíneo es consumido como combustible por el corazón y otra es usada para la gluconeogénesis por el hígado, entre otros destinos.

Aunque se haya mencionado que la relación entre la producción de calor y el consumo de oxígeno durante la respiración es de -110 kcal por mol de O_2 , en el trabajo de Gnaiger y Kemp⁴⁴ realizado con cultivo de células de mamífero, el valor de esta relación varió de -117 a -191 kcal por mol de O_2 o más. Para los autores de la investigación, esta mayor cantidad de calor que va de -7 a -81 kcal por mol de O_2 consumido, se debería a un incremento en la formación de lactato en los cultivos de células de mamíferos, y a un presumible aumento de la contribución no aeróbica en el gasto de energía a la resíntesis total de ATP; es decir, que la aceleración en la producción de lactato contribuye sustancialmente a la producción de calor más allá de la participación mitocondrial. Si el calor sirve como medida estándar para la medición del gasto metabólico, tanto la glucólisis como la glucogenólisis rápidas con la consiguiente producción de lactato poseen el potencial de hacer significativas contribuciones al gasto energético celular³⁰. Pasteur demostró que la utilización de la glucosa en las levaduras era más rápida cuando el oxígeno estaba ausente⁴⁵. Una vez más, se debería considerar que la medición exclusiva del consumo de oxígeno no refleja con pre-

cisión el ritmo de resíntesis de ATP que se lleva a cabo en estas circunstancias.

Algunos autores señalan, que además de aportar ATP, la fosforilación glucolítica rápida sirve para: mantener el potencial redox⁴⁶, proteger las células contra el estrés oxidativo⁴⁷, promover la formación de precursores biosintéticos del crecimiento celular⁴⁸ y como mecanismo de control de crecimiento celular. Independientemente de las funciones que cumple, la formación de lactato está asociada a producción de calor y entropía, y por definición, ineficiencia y gasto de energía. Debería tenerse en cuenta que el paso más importante para la producción de calor durante la glucólisis es la reducción de piruvato a lactato⁴⁹ (-15 a -191 kcal por mol de O₂) siendo irreversible este gasto de energía en forma de calor, como se argumentará más adelante.

Gaesser y Brooks⁵⁰ describen los diferentes destinos de la remoción del lactato y del piruvato, los cuales son: convertirse en glucosa en el hígado (ciclo de Cori) en glucógeno en las células (glucógeno-génesis) o en alanina. El lactato, además de su oxidación completa, también puede ser aclarado a través de la oxidación aeróbica completa del piruvato, y argumentan de esta manera que la “deuda de oxígeno” no representa adecuadamente el gasto energético glucolítico anaeróbico. Es más, en un sistema abierto, ambas reacciones bioquímicas, la aeróbica y la no aeróbica, a menudo suceden lejos de estar en equilibrio⁵¹.

Según Di Prampero⁵², cuando la producción de lactato se iguala con su aclaramiento, permaneciendo constante por lo tanto su concentración en los fluidos corporales (lo que sucede en ejercicios suaves/aeróbicos), la tasa de consumo de oxígeno es un reflejo global del gasto de energía de todo el cuerpo, sin importar la magnitud de la producción y aclaramiento de lactato o la concentración absoluta de lactato. Por el contrario, en ejercicios intensos, donde la concentración de lactato continúa aumentando, el intercambio de energía en todo el cuerpo es mayor que el consumo de oxígeno en una cantidad que es proporcional a la tasa de acumulación neta de lactato.

Medición del gasto energético no aeróbico

Actualmente, no existe un método ideal para cuantificar el gasto energético no aeróbico y las metodologías propuestas como *gold standard* son poco adecuadas en actividades intensas y de corta duración, además de ser costosas y poco prácticas⁵³. En este contexto, el gasto de energía suele ser estimado mediante el uso exclusivo del consumo de oxígeno, con el error que esto conlleva subestimando el gasto energético total en aquellas actividades que son sustentadas en gran medida por un metabolismo no aeróbico.

De las diferentes técnicas existentes para la estimación del gasto energético no aeróbico, la biopsia muscular podría ser de utilidad, ya que aporta reflejo directo del intercambio de energía que sucede en el interior celular. No obstante, es un proceso invasivo (con el inconveniente que ello significa) y se debe asumir que una minúscula muestra muscular representa fielmente los eventos metabólicos, aeróbicos y no aeróbicos, de la totalidad del músculo, el cual está constituido de miles de fibras, las que además pueden ser de diferentes tipos en cuanto a sus características metabólicas.

Entre los métodos no invasivos para estimar el gasto energético no aeróbico (ATP-CP y glucólisis rápida), destacan dos de ellos en los cuales uno requiere de la medición de lactato sanguíneo y el otro del déficit de oxígeno. El primero solo estima el aporte de la glucólisis rápida, mientras que la medición del déficit de oxígeno estima el aporte de ambos

componentes no aeróbicos del gasto metabólico. No obstante, cabe señalar, que en esta última metodología, en lo que se refiere a los depósitos de fosfágenos, sólo representa el uso del ATP-CP y no su resíntesis, la cual ocurriría en la recuperación, y es por ello que para autores como Sott⁵⁴ el déficit de oxígeno es de utilidad cuando se quiere medir el gasto energético durante el ejercicio exclusivamente, pero que no lo es si se desea estimar el gasto del ejercicio y de la recuperación.

Las opciones habituales para cuantificar el gasto de energía en un ejercicio de tipo no aeróbico y su recuperación son altamente cuestionables⁵⁵: por un lado, la suma del déficit de oxígeno más la medición del consumo de oxígeno del ejercicio, en donde se estaría ignorando el gasto de energía durante la recuperación; por otro lado, el consumo de oxígeno del ejercicio más el EPOC (exceso de consumo de oxígeno postejercicio), en cuyo caso se estaría ignorando el metabolismo no aeróbico.

El EPOC se basa en la teoría de que la medición del consumo de oxígeno de la recuperación del ejercicio representa el gasto energético no aeróbico que sucede durante dicha actividad⁵⁶. Dicho de otra manera, sería una devolución aeróbica durante la recuperación de una deuda no aeróbica contraída durante el esfuerzo. Incluso se consideraba que durante la recuperación existía una primera fase de declinación rápida del consumo de oxígeno que sería aláctica (resíntesis de fosfágenos) y una parte del consumo de oxígeno posesfuerzo debida al aclaramiento oxidativo del lactato⁵⁷. Gaesser y Brooks⁵⁰, en su revisión sobre las bases metabólicas del exceso de consumo de oxígeno posejercicio fundamentan y concluyen que el aclaramiento del lactato y el consumo de oxígeno posejercicio no están relacionados ni temporal ni causalmente. Durante la recuperación de ejercicios de alta intensidad puede generarse un elevado gasto energético, y durante la misma se resintetiza ATP-CP, de la misma manera que otros procesos que demandan energía como la restauración de la hemoglobina y la mioglobina, el aumento de la circulación y la ventilación, recambio de proteínas, ciclo de las grasas, resíntesis de glucógeno a partir del lactato⁵⁷.

Por otro lado, debemos tener en cuenta que el paso de piruvato a lactato es el proceso de mayor producción de calor de la glucólisis⁴⁹ y que dicho paso, al ser llevado a cabo en un sistema abierto es un proceso de pérdida de calor irreversible⁵⁴. Scott y Kemp⁵⁸ en un trabajo llevado a cabo con preparados celulares de fibras cardíacas que respiraban unas con aportes externos de piruvato y otras con aporte de lactato, hallan que la producción de calor de ambos tipos de preparados celulares es equivalente cuando se expresa por mol de oxígeno consumido. Por lo tanto, demuestran que no se consume calor cuando el lactato es reconvertido a piruvato, la reacción no es reversible desde un punto de vista termodinámico, y la transferencia de energía durante la respiración mitocondrial no representa la transferencia de energía en la forma de resíntesis de ATP glucolítica rápida con formación/acumulación de lactato. Los autores concluyen que sus hallazgos indican que la producción de lactato y su oxidación son eventos de gasto de energía separados que necesitan ser sumados para interpretar adecuadamente el gasto de energía total.

Existen otras circunstancias en las que se demuestra que no siempre el consumo de oxígeno refleja realmente la producción total de calor. Davies y Brindle⁵⁹, en su trabajo con células aisladas (levaduras) manipuladas genéticamente para incrementar el contenido de fosfofructoquinasa (enzima glucolítica que cataliza la transformación de fructosa 6 fosfato a fructosa 1-6 bifosfato), hallaron que la resíntesis no aeróbica de ATP se incrementaba, y esto se acompañaba de un descenso del VO₂ del 36%, pero sin que cambiara la resíntesis de ATP respecto a la de las células no manipuladas. Esto puede interpretarse como que, al menos en

células aisladas, existiría una diferencia entre el gasto de energía como pérdida de calor y el consumo de oxígeno.

Por lo tanto, es correcto asumir que la producción de ATP durante la transformación pasajera de piruvato a lactato no se ve alterada, pero el calor producido y luego liberado en esta reacción está claramente afectado. Esto hace que sea inconcebible pensar que este calor generado por la glucólisis no aeróbica sea representado por la medición del consumo de oxígeno mitocondrial durante la recuperación. La contracción muscular que utiliza como combustible la glucólisis rápida aumenta de manera irreversible el calor y la entropía del entorno, los cuales no son luego aclarados por la mitocondria durante la oxidación del lactato⁴⁴. Es decir, el gasto de energía asociado con el ATP de la glucólisis rápida y la producción de lactato que excede al metabolismo aeróbico no puede ser representado más tarde por la medición del consumo de oxígeno (EPOC).

La utilización del [Δ lactato sanguíneo] como indicador del gasto energético no aeróbico

El lactato recibe su nombre porque fue hallado originariamente en la leche. Como producto de la glucólisis no aeróbica, el lactato es una molécula de glucosa que se ha dividido por la mitad. A pesar de ello, mientras que moderados niveles de glucosa son considerados de manera positiva, el lactato, históricamente, ha sido considerado problemático, cualquiera que sea su concentración³⁷ (sea en músculo o en sangre).

Como se detalló con anterioridad, cuando el requerimiento de energía de un ejercicio es muy elevado, una parte del ATP es resintetizado por la glucólisis no aeróbica. En tales circunstancias, y después de los 20-30 segundos iniciales que tarda el VO_2 en alcanzar su valor máximo, se podría considerar que el total de la resíntesis del ATP es igual a la cantidad de ATP resintetizada por el $\text{VO}_{2\text{máx}}$ más la cantidad de ATP resintetizada por la tasa neta de acumulación de lactato producido por los músculos. Esto ha llevado a que algunos autores⁶⁰⁻⁶⁴ hayan utilizado la acumulación de lactato sanguíneo como índice de la glucólisis no aeróbica, ya sea esto para la realización de cálculos teóricos y/o por razones prácticas. No obstante, como la producción neta de lactato no puede ser medida directamente, y su estimación indirecta puede ser considerada poco fiable, otros autores^{65,66} han negado su utilidad.

Ole Bang⁶⁷, en 1936, afirma que durante un ejercicio físico prolongado, independientemente de su intensidad o duración, ocurre habitualmente un pico en los niveles de concentración de lactato sanguíneo a los diez minutos de empezado el ejercicio, y luego comienzan a declinar durante el transcurso del mismo. A la luz de este hallazgo, muchos investigadores consideraron que el lactato, a priori, no era fiable como indicador válido del metabolismo glucolítico no aeróbico (gasto energético no aeróbico). Esta afirmación es de aplicación en el caso de ejercicios que duran diez minutos o más, mientras que en aquellos que duren entre 1-10 minutos, donde el lactato tiene siempre su pico de concentración en sangre durante la recuperación del ejercicio, y no en el transcurso del mismo, la realidad es diferente. Por lo tanto, se puede considerar que si bien los niveles de lactato sanguíneo y muscular no son en verdad un medio perfecto de cuantificar la resíntesis de ATP glucolítica no aeróbica, bajo condiciones específicas bien definidas (ejercicios breves de alta a muy alta intensidad, y solamente cuando el lactato tienes su pico en la recuperación y no durante el ejercicio), puede ser de utilidad ayudando a aportar una razonable estimación del gasto energético glucolítico no aeróbico.

En 1963, Margaria et al.⁶⁸, determinaron el gasto energético que ocurría en dos atletas de media distancia, al correr en tapiz rodante con dife-

rentes velocidades (de 9 a 22 km/h) y distintas inclinaciones (de -20 a +15%), permitiendo de esta manera estimar los correspondientes requerimientos de potencia metabólica. En otro estudio⁶⁹, determinaron la tasa de acumulación de lactato en sangre a intensidades (velocidades e inclinaciones de tapiz) que requerían una potencia metabólica superior a la del consumo máximo de oxígeno, de dos estudiantes no atletas y un atleta olímpico de media distancia. Cada una de estas velocidades supra-máximas fue dividida en varias series (4 o 5) con una duración incremental (2-10 minutos), hasta el agotamiento voluntario, realizándoles extracciones de sangre al final del esfuerzo y durante la recuperación (minutos 1, 2, 5, 8, 15 y 30). De esta manera, pudieron demostrar que la tasa de acumulación de lactato en sangre (en g/kg de peso corporal/minuto) se incrementaba de manera lineal con la potencia metabólica (en kcal/kg de peso corporal/minuto) del ejercicio. La pendiente de dicha curva fue tomada como medida de la cantidad de energía liberada en vivo por la producción de un gramo de lactato: alcanzaba a 22 cal/gramo de lactato (20 kcal/mol). Este hallazgo original fue confirmado posteriormente por otros estudios llevados a cabo con perros⁶¹ y en músculo aislado (gemelo) de perro⁷⁰. Para el cálculo del lactato "producido" por kilogramo de peso corporal, los autores asumieron que el pico de concentración de lactato en sangre entre el minuto 5-8 de la recuperación era una medición del lactato en equilibrio en todos los fluidos corporales y que esto era igual en todos los tejidos, sin tener en cuenta las diferentes fracciones de agua intra y extracelulares (esto no es del todo así, ya que los aniones de lactato se localizan preferentemente en la fase extracelular). Además, no consideraron que una cierta cantidad de lactato se aclara inevitablemente en los primeros cinco minutos de la recuperación, antes de tener el pico de concentración en sangre, y por lo tanto dicho valor es menor de lo que sería en realidad. No obstante esto no fue motivo para desestimar el método.

Para Di Prampero⁷¹, el hecho de que la cinética de la desaparición del lactato de la sangre sea de manera monoexponencial permite asumir:

- 1) Que la concentración pico de lactato en sangre es el resultado de una condición de equilibrio, la cual es independiente de la concentración existente en los fluidos extra e intracelular.
- 2) Que las tasas de desaparición de lactato en los diferentes compartimientos de fluidos corporales tienen la misma constante de tiempo. De tal manera, que si se estandarizan las condiciones de la recuperación, el pico de concentración de lactato en sangre durante la recuperación es directamente proporcional a la cantidad total de lactato acumulado en un 1 kg de masa corporal durante el ejercicio precedente supra-máximo, y además, la tasa de acumulación de lactato en sangre, calculada ésta a partir del ratio "pico de concentración de lactato/duración del ejercicio" precedente supra-máximo, es directamente proporcional a la tasa de acumulación de lactato en 1 kg de masa corporal.

En otras palabras, no hay necesidad de determinar la tasa de acumulación de lactato por kg de masa corporal para obtener información de la energía aportada por el metabolismo no aeróbico láctico. Di Prampero⁷¹ propone que sería suficiente con calcular la ecuación de regresión de la pendiente de la línea que describe la medición de la tasa del incremento del lactato en sangre en relación con la potencia metabólica que se requiere para la realización de dicho ejercicio (ya conocida). A este parámetro se lo denominó como " β " y es en realidad el coeficiente que da paso a la cantidad de energía por unidad de masa corporal aportado por la acumulación de 1 mMol de lactato en sangre.

En experimentos posteriores al de Margaria et al.⁶⁸, y bajo condiciones cuidadosamente definidas, se continuó demostrando la existencia

Tabla 1
Diferentes trabajos que emplean el [Δ lactato sanguíneo] como indicador del gasto energético anaeróbico

Título del artículo	Autores	Año	Descripción
Energy cost of front-crawl swimming at supra-maximal speeds and underwater torque in young swimmers ⁷⁵ .	Zamparo P, Capelli C, Causero M, Di Nido A	2000	Calculan el gasto calórico de nadar a velocidades supramaximales en 9 nadadores adolescentes
Effect of muscle temperature on rate of oxygen uptake during exercise in humans at different contraction frequencies ⁷⁶	Ferguson RA, Ball D, Sargeant AJ	2002	Calculan el gasto energético anaeróbico en un trabajo en el que estudian el efecto de la elevación de la temperatura sobre el VO_2 a diferentes frecuencias de pedaleo en 6 adultos jóvenes
How anaerobic is the Wingate Anaerobic Test for humans ⁷⁷ .	Beneke R, Pollmann C, Bleif I, Leithäuser RM, Hütler M	2002	Examinan el test de Wingate en relación con el trabajo mecánico desarrollado y la producción metabólica energética aeróbica, anaeróbica láctica y anaeróbica aláctica en 11 jugadores de rugby
Performance for short intermittent runs: active recovery vs. passive recovery ⁷⁸ .	Dupont G, Blondel N, Berthoin S	2003	Estiman el gasto calórico de la recuperación de un trabajo intermitente en el que la misma es pasiva o activa
Passive versus Active Recovery during High-Intensity Intermittent Exercises ⁷⁹	Dupont G, Moalla W, Guinhouya C, Ahmaidi S, Berthoin S	2004	Se utiliza el equivalente metabólico del [Δ lactato sanguíneo] y lo suman al consumo de oxígeno para comparar 2 trabajos intermitentes de alta intensidad en cicloergómetro con recuperación activa y pasiva
Differences in oxygen uptake but equivalent energy expenditure between a brief bout of cycling and running ⁸⁰	Scott CB, Littlefield ND, Chason JD, Bunker MP, Asselin EM.	2005	Comparan gasto energético aeróbico y anaeróbico de un trabajo realizado corriendo con uno en bicicleta en 14 individuos activos
Estimating energy expenditure for brief bouts of exercise with acute recovery ⁸¹	Scott CB	2006	Compara el gasto energético anaeróbico estimado mediante el empleo de 4 métodos diferentes
Contribution of blood lactate to the energy expenditure of weight training ⁸²	Scott CB	2006	Estima el aporte del metabolismo anaeróbico láctico al gasto total de energía en trabajos de fuerza
Effects of body position on slide boarding performance by cross-country skiers ⁸³ .	Leirdal S, Sætran L, Roeleveld K, Vereijken B, Braten S, Løset S, et al	2006	Utilizan el equivalente metabólico para comparar la eficiencia de maneras distintas de esquiar
Phase III V_{O_2} increase does not lead to V_{O_2} values higher than V_{O_2max} during prolonged intense exercises in humans ⁸⁴	Esposito F, Schena F, Ferretti G.	2006	Utilizan la medición de la diferencia del lactato para demostrar el aporte del metabolismo anaeróbico láctico en ejercicios al 80 y al 90% del VO_{2max}
Energy system contributions in indoor rock climbing ⁸⁵ .	De Moraes RC, Franchini E, Kokubun E, Peduti MA	2007	Comparan el rendimiento de los diferentes sistemas metabólicos en escaladores de élite con escaladores recreacionales
Physiological characteristics of America's Cup sailors ⁸⁶	Bernardi M, Quattrini FM, Rodio A, Fontana G, Madaffari A, Brugnoli M, et al	2007	Estiman el rendimiento aeróbico y anaeróbico de marineros del American Cup
The effect of ambient temperature on gross-efficiency in cycling ⁸⁷ .	Hettinga FJ, De Koning JJ, de Vrijer A, Wüst RCI, Daanen HAM, Foster C.	2007	Comparan el gasto energético de 10 ciclistas bien entrenados en un trabajo al 60% del VO_{2max} en clima neutro y en clima caluroso
Aerobic and anaerobic contributions to non-steady state energy expenditure during steady state power output ⁸⁸	Scott CB, Shaw B, Leonard C	2008	Estiman el gasto anaeróbico para confirmar si ésta hace una contribución significativa en un ejercicio que a priori es para elevar el consumo de oxígeno
Seasonal changes in aerobic fitness indices in elite cyclists ⁸⁹	Sassi A, Impellizzeri FM, Morelli A, Menaspá P, Rampinini E	2008	Usan el equivalente metabólico del lactato para comparar la evolución de la eficiencia mecánica y la economía de carrera en ciclistas
Energy expenditure before, during, and after the bench press ⁹⁰	Scott CB, Croteau A, Ravlo T	2009	Estiman el gasto calórico total de ejercicios de fuerza (press de banca) en una serie de 7 repeticiones, otra de 14 y otra de 21 repeticiones
Concurrent exercise: Analysis of the acute effect of the performance order on the total energy expenditure ⁹¹	Panissa VLG, Bertuzzi RCM, Lira FS, Júlio UF, Franchini E.	2009	Calculan el gasto calórico total de una sesión de ejercicio alternando el trabajo de fuerza antes del aeróbico y viceversa
Energy systems contributions in 2,000 m race simulation: A comparison among rowing ergometers and water ⁹²	de Campos Mello F, de Moraes Bertuzzi RC, Grangeiro PM, Franchini E	2009	Calculan el aporte de cada uno de los sistemas metabólicos y comparan un trabajo de remo en 3 condiciones diferentes
Is acute supramaximal exercise capable of modulating lipoprotein profile in healthy men? ⁹³	Lira FS, Zanchi NE, Lima-Silva AE, Pires FO, Bertuzzi RC, Caperuto EC, et al	2010	Estiman el coste energético de una actividad supramaximal para determinar si este modula el perfil lipoproteico
Predicting MAOD using only a supramaximal exhaustive test ⁹⁴	Bertuzzi RCM, Franchini E, Ugrinowitsch C, Kokubun E, Lima-Silva AE, Pires FO, et al	2010	Proponen un método alternativo para el cálculo del déficit de oxígeno máximo acumulado empleando el equivalente calórico del lactato en test supramáximo
Gasto energético aeróbico y anaeróbico en un circuito con cargas a seis intensidades diferentes ⁹⁵	Benito PJ, Álvarez M, Morencos E, Cupeiro R, Díaz V, Peinado AB, et al.	2011	Cuantifican el gasto energético aeróbico y anaeróbico durante un entrenamiento en circuito con cargas en un amplio rango de intensidades
Energy expenditure characteristics of weight lifting: 2 sets to fatigue ⁹¹	Scott CB, Leary MP, TenBraak AJ	2011	Comparan el EPOC entre diferentes protocolos en press de banca y valoran gasto energético entre series
Aerobic, anaerobic, and excess postexercise oxygen consumption energy expenditure of muscular endurance and strength: 1-Set of bench press to muscular fatigue ⁹⁶ .	Scott CB, Leighton BH, Ahearn KJ, Mc Nanus JJ	2011	Demuestran que el gasto energético no aeróbico y del EPOC supera al gasto energético aeróbico durante un set de trabajos de peso de fuerza y de resistencia

de relaciones lineales entre las concentraciones sanguíneas de lactato y las cargas de trabajo en diferentes tipos de poblaciones y esfuerzos físicos. Por un lado, el propio Margaria et al.⁷², determinan un valor de β equivalente a 3,0 ml O₂/kg de peso/mMol en 12 sujetos de diferentes niveles de aptitud corriendo en tapiz a diferentes intensidades supra-máximas. Pendergast et al.⁷³, evaluando a 64 nadadores de competición (42 varones y 22 mujeres) obtienen un valor de β para la natación de 2,7 ml O₂/kg de peso/mMol y, finalmente Capelli et al.⁷⁴, analizando a 11 ciclistas de alto nivel, encuentran valores de β intermedios entre los obtenidos por Margaria et al.⁷² y los de Pendergast et al.⁷³. Scott⁵⁴ centró sus análisis en experiencias con levantamiento de peso. El ejercicio elegido fue press de banca, y el trabajo realizado se estimó con la asistencia de un dispositivo electrónico que medía la distancia de levantamiento. Los participantes del estudio realizaron siete series de levantamientos en siete días distintos, a los que se les midió la concentración de lactato en el minuto dos de la recuperación. Los datos del estudio piloto aportados por Scott, una vez más denotan una correlación lineal entre el ejercicio físico realizado y la concentración de lactato en sangre.

Para di Prampero⁵², la notable similitud de estos valores de β , independiente del tipo de sujetos, tipo e intensidad de los ejercicios y la variada musculatura involucrada, refuerza la visión de que β es en realidad el equivalente energético de la acumulación de lactato sanguíneo, y sustenta su validez general. No debería considerarse β como un equivalente energético de formación de lactato en los músculos activos, y no aporta ninguna información directa sobre la relación estequiométrica entre la formación de lactato y la resíntesis de ATP. No obstante, es una medida que permite determinar la energía liberada en el cuerpo siempre que la concentración de lactato aumenta una determinada cantidad posteriormente a la realización de un ejercicio breve e intenso. En definitiva, lo que se debería tener en cuenta, por lo tanto, es que el significado energético del lactato depende de la tasa a la cual cambia su concentración en los fluidos corporales y no de su concentración absoluta⁷¹.

A partir de los datos de los trabajos antes mencionados^{57,68,72-74}, se considera que β tiene un valor de 3,0 ml O₂/kg de peso/mMol, lo que significa que cada 1 mMol de aumento de la concentración de lactato en sangre equivale a la energía aportada por el consumo de 3,0 ml O₂ por kg de peso corporal.

En definitiva, para estimar el gasto energético proveniente de la glucólisis rápida mediante esta metodología se debe calcular primero $[\Delta \text{lactato sanguíneo}]$ que se obtiene de medir la concentración del lactato pico (aproximadamente 2 minutos de la recuperación) y restarle la concentración del lactato basal. A la diferencia obtenida, $[\Delta \text{lactato sanguíneo}]$, se la transforma en equivalente de oxígeno de la siguiente manera:

$$1 \text{ mMol de } [\Delta \text{lactato sanguíneo}] = 3,0 \text{ ml de O}_2 / \text{kg de peso corporal}$$

Al igual que cuando se calcula el gasto energético proveniente del metabolismo aeróbico, luego se transforma el equivalente de oxígeno obtenido en 5,05 kcal por litro de oxígeno. Esta propuesta metodológica ha sido utilizada en algunos trabajos con objetivos variados y en la tabla 1 se aportan algunos de ellos.

Conclusiones y aplicaciones prácticas

La estimación del gasto energético en actividades de intensidad leve a moderada y de larga duración es relativamente simple a través de una

metodología ampliamente utilizada como es el consumo de oxígeno. No obstante, existe el problema de estimar adecuadamente el gasto metabólico no aeróbico. Existe más que demostrada evidencia de que para ejercicios de alta intensidad y corta duración en los que se produce una elevación de la concentración del lactato sanguíneo durante la recuperación, la medición del ritmo de la acumulación del lactato (equivalente calórico a partir del $[\Delta \text{lactato sanguíneo}]$) es una razonable y útil metodología, a pesar de sus limitaciones. La no inclusión de dicha valoración sería perpetuar un error histórico cuando se pretende valorar el gasto total de una actividad física que tenga un importante aporte no aeróbico a dicho gasto.

Desde un punto de vista práctico, para la estimación del gasto calórico total de una actividad física, se deberían medir tanto:

- 1) El gasto energético no aeróbico glucolítico mediante el equivalente calórico del $[\Delta \text{lactato sanguíneo}]$
- 2) El gasto energético aeróbico del ejercicio mediante el consumo de oxígeno y su posterior transformación en equivalente calórico.
- 3) El gasto energético aeróbico (no glucolítico) de la recuperación y su posterior transformación en equivalente calórico.

Bibliografía

1. Gordon EE. Energy Costs of Activities in Health and Disease. *AMA Arch Intern Med.* 1958;101(4):702-13.
2. Ainsworth BE, Haskell WL, León AS, Jacobs DR, Montoye HJ, Sallis JF. Compendium of physical activities: classification of energy costs of human physical activities. *Med Sci Sports Exerc.* 1993;25(1):71-80.
3. Katch FI, Mc Ardle WD. Nutrition, Weight Control and exercise. 3ª ed. Philadelphia: Lea & Febiger; 1988.
4. Pollock ML, Wilmore JH. Exercise in Health and Disease. Evaluation and Prescription for Prevention and rehabilitation. 2ª ed. USA: Saunders Company; 1990. p. 389-90.
5. Brooks GA, Fahey TD, White TP. Exercise Physiology. Human Bioenergetics and Its Applications. 2ª ed. Mountain View, California: Mayfield Publishing Company; p. 48.
6. Paffenberg RS. Compendium of physical activities: classification of energy costs of human physical activities. *Med Sci Sports Exerc.* 1993;25:71-80.
7. Ainsworth BE, Haskell WL, Witt MC, Irwin ML, Swartz AM, Strath SJ, et al. Compendium of physical activities: an update of activity codes and MET intensities. *Med Sci Sports Exerc.* 2000;32:S498-S516.
8. Harrell JS, Mc Murray RG, Bagget CD, Pennell ML, Pearce PF, Bangdiwala SI. Energy Costs of Physical Activities in Children and Adolescents. *Med Sci Sports Exerc.* 2005;37(2):329-36.
9. Torún B, Chew F, Mendoza RD. Energy costs of activities of preschool children. *Nutr Res.* 1983;3(4):401-6.
10. Wilmore JH, Parr RB, Ward P, Vodak PA, Barstow TJ, Pipers TV, et al. Energy cost of circuit weight training. *Med Sci Sports Exerc.* 1978;10(2):75-8.
11. Hempel LS, Wells CL. Cardiorespiratory cost of the Nautilus Express Circuit. *Phys Sportsmed.* 1985;113(4):82-97.
12. Ortego AR, Dantzer DK, Zaloudek A, Tanner J, Khan T, Panwar R, et al. Effects of gender on physiological responses to strenuous circuit resistance exercise and recovery. *J Strength Cond Res.* 2009;23(3):932-8.
13. Benito Peinado PJ, Álvarez Sánchez M, Díaz Molina V, Peinado Lozano AB, Calderón Montero FJ. Aerobic energy expenditure and intensity prediction during a specific circuit weight training: a pilot study. *J Hum Sport Exerc.* 2010;5(2):134-45.
14. Farinatti PT, Simao R, Monteiro WD, Fleck SJ. Influence of exercise order on oxygen uptake during strength training in young women. *J Strength Cond Res.* 2009;23(3):1037-44.
15. Benito PJ, Neiva C, González-Quijano PS, Cupeiro R, Morencos E, Peinado AB. Validation of the SenseWear armband in circuit resistance training with different loads. *Eur J Appl Physiol.* 2011. En prensa.
16. Balloor DL, Becque MD, Katch VL. Metabolic responses during hydraulic resistance exercise. *Med Sci. Sports Exerc.* 1987;19:363-7.
17. DeGroot DW, Quinn TJ, Kertzer R, Vroman NB, Olney WB. Circuit weight training in cardiac patients: determining optimal workloads for safety and energy expenditure. *J Cardiopulm Rehabil.* 1998;18(2):145-52.
18. Burleson MA, O'Bryant HS, Stone MH, Collins MA, Triplett-Mc Bride T. Effect of weight training exercise and treadmill exercise on post-exercise consumption. *Med Sci Sports Exerc.* 1998;30:518-22.

19. Byrd R, Hopkins-Price P, Boatwright JD, Kinley A. Prediction of the caloric cost of the bench press. *J Appl Sports Sci Res.* 1988;2:7-8.
20. Byrd R, Pierce K, Gentry R, Swisher M. Predicting the caloric cost of the parallel back squat in women. *J Strength Cond Res.* 1996;10:184-5.
21. Hunter G, Blackman L, Dunnam L. Bench press metabolic rate as a function of exercise intensity. *J Appl Sports Res.* 1988;2:1-6.
22. Hickson JF, Wilmore JH, Buono MJ, Constable SH. Energy cost of weight training exercise. *Natl Strength Cond Assoc J.* 1984;6:22-3.
23. Scala D, Mc Millan J, Blessing D, Rozenek R, Stone M. Metabolic cost of a preparatory phase of training in weight lifting: a practical observation. *J Appl Sports Sci Res.* 1987;1:48-52.
24. American College of Sports Medicine. The recommended quantity and quality of exercise for developing and maintaining cardiorespiratory and muscular fitness and flexibility in healthy adults. *Med Sci Sports Exerc.* 1998;30:975-91.
25. American College of Sports Medicine, & Thompson WR. ACSM's guidelines for exercise testing and prescription 8th ed. Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins, 2010.
26. Becham SG, Earnest CP. Metabolic cost of free weight circuit weight training. *J Sports Med Phys Fitness.* 2000;40(2):118-25.
27. Lagally KM, Cordero J, Good J, Brown DD, Mc Caw ST. Physiologic and metabolic responses to a continuous functional resistance exercise workout. *J Strength Cond Res.* 2009;23(2):373-9.
28. Phillips WT, Ziuratis JR. Energy cost of the ACSM. Single-set Resistance Training Protocol. *J Strength Cond Res.* 2003;17(2):350-5.
29. Robergs RA, Gordon T, Reynolds J, Walker TB. Energy expenditure during bench press and squat exercises. *J Strength Cond Res.* 2007;21(1):123-30.
30. Scott CD. Contribution of anaerobic energy expenditure to whole body thermogenesis. *Nutr Metab.* 2005;2:14.
31. Welch GR. Some problems in the usage of Gibbs free energy in biochemistry. *J Theor Biol.* 1985;114:433-46.
32. Knab AM, Shanely RA, Corbin KD, Jin F, Sha W, Nieman DC. A 45-minute vigorous exercise bout increases metabolic rate for 14 hours. *Med Sci Sports Exerc.* 2011;43(9):1643-8.
33. Scott CB, Djuricic Z. The metabolic oxidation of glucose: thermodynamic considerations for anaerobic and aerobic energy expenditure. *JEP on line.* 2008;11:34-43.
34. Krustup P, Ferguson RA, Kjaert M, Bangsbo J. ATP and heat production in skeletal muscle during dynamic exercise: higher efficiency of anaerobic than aerobic ATP resynthesis. *J Physiol.* 2003;549:255-69.
35. Gladden LB. 200th Anniversary of Lactate Research in Muscle. *Exerc Sport Sci Rev.* 2008;36(3):109-15.
36. Kreisberg RA. Lactate homeostasis and lactic acidosis. *Ann Int Med.* 1980;92:227-37.
37. Ribas J. Lactato: de indeseable a valioso metabolito. El papel de la producción de lactato en la regulación de la excitabilidad durante altas demandas de potencia en las fibras musculares. *Archivos de Medicina del Deporte.* 2010;137:211-30.
38. Bergman BC, Horning MA, Casazza GA, Wolfel EE, Butterfield GE, Brooks GA. Endurance training increases during rest and exercise in men. *Am J Physiol Endocrinol Metab.* 2000;278:E244-51.
39. Brooks GA. Intra and extra-cellular lactate shuttles. *Med Sci Sports and Exerc.* 2000;32(4):790-9.
40. Gladden LB. Muscle as a consumer of lactate. *Med Sci Sports Exerc.* 2000;3:764-71.
41. Richter EA, Kiens B, Saltin B, Christensen NJ, Sabard G. Skeletal muscle glucose uptake during dynamic exercise in humans: role of muscle mass. *Am J Physiol.* 1988;254:E555-E61.
42. Mazzeo RS, Brooks GA, Schoeller DA, Budinger TF. Disposal of blood [¹⁻¹³C] lactate in humans during rest and exercise. *J Appl Physiol.* 1986;60:232-41.
43. Stanley WC, Gertz EW, Wineski JA, Neese RA, Morris DL, Brooks GA. Lactate extraction during net lactate release in legs of humans during exercise. *J Appl Physiol.* 1986;60:1116-20.
44. Gnaiger E, Kemp RB. Anaerobic metabolism in aerobic mammalian cells: Information from the ratio of calorimetric heat flux and respirometric oxygen flux. *Bioquim Biophys Acta.* 1990;1026:328-32.
45. Racker E. History of the Pasteur effect and its pathobiology. *Mol Cell Biochem.* 1974;5:17-23.
46. Sparks ED. The purpose of glycolysis. *Science.* 1997;277:459-60.
47. Brand K. Aerobic glycolysis by proliferating cells-protection against oxidative stress at the expense of energy yield. *J Bioenerg Biomemb.* 1997;29:355-64.
48. Kemp RB, Guan Y. Heat flux and the calorimetric-respirometric ratio as measures of catabolic heat flux in mammalian cells. *Thermochim Acta.* 1997;300:199-211.
49. Minikami S, de Verdier CH. Calorimetric study on human erythrocyte glycolysis. *Eur J Biochem.* 1976;65:451-60.
50. Gaesser GA, Brooks GA. Metabolic bases of excess post-exercise oxygen consumption: a review. *Med Sci Sports Exerc.* 1984;16:29-43.
51. Scott CB, Leary MP, TenBraak AJ. Energy expenditure characteristics of weight lifting: 2 sets to fatigue. *Appl Physiol Nutr Metab.* 2011;36(1):115-20.
52. Di Prampero PE, Ferretti G. The energetics of anaerobic muscle metabolism: a reappraisal of older and recent concepts. *Respir Physiol.* 1999;118:103-15.
53. Ainslie P, Reilly T, Westerterp K. Estimating human energy expenditure: a review of techniques with particular reference to doubly labelled water. *Sports Med.* 2003;33(9):683-98.
54. Scott CB. A primer for the exercise and nutrition sciences. *Thermodynamics, Bioenergetic, Metabolism.* Human Press. 2008; 111.
55. Scott CB. Re-interpreting anaerobic metabolism: an argument for the application of both anaerobic glycolysis and excess post-exercise oxygen consumption (EPOC) as independent sources of energy expenditure. *Eur J Appl Physiol.* 1998;77:200-5.
56. Hill AV. Muscular exercise, lactic acid, and the supply and utilization of oxygen. *Q J Med.* 1923;16:135-71.
57. Margaria R, Edwards HT, Dill DB. The possible mechanisms of contracting and paying the oxygen debt and the role of lactic acid in muscular contraction. *Am J Physiol.* 1933;106:689-714.
58. Scott CB, Kemp RB. Direct and indirect calorimetry of lactate oxidation: implications for whole-body energy expenditure. *J Sports Sci.* 2005;23:15-9.
59. Davies SEC, Brindle KM. Effects of overexpression of phosphofructokinase on glycolysis in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Biochem.* 1992;31:4729-35.
60. Margaria R, Aghemo P, Sasi G. Lactic acid production in supramaximal exercise. *Pflüg Arch.* 1971;326:152-61.
61. Cerretelli P, Piiper J, Mangili F, Ricci B. Aerobic and anaerobic metabolism in exercising dogs. *J Appl Phys.* 1964;19:29-32.
62. Di Prampero PE, Peeters L, Margaria R. Alactic O₂ debt and lactic acid production after exhausting exercise in man. *J Appl Physiol.* 1973;34(5):628-32.
63. Di Prampero PE, Cortili G, Ceklentano F, Cerretelli P. Physiological aspects of rowing. *J Appl Physiol.* 1971;31:853-7.
64. Fox EL, Robinson S, Wiegman DL. Metabolic energy sources during continuous and interval running. *J Appl Physiol.* 1969;27:174-8.
65. Knuttgen HG, Saltin B. Muscle metabolites and oxygen uptake in short term submaximal exercise in man. *J Appl Physiol.* 1972;32:690-4.
66. Klausen K, Rasmussen B, Clausen JP, Trap-Jensen J. Blood lactate from exercising extremities before and after arm or leg training. *Am J Physiol.* 1974;227:67-72.
67. Bang O. The lactate content of the blood during and after muscular exercise in man. *Scand Arch Physiol.* 1936;74(supl.10):49-82.
68. Margaria R, Cerretelli P, Aghemo P, Sassi G. Energy cost of running. *J Appl Physiol.* 1963;18:367-70.
69. Margaria R, Cerretelli P, Di Prampero, Massari C, Torelli G. Kinetics and mechanism of oxygen debt contraction in man. *J Appl Physiol.* 1963;18:371-7.
70. Cerretelli P, Di Prampero E, Piiper J. Energy balance of anaerobic work in the dog gastrocnemius muscle. *Am J Phys.* 1969;217:581-5.
71. Di Prampero PE. Energetics of muscular exercise. *Rev Physiol Biochem Pharmacol.* 1981;89:143-222.
72. Margaria R, Camporesi E, Aghemo P, Sasi G. The effect of O₂ breathing on maximal aerobic power. *Pflüg Arch.* 1972;336:225-35.
73. Pendergast DR, di Prampero PE, Craig AB, Rennie DR, Wilson DW. Quantitative analysis of the front crawl in men and women. *J Appl Physiol.* 1977;43:474-9.
74. Capelli C, di Prampero PE. Blood lactate accumulation in exercising humans. *Biochim Clin.* 1995;19:541-2.
75. Zamparo P, Capelli C, Cautero M, Di Nido A. Energy cost of front-crawl swimming at supra-maximal speeds and underwater torque in young swimmers. *Eur J Appl Physiol.* 2000;83(6):487-91.
76. Ferguson RA, Ball D, Sargeant AJ. Effect of muscle temperature on rate of oxygen uptake during exercise in humans at different contraction frequencies. *J Exp Biology.* 2002; 205(7):981-7.
77. Beneke R, Pollmann C, Bleif I, Leithäuser RM, Hütler M. How anaerobic is the Wingate Anaerobic Test for humans? *Eur J Appl Physiol.* 2002;87:388-92.
78. Dupont G, Blondel N, Berthoin S. Performance for short intermittent runs: active recovery vs. passive recovery. *Eur J Appl Physiol.* 2003;89:548-54.
79. Dupont G, Moalla W, Guinhouya C, Ahmaidi S, Berthoin S. Passive versus Active Recovery during High-Intensity Intermittent Exercises. *Med Sci Sports Exerc.* 2004;336(2):302-8.
80. Scott CB, Littlefield ND, Chason JD, Bunker MP, Asselin EM. Differences in oxygen uptake but equivalent energy expenditure between a brief bout of cycling and running. *Nutr Metab.* 2006;3:1.
81. Scott CB. Estimating energy expenditure for brief bouts of exercise with acute recovery. *Appl Physiol Nutr Metab.* 2005;31:144-9.
82. Scott CB. Contribution of blood lactate to the energy expenditure of weight training. *J Strength Cond Res.* 2006;20(2):404-11.
83. Leirdal S, Sætran L, Roeleveld K, Vereijken B, Bråten S, Løset S, et al. Effects of body position on slide boarding performance by cross-country skiers. *Med Sci Sports Exerc.* 2006;38(8):1462-9.

84. Esposito F, Schena F, Ferretti G. Phase III $\dot{V}O_2$ increase does not lead to $\dot{V}O_2$ values higher than $\dot{V}O_{2,max}$ during prolonged intense exercises in humans. *Sport Sci Health*. 2006;1:146-52.
85. De Moraes RC, Franchini E, Kokubun E, Peduti MA. Energy system contributions in indoor rock climbing. *Eur J Appl Physiol*. 2007;101:293-300.
86. Bernardi M, Quattrini FM, Rodio A, Fontana G, Madaffari A, Brugnoli M, et al. Physiological characteristics of America's Cup sailors. *J Sports Sci*. 2007;25(10):1141-52.
87. Hettinga FJ, De Koning JJ, de Vrijer A, Wüst RCI, Daanen HAM, Foster C. The effect of ambient temperature on gross-efficiency in cycling. *Eur J Appl Physiol*. 2007;101:465-71.
88. Scott CB, Shaw B, Leonard C. Aerobic and anaerobic contributions to non-steady state energy expenditure during steady state power output. *JEP on line*. 2008;11(2):56-63.
89. Sassi A, Impellizzeri FM, Morelli A, Menaspa P, Rampinini E. Seasonal changes in aerobic fitness indices in elite cyclists. *Appl Physiol Nutr Metab*. 2008;33:735-42.
90. Scott CB, Croteau A, Ravlo T. Energy expenditure before, during, and after the bench press. *J Strength Cond Res*. 2009;23(2):611-8.
91. Panissa VLC, Bertuzzi RCM, Lira FS, Júlio UF, Franchini E. Concurrent exercise: Analysis of the acute effect of the performance order on the total energy expenditure. *Rev Bras Med Esporte*. 2009;15(2):127-31.
92. De Campos Mello F, de Moraes Bertuzzi RC, Grangeiro PM, Franchini E. Energy systems contributions in 2,000 m race simulation: A comparison among rowing ergometers and water. *Eur J Appl Physiol*. 2009;107(5):615-9.
93. Lira FS, Zanchi NE, Lima-Silva AE, Pires FO, Bertuzzi RC, Caperuto EC, et al. Is acute supramaximal exercise capable of modulating lipoprotein profile in healthy men? *Eur J Clin Invest*. 2010;40(8):759-65.
94. Bertuzzi RCM, Franchini E, Ugrinowitsch C, Kokubun E, Lima-Silva AE, Pires FO, et al. Predicting MAOD using only a supramaximal exhaustive test. *Int J Sports Med*. 2010;31(7):477-81.
95. Benito PJ, Álvarez M, Morencos E, Cupeiro R, Díaz V, Peinado AB, et al. Gasto energético aeróbico y anaeróbico en un circuito con cargas a seis intensidades diferentes. *Revista Internacional de Ciencias del Deporte*. 2011;24(7):174-90.
96. Scott CB, Leighton BH, Ahearn KJ, Mc Nanus JJ. Aerobic, anaerobic, and Excess postexercise oxygen consumption energy expenditure of muscular endurance and strength: 1-Set of bench press to muscular fatigue. *J Strength Cond Res*. 2011;25(4):903-8.