

# Energética de la contracción muscular en el régimen de operación ecológico

M.H. Ramírez Díaz

*Departamento de Fomento a la Investigación Educativa, CFIE-IPN,  
Unidad profesional “Adolfo López Mateos”, Av. Wilfrido Massieu s/n, esq. Av. Luis Enrique Erro, Zacatenco,  
Deleg. Gustavo A. Madero, México, D.F. 07738*

Recibido el 14 de junio de 2007; aceptado el 25 de septiembre de 2007

En el presente trabajo se estudia la contracción muscular utilizando como herramienta teórica la termodinámica irreversible lineal y llamado régimen de operación ecológico. De los resultados obtenidos se concluye que el régimen de operación ecológico no representa un buen compromiso entre potencia y eficiencia del músculo. Esto sugiere que el régimen de operación ecológico no es una buena herramienta para modelar la energética muscular.

*Descriptor:* Función ecológica; relaciones fenomenológicas; termodinámica irreversible de primer orden.

In this work muscular contraction is studied using linear irreversible thermodynamics and the ecological regime of operation as a theoretical frameworks. From the results obtained, it is concluded that the ecological regime of operation does not represent a good approach between potency and the efficiency of the muscle. This suggests that the ecological regime of operation is not a good theoretical framework to model the muscular energy.

*Keywords:* Ecological regime; linear irreversible thermodynamics; phenomenological relations.

PACS: 8719.Ff

## 1. Introducción

Si consideramos un sistema en estado estable consistente de dos procesos acoplados con flujos generalizados  $J_1, J_2$  y sus correspondientes fuerzas  $X_1, X_2$ , la tasa de producción de entropía estará dada por la ecuación [2]

$$\sigma = J_1 X_1 + J_2 X_2.$$

Sin pérdida de generalidad podemos elegir  $J_1 X_1 < 0$  como el proceso manejado y  $J_2 X_2 > 0$  como el proceso conductor. De acuerdo con la segunda ley de la termodinámica se tiene,  $J_1 X_1 + J_2 X_2 > 0$ . En lo que sigue, consideraremos  $X_2$  constante, ya que en muchos sistemas biológicos éste parece ser el caso [2]. Por otro lado, la potencia de salida  $P$  y eficiencia  $\eta$  para convertidores de energía trabajando en estado estacionario, a presión y temperatura constante, son

$$P = -T J_1 X_1$$

y

$$\eta = -\frac{J_1 X_1}{J_2 X_2}.$$

Con las definiciones anteriores es posible estudiar regímenes óptimos como aquellos en los cuales se maximiza la potencia de salida o se minimiza la producción de entropía. El régimen de mínima producción de entropía requiere que  $J_1$  sea cero [2], así que de las ecuaciones anteriores su potencia de salida también será cero, lo cual hace que sea inútil en algunos casos. El régimen de máxima potencia por el contrario produce una gran cantidad de entropía y tiene poca eficiencia. Para que un sistema biológico sea saludable en el sentido darwiniano se requiere no solamente una potencia elevada, sino también una alta eficiencia, una baja producción

de entropía y una baja tasa de consumo de energía, requerimientos que no son satisfechos por ninguno de los regímenes anteriores. Entonces para tener un régimen que satisfaga todos estos requerimientos, y en particular tenga un buen compromiso entre alta potencia de salida y baja producción de entropía, se puede analizar el llamado régimen ecológico, en el cual maximizaremos la función ecológica  $E$  definida como [4]

$$E = P - T\sigma.$$

Aunque la función  $E$  no es necesariamente la única que puede ir en esa dirección.

Por otro lado, para convertidores de energía lineales, las relaciones entre flujos y fuerzas generalizados o relaciones fenomenológicas se dan como sigue [6]:

$$J_i = \sum_{j=1}^2 L_{ij} X_j, \quad i = 1, 2.$$

Los coeficientes  $L_{ij}$  reciben el nombre de coeficientes fenomenológicos.

Por el teorema de Onsager  $L_{ij} = L_{ji}$ , que al sustituir en las relaciones fenomenológicas lleva a que las ecuaciones para  $\sigma, P, \eta$  y  $E$  tomen la siguiente forma [2]:

$$\sigma = L_{22} X_2^2 [(1 - q^2) + q^2(1 - x)^2],$$

$$P = T L_{22} X_2^2 q^2 x(1 - x),$$

$$\eta = -\frac{q^2 x(1 - x)}{1 - q^2 x},$$

y

$$E = -T L_{22} X_2^2 [q^2(1 - x)(2x - 1) - (1 - q^2)]$$

donde

$$q^2 = \frac{L_{12}^2}{L_{11}L_{12}}$$

se conoce como coeficiente de acoplamiento y,  $x = X_1/X_1^0$  y  $X_1^0 = -(L_{12}/L_{11})X_2$  es el valor de la fuerza manejada para la cual  $J_1 = 0$ . El coeficiente  $q$  satisface que  $0 \leq q \leq 1$  y mide el grado de acoplamiento entre el proceso manejado y el proceso manejador.

## 2. Régimen de operación ecológico para la contracción muscular

La contracción muscular es un proceso biológico convertidor de energía. En 1938, Hill realizó experimentos mecánicos y calorimétricos con músculos de rana obteniendo relaciones experimentales entre el flujo de calor producido por el músculo y su velocidad de contracción por un lado, y para el flujo de calor, la fuerza ejercida por el músculo y la potencia muscular por otro. A partir de estas dos relaciones se obtiene la llamada relación fuerza velocidad de Hill, dada por [1]

$$V = V_{\text{máx}} \frac{a}{F^0} \frac{F^0 - F}{F + a},$$

donde  $F^0$  es la máxima fuerza muscular posible,  $V_{\text{máx}}$  la máxima velocidad de acortamiento y  $a$  un parámetro ajustable. A partir de la expresión anterior, el músculo se puede analizar como un convertidor de energía, y siguiendo el formalismo de Santillán, Angulo y Arias [2], se pueden equiparar los flujos y fuerzas generalizados con la velocidad de contracción y la fuerza ejercida por el músculo, respectivamente.

Por otro lado, para utilizar la técnica de la termodinámica irreversible lineal, es necesario identificar los procesos conductor y manejado, así como sus correpondientes flujos y fuerzas generalizados; en este caso el proceso manejado es la hidrólisis de ATP con  $-\Delta G/T$  como fuerza generalizada ( $\Delta G$  es el cambio en la energía libre de la reacción) y la velocidad de la reacción  $v$  como el flujo generalizado. El proceso manejado es la contracción muscular en sí misma, su fuerza generalizada es  $-F/T$  ( $F$  es la fuerza ejercida por el músculo) y su flujo generalizado es la velocidad de contracción  $V$ .

Santillán y Angulo [1] encontraron relaciones fenomenológicas que satisfacen las relaciones experimentales de Hill, desarrollando expresiones para la potencia, eficiencia y la tasa de producción de entropía. Con estas nuevas relaciones, Santillán analizó [3] diferentes regímenes de trabajo óptimos, además normalizó estas expresiones para eliminar los efectos de la fuerza máxima y la velocidad máxima obteniendo finalmente [3]

$$p = \alpha x \frac{1-x}{\alpha+x},$$

y

$$\eta = \frac{\alpha x \frac{1-x}{\alpha+x}}{s^0 + \alpha(1-x)},$$

donde  $p$  es la potencia normalizada,  $\eta$  la eficiencia normalizada,  $x$  la fuerza normalizada,  $s^0$  mide la entropía residual producida, que se ha medido experimentalmente y  $\alpha$  un parámetro de ajuste que también se ha medido experimentalmente y determina el compromiso entre potencia y eficiencia. La potencia normalizada está acotada por  $0 \leq p \leq 0.25$ , siendo el valor máximo alcanzado en el límite  $\alpha \rightarrow \infty$ .

Analizando el compromiso entre potencia y eficiencia a partir de las ecuaciones anteriores se ve claramente que mientras la potencia aumenta la eficiencia tiende a disminuir y viceversa, en este sentido resulta interesante buscar una relación en la cual tuviéramos un buen compromiso entre potencia y eficiencia. Como se mencionó anteriormente se propone que esta función sea la función ecológica, la cual, siguiendo el mismo formalismo de Santillán, se puede normalizar tomando la siguiente forma:

$$e = \left( \frac{2\eta - 1}{\eta} \right) p,$$

en donde, si evaluamos las expresiones para potencia y eficiencia normalizada, se obtiene

$$e = -\frac{\alpha x^2 - \alpha^2 x - \alpha x + \alpha s^0 + x s^0 + \alpha^2}{\alpha + x}. \quad (1)$$

En esta expresión se ve que al igual que para la potencia y la eficiencia, la función ecológica depende de la fuerza ejercida por el músculo  $x$  y los parámetros  $\alpha$  y  $s^0$ . Pensando en términos de optimización, se puede concluir que la fuerza  $x$  no es un parámetro que determine el modo de operar del músculo, dado que todos los músculos trabajan sobre un amplio intervalo de fuerzas. Así que para estudiar las propiedades energéticas del diseño del músculo, las mismas cantidades promediadas sobre el intervalo  $0 \leq x \leq 1$  son más adecuadas. De esta manera, siguiendo a Santillán [3], se puede definir la función ecológica promedio  $e_{\text{avg}}(\alpha)$  como

$$e_{\text{avg}}(\alpha) = \int_0^1 e_{\text{avg}}(\alpha, s^0, x) dx,$$

por lo tanto,

$$e_{\text{avg}}(\alpha) = 2\alpha^2 + \frac{1}{2}\alpha - s^0 - 2\alpha^2 \ln(1 + \alpha) - 2\alpha^3 \ln(1 + \alpha) + 2\alpha^2 \ln \alpha + 2\alpha^3 \ln \alpha. \quad (2)$$

Bajo la suposición de que en todos los músculos  $\alpha = (s^0)^{1/2}$ , como en la Ref. 3, la función ecológica promedio se puede convertir en una función de un solo parámetro, se elige a  $\alpha$ , dado que hay más valores experimentales reportados, entonces la Ec.(2) se convierte en

$$e_{\text{avg}}(\alpha) = \alpha^2 + \frac{1}{2}\alpha - 2\alpha^2 \ln(1 + \alpha) - 2\alpha^3 \ln(1 + \alpha) + 2\alpha^2 \ln \alpha + 2\alpha^3 \ln \alpha, \quad (3)$$

cuya gráfica se muestra en la Fig. 1.

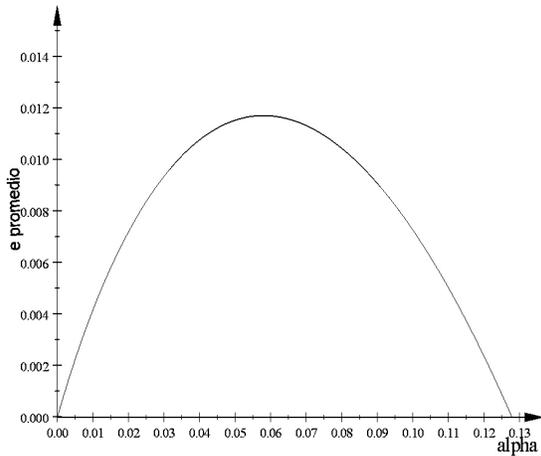


FIGURA 1. Gráfica de la función ecológica normalizada promedio contra alpha.

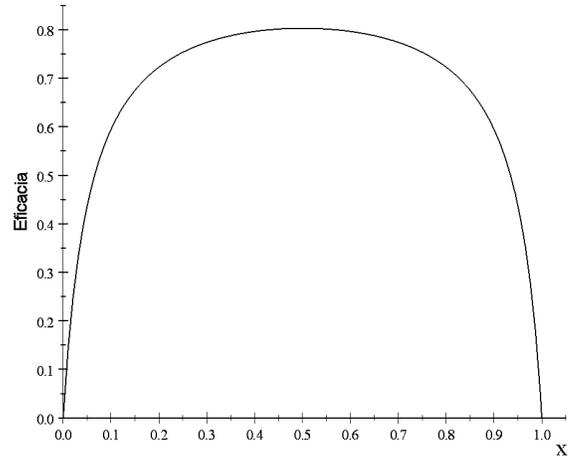


FIGURA 3. Gráfica de la eficiencia normalizada promedio contra la fuerza normalizada promedio cuando alpha es 0.058.

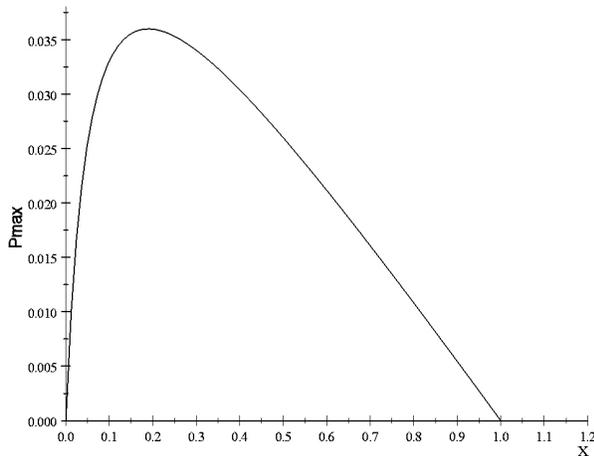


FIGURA 2. Gráfica de la potencia normalizada contra la fuerza normalizada cuando alpha es igual a 0.058 (valor que maximiza la función ecológica).

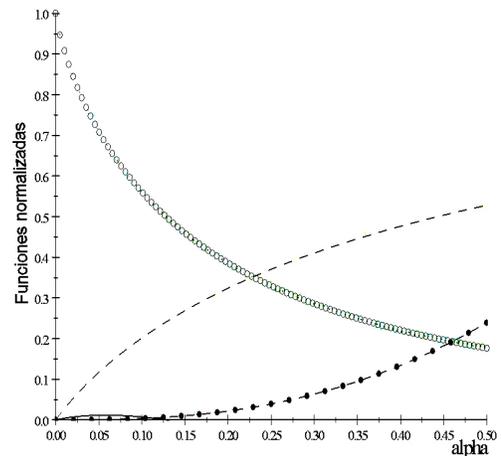


FIGURA 4. Gráfica de la función ecológica (negro), 6 veces la potencia (azul), eficiencia (verde) y tasa de producción de entropía (rojo) contra alpha.

De la gráfica anterior se observa que hay un valor  $\alpha$  para el cual la función ecológica se maximiza, éste es  $\alpha \approx 0.058$ .

Santillán y Angulo [1] afirmaron que el parámetro  $\alpha$  determina el compromiso entre potencia y eficiencia alcanzado por el músculo; y el compromiso óptimo dependerá de los requerimientos de cada músculo. Así que es interesante conocer los valores que toman tanto la eficiencia como la potencia promedio para el valor de  $\alpha \approx 0.058$  que maximiza la función ecológica. Así, para la potencia normalizada se tiene

$$p = 0.058x \frac{1 - x}{0.058 + x},$$

cuya gráfica se muestra en la Fig. 2.

Análogamente se obtiene la eficiencia normalizada promedio

$$\eta = 0.058x \frac{1 - x}{(0.058 + x)(0.061364 - 0.058x)},$$

cuya gráfica se muestra en la Fig. 3.

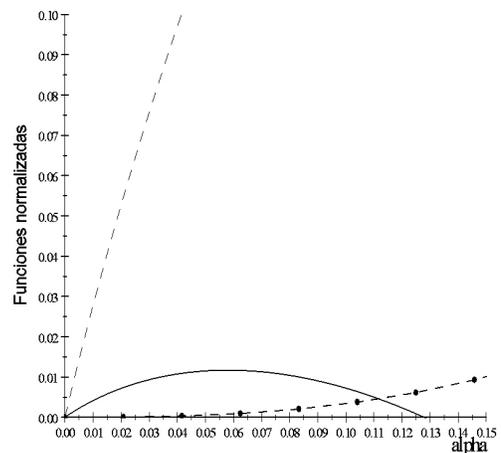


FIGURA 5. Gráfica de la función ecológica (negro), 6 veces la potencia (azul), eficiencia (verde) y tasa de producción de entropía (rojo) contra alpha.

### 3. Interpretación del régimen ecológico en la contracción muscular

Al igual que en el caso de la función ecológica, se observa de las gráficas anteriores que se tienen valores máximos tanto para la potencia como para la eficiencia. En particular, se observa de la gráfica de la potencia que este máximo está en  $x \approx 0.21596$ ; es decir,  $p \approx 0.035847$  y aunque el valor de  $x$  disminuya no se logra aumentar en gran medida la eficiencia sacrificando la potencia. Por otro lado se observa que la máxima eficiencia que se puede lograr es  $\eta \approx 0.8$ .

De lo anterior se deduce que el régimen ecológico que se estudio, no representa un buen compromiso entre potencia y eficiencia, ya que aunque la eficiencia es muy alta, la potencia es demasiado pequeña como para poder representar un buen compromiso, no obstante, el compromiso óptimo dependerá de los requerimientos de cada músculo. En el caso de músculos con una baja demanda de potencia, éstos podrían optar por trabajar con eficiencias elevadas como es el caso de los músculos posturales, esto se conseguiría disminuyendo el valor del parámetro  $\alpha$ . Aquí cabría preguntarse, ¿que tanto puede disminuirse  $\alpha$ ? Para responder a esta pregunta observemos las siguientes gráficas donde se presentan la potencia, eficiencia, tasa de producción de entropía y función ecológica normalizadas y promediadas (en la Fig. 5 es más clara la

función ecológica con respecto a las otras funciones dependientes de  $\alpha$ ). Si partimos de valores elevados de  $\alpha$  y vamos disminuyendo este parámetro, no sólo la eficiencia aumenta y la potencia disminuye, si no que también mejora el compromiso entre alta potencia y baja producción de entropía.

Esto sucede solamente hasta el punto donde se maximiza la función ecológica ( $\alpha \approx 0.058$ ), a partir de este punto la eficiencia aumenta pero no en la misma proporción en la que la potencia disminuye, ya que ésta disminuye en mayor proporción; esto se ve reflejado también en la disminución del valor de la función ecológica, es decir, empeora el compromiso entre alta potencia y baja producción de entropía.

De lo anterior podemos responder a la pregunta anterior que el valor de  $\alpha \approx 0.058$  representa una cota inferior para el valor del parámetro  $\alpha$  en músculos de diferentes especies. Para corroborar lo anterior, observamos los valores de  $\alpha$  reportados por Josephson [5] y Santillán [3], en los cuales el valor más pequeño corresponde al músculo sartorio de tortuga, con  $\alpha = 0.072$ . Cabe mencionar que estos resultados avalarían la interpretación evolutiva dada por Santillán y Angulo [1], ya que el músculo sartorio es postural, además de que la tortuga es uno de los animales con metabolismo más lento; así pues sería de esperar que el parámetro  $\alpha$  de este músculo tome valores cercanos al mínimo como en efecto sucede.

- 
1. M. Santillán y F. Angulo-Brown, *J. theor. Biol.* **189** (1997) 391.
  2. M. Santillán, L.A. Arias-Hernandez y F. Angulo-Brown, *Il Nuovo Cimento D* **19** (1997) 99.
  3. M. Santillán, *J. Theor. Biol.* **199** (1999) 105.
  4. F. Angulo Brown, *J. Appl. Phys.* **69** (1991) 7465.
  5. R.K. Josephson, *Ann. Rev. Physiol.* **55** (1993) 527.
  6. S.R. Caplan y A. Essig, *Bioenergetics and Liner Nonequilibrium Thermodynamics the Steady State* (Harvard University Press, Cambridge MA, 1983).