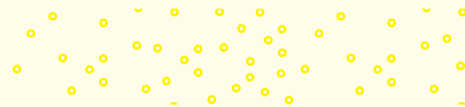


# 4



Mike Hewitt/Action Plus Sports Images/Alamy Stock Photo



## Μεταβολικές προσαρμογές κατά την άσκηση

### ■ Στόχοι

Μελετώντας αυτό το κεφάλαιο, θα πρέπει να είστε σε θέση να κάνετε τα εξής:

1. Να συζητήσετε τη σχέση μεταξύ της έντασης/ διάρκειας της άσκησης και των βιοενεργειακών οδών που συμβάλλουν περισσότερο για την παραγωγή ATP κατά τη διάρκεια διαφόρων τύπων άσκησης.
2. Να δημιουργείτε γραφήματα για την αλλαγή της πρόσληψης οξυγόνου κατά τη μετάβαση από την ηρεμία στην άσκηση κατάσταση σταθεροποίησης και στη συνέχεια στην ανάνηψη από την άσκηση. Να προσδιορίσετε το έλλειμμα οξυγόνου, τις απαιτήσεις οξυγόνου και το χρέος οξυγόνου (πρόσθετη ή πλεονάζουσα) πρόσληψη οξυγόνου μετά την άσκηση).
3. Να περιγράψετε γραφικά τις αλλαγές στην πρόσληψη οξυγόνου κατά τη διάρκεια μιας διαβαθμισμένης (graded) δοκιμασίας άσκησης και να προσδιορίσετε τη μέγιστη πρόσληψη οξυγόνου ( $\dot{V}O_2 \max$ ).
4. Να προσδιορίσετε τα κριτήρια για την επίτευξη ( $\dot{V}O_2 \max$ ).
5. Να περιγράψετε γραφικά τις μεταβολές στη συγκέντρωση γαλακτικού στο αίμα κατά τη διάρκεια μιας διαβαθμισμένης δοκιμασίας άσκησης και να προσδιορίσετε το όριο του γαλακτικού οξέος.
6. Να συζητήσετε αρκετές πιθανές εξηγήσεις για την ξαφνική αύξηση της συγκέντρωσης γαλακτικού-αίματος (δηλαδή, γαλακτικό κατώφλι) κατά τη διάρκεια της σταδιακής άσκησης.
7. Να προσδιορίσετε τους παράγοντες που ρυθμίζουν την επιλογή καυσίμου κατά τη διάρκεια της άσκησης.
8. Να περιγράψετε τις μεταβολές στη σχέση ανταλλαγής αερίων στους πνεύμονες (R) με αυξανόμενες εντάσεις άσκησης και κατά τη διάρκεια παρατεταμένης άσκησης μέτριας έντασης.
9. Να συζητήσετε τα ενεργειακά υποστρώματα που χρησιμοποιούνται κατά τη διάρκεια άσκησης χαμηλής, μέτριας και υψηλής έντασης και κατά τη διάρκεια παρατεταμένης άσκησης μέτριας έντασης.
10. Να περιγράψετε τον κύκλο του γαλακτικού (lactate shuttle) και να συζητήσετε πώς αυτό μπορεί να είναι ευεργετικό κατά τη διάρκεια της άσκησης.

### ■ Περιγραφή

Ενεργειακές δαπάνες σε κατάσταση ηρεμίας, 90  
Μεταβάσεις από την ηρεμία στην άσκηση, 90  
Ανάνηψη από την άσκηση: μεταβολικές αποκρίσεις, 93  
Μεταβολικές αποκρίσεις στην άσκηση: επίδραση της διάρκειας και της έντασης, 97  
Βραχυπρόθεσμη, έντονη άσκηση, 97  
Παρατεταμένη άσκηση, 98  
Επαυξητική άσκηση, 98  
Εκτίμηση της χρήσης καυσίμων

κατά τη διάρκεια της άσκησης, 103  
Παράγοντες που διέπουν την επιλογή καυσίμων, 104  
Ένταση άσκησης και επιλογή καυσίμου, 104  
Διάρκεια άσκησης και επιλογή καυσίμου, 106  
Αλληλεπίδραση του μεταβολισμού λίπους/ υδατανθράκων, 106  
Πηγές καυσίμων στο σώμα, 108

### ■ Βασικοί όροι

αναερόβιο κατώφλι  
γαλακτικό κατώφλι  
γλυκονοεογένεση  
δοκιμασία διαβαθμισμένης (ή επαυξητικής) άσκησης  
δοκιμασία επαυξητικής άσκησης  
ελεύθερα λιπαρά οξέα (FFA)  
έλλειμμα οξυγόνου  
κύκλος Cori  
αυξημένη μεταπροπονητική κατανάλωση οξυγόνου (EPOC)  
λιπάση  
λιπόλυση  
μέγιστη πρόσληψη οξυγόνου ( $\dot{V}O_2 \max$ )  
σχέση ανταλλαγής αερίων στους πνεύμονες (R)  
χρέος οξυγόνου



**Η** άσκηση αποτελεί σοβαρή πρόκληση για τις βιοενεργειακές οδούς στον λειτουργικό μυ. Για παράδειγμα, κατά τη διάρκεια έντονης άσκησης, η συνολική ενεργειακή δαπάνη του σώματος μπορεί να αυξηθεί 15 έως 25 φορές πάνω από τις δαπάνες σε κατάσταση ηρεμίας. Το μεγαλύτερο μέρος αυτής της αύξησης της παραγωγής ενέργειας χρησιμοποιείται για την παροχή ATP για τη σύσπαση των σκελετικών μυών, οι οποίοι μπορούν να αυξήσουν την ενεργειακή τους χρήση >100 φορές μεγαλύτερη από τη χρήση σε κατάσταση ηρεμίας (1, 126). Σαφώς, οι σκελετικοί μύες έχουν μεγάλη ικανότητα να παράγουν και να χρησιμοποιούν μεγάλες ποσότητες ATP κατά τη διάρκεια της άσκησης. Το παρόν κεφάλαιο περιγράφει (α) τις μεταβολικές αποκρίσεις στην αρχή της άσκησης και κατά τη διάρκεια της ανάπαυσης από την άσκηση· β) τις μεταβολικές αποκρίσεις σε υψηλής έντασης, επαυξητική και παρατεταμένη άσκηση· γ) την επιλογή των καυσίμων που χρησιμοποιούνται για την παραγωγή ATP· και (δ) πώς ρυθμίζεται ο μεταβολισμός κατά την άσκηση. Ξεκινάμε με μια επισκόπηση των ενεργειακών απαιτήσεων του σώματος σε κατάσταση ηρεμίας, ακολουθούμενη από μια συζήτηση για το ποιες βιοενεργειακές οδοί ενεργοποιούνται κατά την έναρξη της άσκησης.

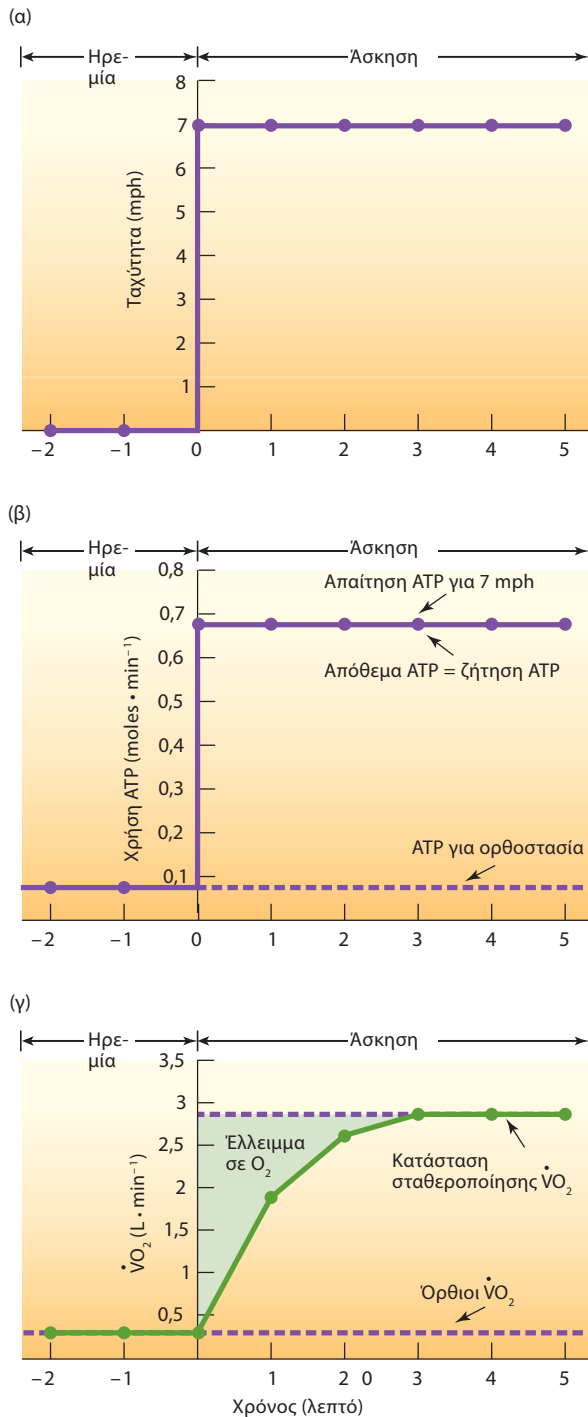
## ΕΝΕΡΓΕΙΑΚΕΣ ΔΑΠΑΝΕΣ ΣΕ ΚΑΤΑΣΤΑΣΗ ΗΡΕΜΙΑΣ

Θυμηθείτε ότι η ομοιόσταση ορίζεται ως ένα σταθερό και αμετάβλητο εσωτερικό περιβάλλον (βλ. Κεφάλαιο 2). Κατά τη διάρκεια των συνθηκών ηρεμίας, το υγιές ανθρώπινο σώμα βρίσκεται σε κατάσταση ομοιόστασης και επομένως η ενεργειακή δαπάνη του σώματος είναι επίσης σταθερή. Σε ηρεμία, σχεδόν το 100% της ενέργειας (δηλαδή, ATP) που απαιτείται για τη διατήρηση των σωματικών λειτουργιών παράγεται από τον αερόβιο μεταβολισμό. Επομένως, τα επίπεδα γαλακτικού οξέος στο αίμα σε ηρεμία είναι επίσης σταθερά και χαμηλά (π.χ., 1,0 mmol/L). Επειδή η μέτρηση της κατανάλωσης οξυγόνου ( $O_2$ ) (οξυγόνο που καταναλώνεται από το σώμα) είναι ένας δείκτης της αερόβιας παραγωγής ATP, η μέτρηση της κατανάλωσης  $O_2$  κατά τη διάρκεια της ηρεμίας παρέχει μια εκτίμηση των ενεργειακών απαιτήσεων του σώματος σε «βάση αναφοράς». Σε ηρεμία, οι συνολικές ενεργειακές απαιτήσεις ενός ατόμου είναι σχετικά χαμηλές. Για παράδειγμα, ένας νεαρός ενήλικος 70 κιλών θα καταναλώνει περίπου 0,25 λίτρα οξυγόνου κάθε λεπτό. Αυτό μεταφράζεται σε σχετική κατανάλωση  $O_2$  3,5 mL  $O_2$  ανά χιλιόγραμμο (σωματικό βάρος) ανά λεπτό. Όπως αναφέρθηκε προηγουμένως, η μυϊκή άσκηση μπορεί να αυξήσει σημαντικά την ανάγκη του σώματος για ενέργεια. Ας ξεκινήσουμε τη συζήτησή μας

για τον μεταβολισμό της άσκησης εξετάζοντας ποιες βιοενεργειακές οδοί είναι ενεργές κατά τη μετάβαση από την ηρεμία στην άσκηση.

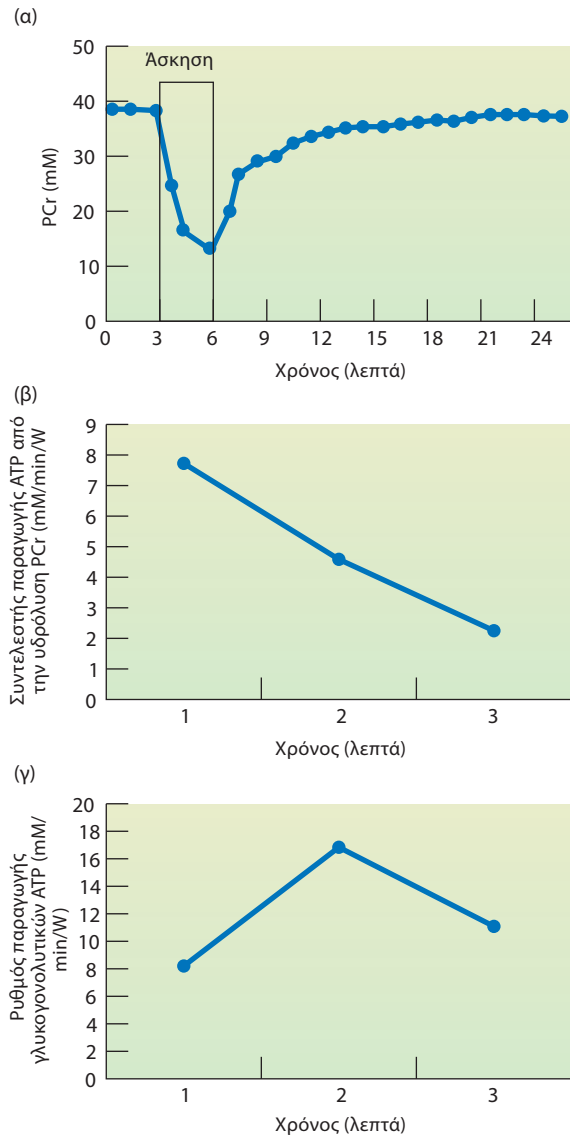
## ΜΕΤΑΒΑΣΕΙΣ ΑΠΟ ΤΗΝ ΗΡΕΜΙΑ ΣΤΗΝ ΑΣΚΗΣΗ

Ας υποθέσουμε ότι στέκεστε δίπλα σε έναν εργοδίαδρομο με τον τάπητά του να κινείται στα 7 μίλια/ώρα, και ανεβαίνετε στον διάδρομο και αρχίζετε να τρέχετε. Με ένα βήμα, πηγαίνετε από το μηδέν στα 7 μίλια/ώρα και σε αυτό το ένα βήμα οι μύες σας αυξάνουν τον ρυθμό παραγωγής ATP από αυτόν που απαιτείται για να μπορείτε να στέκεστε σε έναν ρυθμό που απαιτείται για να τρέχετε με ταχύτητα 7 μιλίων ανά ώρα [βλ. *Εικόνα 4.1(α)* και (β)]. Αν η παραγωγή ATP δεν αυξανόταν ακαριαία, θα είχατε πέσει στο πίσω μέρος του διαδρόμου! Ποιες μεταβολικές αλλαγές πρέπει να συμβούν στους σκελετικούς μύες στην αρχή της άσκησης για να παρέχουν την απαραίτητη ενέργεια για να συνεχιστεί η κίνηση; Παρόμοια με τη μέτρηση της κατανάλωσης  $O_2$  κατά τη διάρκεια της ηρεμίας, η μέτρηση της κατανάλωσης  $O_2$  κατά τη διάρκεια της άσκησης μπορεί να παρέχει πληροφορίες σχετικά με τον αερόβιο μεταβολισμό κατά τη διάρκεια της άσκησης. Για παράδειγμα, κατά τη μετάβαση από την ηρεμία στη χαμηλή ή μέτρια άσκηση, η κατανάλωση  $O_2$  αυξάνεται ραγδαία και φτάνει σε κατάσταση σταθεροποίησης εντός 1 έως 4 λεπτών (22, 99) [*Εικόνα 4.1(γ)*]. Το γεγονός ότι η κατανάλωση  $O_2$  δεν αυξάνεται ακαριαία σε μια τιμή κατάστασης σταθεροποίησης σημαίνει ότι οι αναερόβιες πηγές ενέργειας συμβάλλουν στη συνολική παραγωγή ATP στην αρχή της άσκησης. Πράγματι, πολλά στοιχεία δείχνουν ότι κατά την έναρξη της άσκησης το σύστημα ATP-PC είναι η πρώτη ενεργή βιοενεργειακή οδός, ακολουθούμενη από τη γλυκόλυση και, τέλος, την παραγωγή αερόβιας ενέργειας (4, 17, 41, 73, 104). Αυτό φαίνεται στην *Εικόνα 4.2(α)*, στο οποίο η συγκέντρωση του PC στους μύες πέφτει δραματικά κατά τη διάρκεια μιας περιόδου άσκησης 3 λεπτών. Η *Εικόνα 4.2(β)* δείχνει ότι η παραγωγή ATP από PC ήταν η υψηλότερη στο πρώτο λεπτό της άσκησης και μειώθηκε ύστερα από αυτό, εν μέρει λόγω της συστηματικής μείωσης αποθήκευσης PC. Η *Εικόνα 4.2(γ)* δείχνει ότι η γλυκόλυση συνέβαλε επίσης στο ATP κατά το πρώτο λεπτό της άσκησης και αυξήθηκε κατά το δεύτερο λεπτό (10). Η αποτελεσματικότητα αυτών των δύο αναερόβιων συστημάτων στα πρώτα λεπτά της άσκησης είναι τέτοια που τα επίπεδα ATP στους μύες είναι σχεδόν αμετάβλητα, παρ' όλο που το ATP χρησιμοποιείται με πολύ υψηλότερο ρυθμό (120). Ωστόσο, καθώς επιτυγχάνεται η κατανάλωση  $O_2$  κατάστασης σταθεροποίησης, η απαίτηση ATP του



**Εικόνα 4.1** Η χρονική πορεία της ταχύτητας (α), του ρυθμού χρήσης του ATP (β) και της πρόσληψης οξυγόνου ( $\dot{V}O_2$ ) (γ) κατά τη μετάβαση από την ηρεμία στην υπομέγιστη άσκηση.

σώματος ικανοποιείται μέσω αερόβιου μεταβολισμού, υποδεικνύοντας ότι το ATP παράγεται αερόβια με τον ίδιο ρυθμό που χρησιμοποιείται. Το κύριο σημείο που πρέπει να τονιστεί σχετικά με τη βιοενεργειακή των



**Εικόνα 4.2** Η Εικόνα (α) δείχνει την ταχεία μεταβολή της συγκέντρωσης της φωσφοκρεατίνης (PCr) στους μύες κατά τη διάρκεια μιας περιόδου άσκησης 3 λεπτών. Οι εικόνες (β) και (γ) δείχνουν τον ρυθμό παραγωγής ATP κατά τη διάρκεια αυτής της περιόδου των 3 λεπτών από την PCr και τη γλυκόλυση, αντιστοίχως.

μεταβάσεων ηρεμίας σε άσκηση είναι ότι εμπλέκονται διάφορα ενεργειακά συστήματα. Με άλλα λόγια, η ενέργεια που απαιτείται για την άσκηση δεν παρέχεται με την απλή ενεργοποίηση μιας μόνο βιοενεργειακής οδού, αλλά μάλλον από τη συμβολή πολλών μεταβολικών συστημάτων που λειτουργούν με σημαντική αλληλεπικάλυψη. Ο όρος **έλλειμμα οξυγόνου** ισχύει για την καθυστέρηση στην πρόσληψη οξυγόνου στην αρχή της άσκησης. Συγκεκριμένα, το έλλειμμα οξυγόνου ορίζεται ως η διαφορά μεταξύ της πρόσληψης οξυγόνου στα πρώτα λεπτά της άσκησης και μίας ίσης

χρονικά περιόδου στην οποία όμως έχει επιτευχθεί σταθεροποίηση (90, 97). Κατά τη διάρκεια αυτής της περιόδου, μεγάλο μέρος του ATP παρέχεται αναερόβια (σύστημα ATP-PC και γλυκόλυση) καθώς η αερόβια παραγωγή ATP είναι ανεπαρκής μέχρις ότου η πρόσληψη οξυγόνου φτάσει σε κατάσταση σταθεροποίησης. Αυτό αναπαρίσταται ως το διαγραμματισμένο τμήμα στα αριστερά της *Εικόνας 4.1(γ)*. Τι προκαλεί αυτήν την καθυστέρηση στην πρόσληψη οξυγόνου κατά την

έναρξη της άσκησης; Οφείλεται σε ανεπαρκή παροχή οξυγόνου στον μυ ή είναι αποτυχία της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης να αυξηθεί αμέσως όταν αρχίζει η άσκηση (82); Ο Δρ Bruce Gladden απαντά σε αυτές τις ερωτήσεις στο *Ρωτήστε τον ειδικό 4.1*.

Οι γυμνασμένοι ενήλικοι (64, 99) και οι έφηβοι (88) φτάνουν στη κατάσταση σταθεροποίησης  $\dot{V}O_2$  ταχύτερα από τα αγύμναστα άτομα, με αποτέλεσμα το μικρότερο έλλειμμα οξυγόνου. Ποια είναι η εξή-



## ΡΩΤΗΣΤΕ ΤΟΝ ΕΙΔΙΚΟ 4.1

### Κινητική πρόσληψη οξυγόνου κατά την έναρξη της άσκησης συνεχούς ρυθμού: Ερωτήσεις και απαντήσεις με τον Δρ Bruce Gladden



Bruce Gladden

Ο **Bruce Gladden, Ph.D.**, καθηγητής στη Σχολή Κινησιολογίας στο Πανεπιστήμιο του Όμπερν, είναι ένας διεθνώς γνωστός ειδικός στον μεταβολισμό των μυών κατά τη διάρκεια της άσκησης. Η έρευνα του Δρ Gladden έχει αντιμετωπίσει σημαντικά

ερωτήματα σχετικά με εκείνους τους παράγοντες που ρυθμίζουν την κατανάλωση οξυγόνου στους σκελετικούς μύες κατά τη διάρκεια της άσκησης. Παραδείγματα του έργου του Δρ Gladden μπορούν να βρεθούν σε έγκριτα διεθνή περιοδικά Φυσιολογίας. Γί' αυτόν τον λόγο, ο Δρ Gladden απαντά σε ερωτήσεις σχετικά με τη χρονική πορεία της κατανάλωσης οξυγόνου κατά την έναρξη της υπομέγιστης άσκησης.

**ΕΡΩΤΗΣΗ:** Τι είναι τόσο σημαντικό για την απόκριση κατανάλωσης οξυγόνου κατά την έναρξη της υπομέγιστης άσκησης συνεχούς ρυθμού;

**ΑΠΑΝΤΗΣΗ:** Πρώτον, είναι σημαντικό να συνειδητοποιήσουμε ότι η κατανάλωση  $O_2$  είναι ένας αξιόπιστος δείκτης της ενέργειας που παρέχεται από την οξειδωτική φωσφορυλίωση (δηλαδή, το οξειδωτικό ή αερόβιο ενεργειακό σύστημα). Το γεγονός ότι υπάρχει «υστέρηση» ή καθυστέρηση προτού η κατανάλωση οξυγόνου αυξηθεί σε επίπεδο κατάστασης σταθεροποίησης μας λέει ότι ο αερόβιος μεταβολισμός (δηλαδή, η οξειδωτική φωσφορυλίωση στα μιτοχόνδρια) δεν ενεργοποιείται πλήρως κατά την έναρξη της άσκησης. Η σημασία αυτής της απόκρισης είναι ότι μπορεί να παρέχει πληροφορίες σχετικά με τον έλεγχο ή τη ρύθμιση της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης. Επιπλέον, αυτή η καθυστερημένη απόκριση

μας λέει ότι τα αναερόβια ενεργειακά συστήματα πρέπει επίσης να ενεργοποιηθούν για να παρέχουν την απαιτούμενη ενέργεια στην αρχή της άσκησης, δηλαδή, υπάρχει έλλειμμα οξυγόνου.

**ΕΡΩΤΗΣΗ:** Γιατί η οξειδωτική φωσφορυλίωση δεν ενεργοποιείται πλήρως ακαριαία κατά την έναρξη της άσκησης;

**ΑΠΑΝΤΗΣΗ:** Ιστορικά, έχουν προσφερθεί δύο εναλλακτικές υποθέσεις. Πρώτον, έχει προταθεί ότι υπάρχει ανεπαρκής παροχή οξυγόνου στους συστέλλοντες μύες κατά την έναρξη της άσκησης. Αυτό σημαίνει ότι τουλάχιστον σε ορισμένα μιτοχόνδρια, τουλάχιστον μερικές φορές, μπορεί να μην υπάρχουν διαθέσιμα μόρια οξυγόνου για να δεχθούν ηλεκτρόνια στο τέλος των αλυσίδων μεταφοράς ηλεκτρονίων. Είναι σαφές ότι, εάν αυτό είναι σωστό, ο ρυθμός οξειδωτικής φωσφορυλίωσης, και επομένως η κατανάλωση οξυγόνου σε ολόκληρο το σώμα, θα περιοριστούν. Η δεύτερη υπόθεση υποστηρίζει ότι υπάρχει καθυστέρηση επειδή τα ερεθίσματα για οξειδωτική φωσφορυλίωση απαιτούν κάποιον χρόνο για να φτάσουν στα τελικά τους επίπεδα και να έχουν τα πλήρη αποτελέσματά τους για μια δεδομένη ένταση άσκησης. Όπως συζητήθηκε στο *Κεφάλαιο 3*, η αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων διεγείρεται από ADP και  $P_i$  (π.χ., *Πίνακας 3.3*). Λίγο μετά την έναρξη της άσκησης, οι συγκεντρώσεις των ADP και  $P_i$  είναι μόλις πάνω από τα επίπεδα ηρεμίας, επειδή η συγκέντρωση ATP διατηρείται από την αντίδραση της κρεατινικής κινάσης ( $PC + ADP \rightarrow ATP + C$ ) και την επιταχυνόμενη γλυκόλυση (με συσσώρευση γαλακτικού). Ωστόσο, οι συγκεντρώσεις των ADP και  $P_i$  θα συνεχίσουν να αυξάνονται καθώς το PC διασπάται, παρέχοντας σταδιακά πρόσθετη διέγερση για

να «ενεργοποιηθεί» την οξειδωτική φωσφορυλίωση μέχρις ότου αυτή η αερόβια οδός παρέχει ουσιαστικά το 100% των ενεργειακών απαιτήσεων της άσκησης. Το βασικό σημείο είναι ότι αυτοί οι διεγέρτες του οξειδωτικού ρυθμού φωσφορυλίωσης δεν αυξάνονται στιγμιαία από τις συγκεντρώσεις ηρεμίας στα επίπεδα συγκέντρωσης κατάστασης σταθεροποίησης. Αυτό μερικές φορές αναφέρεται ως η «αδράνεια του μεταβολισμού».

**ΕΡΩΤΗΣΗ:** Ποια από τις δύο υποθέσεις είναι σωστή;

**ΑΠΑΝΤΗΣΗ:** Αυτή είναι μια δύσκολη ερώτηση, επειδή οι δύο υποθέσεις δεν αλληλοαποκλείονται. Η έρευνά μου με πολλούς συναδέλφους (ειδικά τους δόκτορες Bruno Grassi, Mike Hogan και Harry Rossiter) υποστηρίζει τη δεύτερη υπόθεση (δηλαδή, «βραδύτητα» στα ερεθίσματα που απαιτούνται για την πλήρη ενεργοποίηση της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης). Συγκεκριμένα, υπάρχουν ενδείξεις για σημαντικό ρόλο της αντίδρασης της κρεατινικής κινάσης στην «προσωρινή αποθήκευση» μερικών από τα πιο σημαντικά σήματα (π.χ., συγκέντρωση ADP) για την ενεργοποίηση της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης. Παρ' όλα αυτά, ο περιορισμός της παροχής οξυγόνου μπορεί επίσης να διαδραματίσει ρόλο, έναν ρόλο που πιθανότατα γίνεται πιο σημαντικός σε υψηλότερες εντάσεις άσκησης. Κανένας από τους πιθανούς ρυθμιστές ή ελεγκτές οξειδωτικής φωσφορυλίωσης δεν πρέπει να εξετάζεται ξεχωριστά. Όλοι τους αλληλεπιδρούν μεταξύ τους για να παρέχουν το συνολικό ερέθισμα για την οξειδωτική φωσφορυλίωση υπό οποιαδήποτε δεδομένη συνθήκη άσκησης.

γηση γι' αυτήν τη διαφορά; Φαίνεται πιθανό ότι τα προπονημένα άτομα έχουν μια καλύτερα ανεπτυγμένη αερόβια βιοενεργειακή ικανότητα, που προκύπτει είτε από καρδιαγγειακές είτε από μυϊκές προσαρμογές που προκαλούνται από την προπόνηση αντοχής (33, 64, 97, 99). Πρακτικά μιλώντας, αυτό σημαίνει ότι η αερόβια παραγωγή ATP είναι ενεργή νωρίτερα στην αρχή της άσκησης και έχει ως αποτέλεσμα λιγότερη παραγωγή γαλακτικού και  $H^+$  στο γυμνασμένο άτομο σε σύγκριση με το αγύμναστο άτομο. Το *Κεφάλαιο 13* παρέχει μια λεπτομερή ανάλυση αυτής της προσαρμογής στην άσκηση.

## ΣΥΝΟΠΤΙΚΑ

- Κατά τη μετάβαση από την ηρεμία στη χαμηλή ή μέτρια ένταση άσκησης, η πρόσληψη οξυγόνου αυξάνεται ραγδαία, φτάνοντας γενικά σε κατάσταση σταθεροποίησης μέσα σε 1 έως 4 λεπτά.
- Ο όρος *έλλειμμα οξυγόνου* αναφέρεται στην υστέρηση στην πρόσληψη οξυγόνου κατά την έναρξη της άσκησης.
- Η αποτυχία της πρόσληψης οξυγόνου να αυξηθεί αμέσως στην αρχή της άσκησης σημαίνει ότι οι αναερόβιες οδοί συμβάλλουν στη συνολική παραγωγή ATP νωρίς στην άσκηση. Αφού επιτευχθεί μια κατάσταση σταθεροποίησης, η απαίτηση ATP του σώματος ικανοποιείται μέσω του αερόβιου μεταβολισμού.

## ΑΝΑΝΗΨΗ ΑΠΟ ΤΗΝ ΑΣΚΗΣΗ: ΜΕΤΑΒΟΛΙΚΕΣ ΑΠΟΚΡΙΣΕΙΣ

Εάν ένα άτομο τρέχει στον διάδρομο με ταχύτητα που μπορεί να διατηρηθεί με άνεση για 20 ή 30 λεπτά και στη συνέχεια εξέλθει του εργοδιαδρόμου και σταθεί, ο μεταβολικός ρυθμός ( $\dot{V}O_2$ ) δεν πέφτει ακαριαία από την τιμή κατάστασης σταθεροποίησης που μετράται κατά τη διάρκεια της άσκησης στην τιμή ηρεμίας  $\dot{V}O_2$  που συσχετίζεται με τη στάση δίπλα στον διάδρομο. Ο μεταβολικός ρυθμός παραμένει αυξημένος για αρκετά λεπτά αμέσως μετά την άσκηση. Αυτό φαίνεται στην *Εικόνα 4.3(α)*, με μια κατάσταση σταθεροποίησης  $\dot{V}O_2$  να επιτυγχάνεται μέχρι το τρίτο λεπτό της υπομέγιστης άσκησης και την πρόσληψη οξυγόνου να επιστρέφει στα επίπεδα ηρεμίας κατά 5 λεπτά μετά την άσκηση. Αυτό σημαίνει ότι, για αρκετά λεπτά μετά την άσκηση, η πρόσληψη οξυγόνου είναι πάνω από το επίπεδο που απαιτείται για την κάλυψη των απαιτήσεων της ορθοστασίας στον διάδρομο. Αντίθετα, η *Εικόνα 4.3(β)* δείχνει το άτομο να εκτελεί άσκηση μη σταθερής επιβάρυνσης που μπορεί να διατηρηθεί μόνο

για 6 λεπτά πριν από την εξάντληση. Αυτή η δοκιμασία ορίζεται σε ένταση που υπερβαίνει το υψηλότερο  $\dot{V}O_2$  που μπορεί να επιτύχει το άτομο ( $\dot{V}O_{2\max}$ ). Σε αυτήν την περίπτωση, το άτομο δεν μπορούσε να ανταποκριθεί στην απαίτηση οξυγόνου για την εργασία, όπως φαίνεται από το πολύ μεγαλύτερο έλλειμμα οξυγόνου, και το  $\dot{V}O_2$  του ατόμου εξακολουθεί να μην έχει επιστρέψει στο επίπεδο ηρεμίας κατά 14 λεπτά μετά την άσκηση. Σαφώς, το μέγεθος και η διάρκεια αυτού του αυξημένου μεταβολικού ρυθμού μετά την άσκηση επηρεάζονται από την ένταση της άσκησης (6, 53, 97). Ο λόγος ή οι λόγοι αυτού του ζητήματος θα συζητηθούν στη συνέχεια.

Ιστορικά, ο όρος *χρέος οξυγόνου* έχει εφαρμοστεί για να περιγράψει την αυξημένη πρόσληψη οξυγόνου (πάνω από τα επίπεδα ηρεμίας) έπειτα από άσκηση. Ο εξέχων Βρετανός φυσιολόγος A. V. Hill (65) χρησιμοποίησε για πρώτη φορά τον όρο χρέος  $O_2$  και αιτιολόγησε ότι η περίσσεια οξυγόνου που καταναλώθηκε (στην ηρεμία) μετά την άσκηση ήταν αντικατάσταση για το έλλειμμα  $O_2$  που προέκυψε κατά την έναρξη της άσκησης (βλ. *Μια αναδρομή στο παρελθόν – Σημαντικοί άνθρωποι της επιστήμης*). Τα στοιχεία που συλλέχθηκαν στις δεκαετίες του 1920 και του 1930 από τον Hill και άλλους ερευνητές στην Ευρώπη και στις Ηνωμένες Πολιτείες πρότειναν ότι το χρέος οξυγόνου θα μπορούσε να χωριστεί σε δύο τμήματα: το γρήγορο τμήμα αμέσως μετά την άσκηση (δηλαδή, περίπου 2–3 λεπτά μετά την άσκηση) και το αργό τμήμα, το οποίο παρέμεινε για περισσότερο από 30 λεπτά ύστερα από ορισμένους τύπους άσκησης. Το γρήγορο τμήμα αντιπροσωπεύεται από την απότομη μείωση της πρόσληψης οξυγόνου μετά την άσκηση και το αργό τμήμα αντιπροσωπεύεται από την αργή μείωση του  $O_2$  με την πάροδο του χρόνου μετά την άσκηση [*Εικόνα 4.3(α)* και (β)]. Το σκεπτικό για τις δύο κατηγορίες του χρέους  $O_2$  βασίστηκε στην πεποίθηση ότι το γρήγορο τμήμα του χρέους  $O_2$  αντιπροσώπευε το οξυγόνο που απαιτείται για την εκ νέου σύνθεση αποθηκευμένων ATP και PC και την αντικατάσταση των αποθεμάτων ιστών του  $O_2$  (~20% του χρέους  $O_2$ ), ενώ το αργό τμήμα του χρέους ήταν λόγω της οξειδωτικής μετατροπής του γαλακτικού σε γλυκόζη στο ήπαρ (~80% του χρέους  $O_2$ ).

Σε αντίθεση με προηγούμενες πεποιθήσεις, τα τρέχοντα στοιχεία δείχνουν ότι μόνο περίπου το 20% του χρέους οξυγόνου χρησιμοποιείται για τη μετατροπή του γαλακτικού που παράγεται κατά τη διάρκεια της άσκησης σε γλυκόζη (η διαδικασία της σύνθεσης γλυκόζης από μη καρβοϋδρικές πηγές ονομάζεται *γλυκονεογένεση*) (14, 17). Αρκετοί ερευνητές έχουν υποστηρίξει ότι ο όρος *χρέος οξυγόνου* πρέπει να εξαλειφθεί από τη βιβλιογραφία, επειδή η αυξημένη κατανάλωση οξυγόνου μετά την άσκηση δεν οφείλεται κυρίως στον