

Atividade Física e Plasticidade da Musculatura Esquelética

Physical Activity and Plasticity of the Skeletal Musculature

José Eduardo P. W. Bicudo

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil

Contato do autor: jebicudo@usp.br

Resumo. A musculatura esquelética do ser humano contemporâneo, responsável por grande parte de suas atividades locomotoras, apresenta um desenho estrutural e um mecanismo básico comum resultante de um longo processo evolutivo. Entretanto, o tipo de atividade física realizada pode alterar esse padrão estrutural e funcional. Atletas que realizam treinamentos específicos de velocidade, força e resistência expressam fenótipos diferentes. Isto é, atletas que realizam provas esportivas de velocidade e força, como a prova dos 100 metros rasos e o arremesso de peso, respectivamente, apresentam predomínio de fibras de contração rápida, cujo metabolismo não depende do oxigênio (via glicolítica), enquanto atletas que realizam provas de longa duração (resistência), como a maratona, apresentam predomínio de fibras de contração lenta e dependentes do oxigênio (via oxidativa). Essas diferentes expressões da musculatura esquelética são conhecidas como plasticidade fenotípica, a qual ocorre tanto dentro de uma mesma espécie assim como, de modo mais amplo, entre espécies diferentes.

Palavras-chave. *Fibras musculares; Força; Plasticidade fenotípica; Resistência; Vias metabólicas.*

Abstract. The vertebrate skeletal musculature of contemporary humans, responsible for most of their locomotor activity, expresses a common basic structure and mechanism, which resulted from a long evolutionary process. However, the type of physical activity performed may alter these structural and functional patterns. Athletes engaged in different types of training such as velocity, force and endurance express different phenotypes. Athletes engaged in velocity and force sport modalities, like the 100 meters sprint and the shot put, respectively, show predominantly fast twitching muscle fibers, which function in the absence of oxygen (glycolytic pathway), whereas athletes engaging in long term (endurance) modalities, like the marathon, show predominantly slow twitching muscle fibers whose function depends on oxygen (oxidative pathway). These different muscle fiber expressions are known as phenotypic plasticity, which occurs both within the same species as well as among different species.

Keywords. *Endurance; Force; Metabolic pathways; Muscle fibers; Phenotypic plasticity.*

Recebido 22mar12

Aceito 20fev13

Publicado 15jan14

Introdução

Neste artigo, discutiremos alguns aspectos que envolvem a atividade física em seres humanos, tendo como pano de fundo aquilo que se conhece, hoje, sobre a estrutura geral da musculatura esquelética e o seu funcionamento no nível celular, integrando-os com outros níveis de organização biológica. Além disso, discutiremos aspectos evolutivos relacionados com a atividade física em seres humanos, fazendo comparações com outros grupos animais, e algo que certamente tem intrigado não só os investigadores, como também os interessados no desempenho humano nas mais diversas modalidades esportivas, isto é, até que ponto uma determinada modalidade de atividade física é capaz de alterar o padrão de expressão de fibras musculares específicas (Figura 1). Esta questão tem sido objeto de recentes investigações científicas, que demonstram que a musculatura esquelética, sob determinadas condições, apresenta um elevado grau de plasticidade.

Estrutura e Funcionamento da Musculatura Esquelética

As células que compõem o sistema muscular daqueles organismos que as possuem, as quais são responsáveis pela sua locomoção, resultaram de um longo processo evolutivo, culminando com o que hoje denominamos de musculatura esquelética, como é o caso dos seres humanos, por exemplo.

A musculatura esquelética é formada por células (ou fibras musculares) especializadas, cuja característica principal é a capacidade de se contrair ou relaxar. Tal condição é possível devido à existência, no interior dessas células, de proteínas especiais (actina e miosina), as quais são capazes de se acoplar e que, sob determinadas condições no interior das células musculares, deslizam uma sobre a outra, em sentidos opostos, resultando no encurtamento ou no relaxamento dessas células.

No processo de encurtamento da fibra muscular



Figura 1. Atletas que se dedicam a diferentes modalidades esportivas, resistência ou força, respectivamente, apresentam características físicas diferentes. Os primeiros, voltados para atividades que dependem da manutenção de potência elevada durante um longo período de tempo, são em geral, menos robustos e mais leves, enquanto os segundos, são mais robustos e mais pesados, já que realizam atividades que envolvem geração de força máxima em um curto período de tempo.

ocorre geração de força (tensão muscular), permitindo, portanto, que haja movimento. Para que essa força possa ser gerada, energia tem que fluir pelo sistema muscular. Nesse caso, a célula muscular disponibiliza moléculas de trifosfato de adenosina (ATP), cuja hidrólise (quebra) permite que energia (química) seja liberada, para geração de força (tensão). Na verdade, esse processo, no qual ATP é disponibilizado, ocorre em todas as células dos organismos. A diferença é que no caso da fibra muscular, há uma especialização por parte desta para a geração de força.

A estrutura geral da unidade de contração (ou relaxamento) da fibra muscular, denominada sarcômero, pode ser vista na Figura 2.

Em linhas gerais, a contração muscular ocorre quando um impulso nervoso é deflagrado, a partir de um estímulo externo, por exemplo. O impulso nervoso chega à fibra muscular, alterando a permeabilidade das membranas celulares, inclusive a permeabilidade de um sistema de cisternas existente na fibra muscular, denominado retículo sarcoplasmático, onde cálcio é armazenado. Cálcio é liberado para o citosol (matriz fluida que preenche o interior da fibra muscular), desencadeando uma série de reações químicas. Conforme o tipo de atividade física, seja de força ou de resistência, tais reações culminam, respectivamente, com a utilização de moléculas de ATP, e/ou fosfágenos (ver mais adiante no texto), disponíveis no citosol, ou na produção de ATP pelas mitocôndrias (organelas ce-

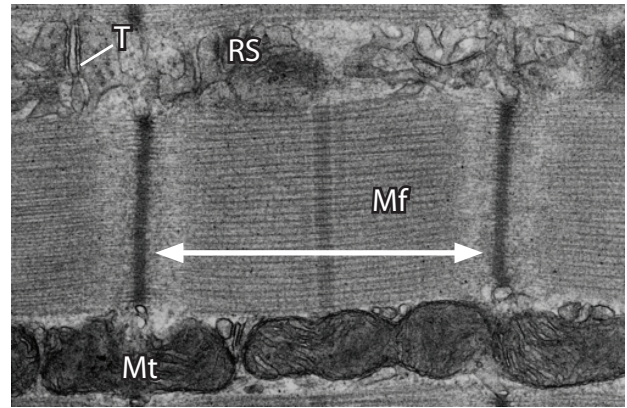


Figura 2. Micrografia eletrônica de transmissão de uma seção longitudinal de uma célula (fibra) muscular esquelética, mostrando um sarcômero (seta), o qual, na musculatura esquelética, encontra-se organizado em série. Ver detalhes no texto. (Micrografia eletrônica: cortesia de E. R. Weibel, Universidade de Berna, Suíça). Mf - Miofibrila; Mt - Mitocôndria; RS - Retículo Sarcoplasmático; T - túbulos T.

lulares especializadas na produção deste composto). Uma vez que o ATP esteja disponível no citosol, ocorre o acoplamento das proteínas actina e miosina (complexo acto-miosina; miofibrilas), resultando na geração de força e no encurtamento da fibra muscular. Quando o suprimento de ATP acaba, a fibra muscular não é mais capaz de gerar força. Cálcio é então seqüestrado pelo retículo sarcoplasmático, e lá permanece até que um novo impulso nervoso chegue à fibra muscular, quando então o ciclo recomeça. Para maiores detalhes sobre este tópico, consultar os livros de autoria de Huxley (1980) e Alberts et al. (1994), respectivamente.

Aspectos Evolutivos

Os hominídeos, de acordo com vários estudos realizados por paleontólogos, antropólogos, biólogos, ecólogos, fisiologistas e anatomistas, evoluíram a partir de um primata ancestral arborícola, que vivia nas florestas africanas e que se alimentava fundamentalmente de folhas, frutos e sementes, há aproximadamente 6 milhões de anos atrás. De um modo simplificado, pressões de seleção, competição entre os indivíduos e mudanças climáticas, no entanto, fizeram com que um subgrupo desses indivíduos “descesse” das árvores e começasse a explorar as planícies africanas, onde uma grande variedade de herbívoros se oferecia como potencial fonte de alimento. A vida na planície não era fácil, no entanto. A existência de predadores ferozes tornava a competição ainda mais acirrada. Refugiar-se em árvores isoladas ou se esconder não eram boas alternativas (Heinrich, 2001). Além de uma boa acuidade visual e a evolução de glândulas sudoríparas (Jablonski, 2010) nos hominídeos, as quais fornecem um sistema muito eficiente de refrigeração do corpo, importante quando da realização de atividades físicas prolongadas, a resistência física apresentada pelos nossos ancestrais parece ter contribuído para sua sobrevivência nesse cenário inóspito. Assim, para os nossos ancestrais primatas, correr atrás de presas por um longo período de tempo tornou-se

uma estratégia bem sucedida em busca de alimento. Os primeiros hominídeos bípedes não eram particularmente bons corredores, mas o comportamento social solidário compensava tal condição (Heinrich, 2001). Nas planícies africanas, mesmo predadores solitários se tornaram sociáveis para caçar. Os leões, em contraste com os outros felinos, constituem um excelente exemplo disso. A condição bípede nos hominídeos, embora do ponto de vista energético, seja mais custosa do que a condição quadrúpede (Bramble e Lieberman, 2004), permitiu, por exemplo, a liberação dos braços e mãos para outras tarefas importantes para a sua sobrevivência e sucesso. Entre estas, podemos mencionar a associação entre a condição bípede e a liberação dos membros superiores para carregar filhotes, observada em primatas, tópico extremamente importante também tratado no artigo “Bipedalismo: solução para carregar crianças, correlacionada com a redução de pelos”, neste volume.

Embora não tenha sido, até os dias de hoje, objeto de estudos sistemáticos em outras espécies de mamíferos, a corrida de resistência e de longas distâncias parece ser uma característica particular do ser humano (entre os primatas) e incomum entre os mamíferos quadrúpedes e outros carnívoros sociais, como cachorros e hienas (Bramble e Lieberman, 2004). Os nossos ancestrais eram, portanto, capazes de correr atrás de suas presas até cansá-las para daí, então, atacá-las. Não surpreende, portanto,

que o homem seja capaz de correr 42 km, a distância da maratona, sem parar. Guardamos até hoje essa habilidade dos nossos ancestrais (Lieberman e Bramble, 2007). Ao longo do tempo, fibras musculares específicas, que permitem contrações lentas e que conferem grande resistência durante a atividade física foram selecionadas, no homem. A porcentagem elevada de fibras musculares de contração lenta necessárias para corridas de resistência no ser humano parece ter-se originado a partir de uma nova mutação nula do gene ACTN3 (Yang et al., 2003). Especula-se que as diferenças encontradas nos diferentes grupos étnicos, alguns com indivíduos preferencialmente propensos a um melhor desempenho em provas de longa distância como a maratona e outros cujos indivíduos apresentam preferencialmente melhor desempenho em provas de velocidade e de curta duração como os 100 metros rasos, podem estar vinculadas a possíveis variações genéticas. A identificação dos genes (se é que eles existem) que determinam o sucesso em uma ou outra modalidade poderá estabelecer futuramente quais são os atributos fisiológicos e bioquímicos subjacentes.

Tipos de Atividade Física e Tipos de Fibras Musculares

As fibras musculares não são capazes apenas de conferir resistência física ao indivíduo, mas também força.

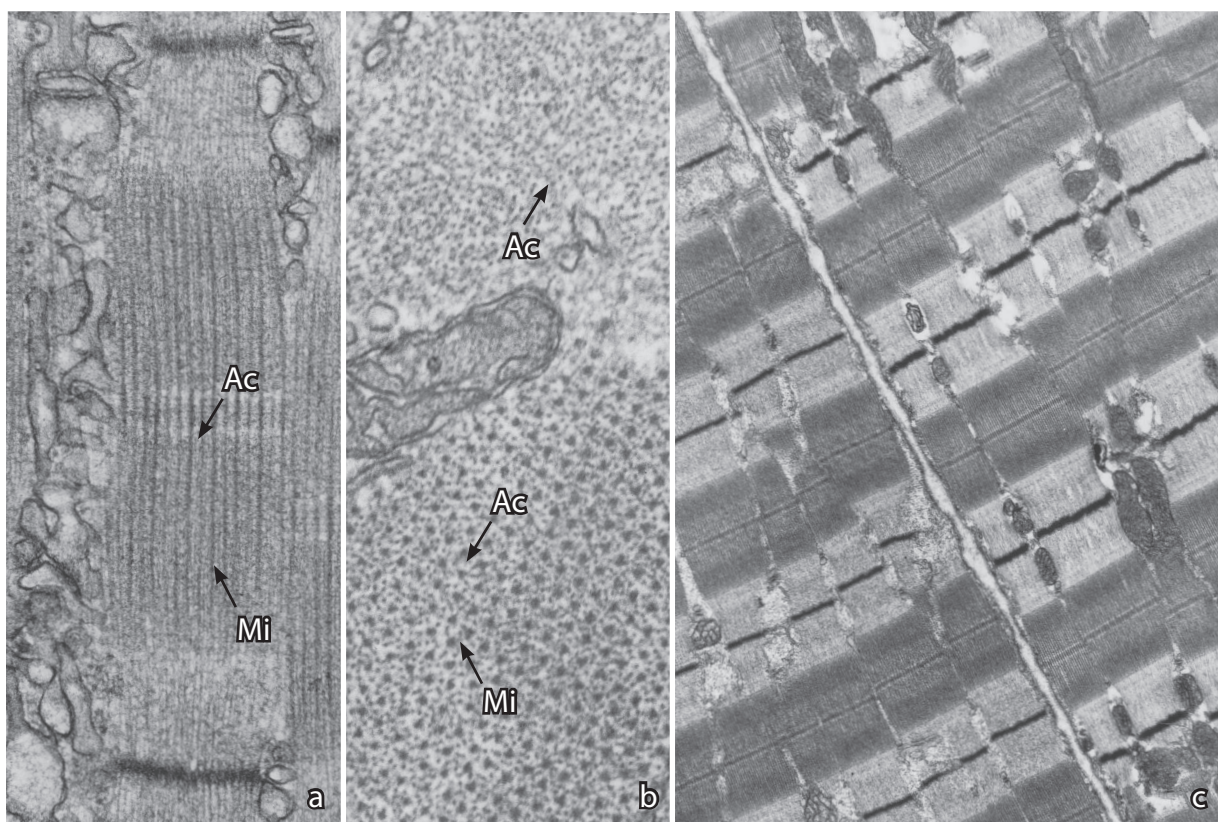


Figura 3. Micrografias eletrônicas de transmissão de uma secção longitudinal (a) e transversal (b) de uma célula (fibra) muscular esquelética, mostrando um sarcômero, no qual se observam os miofilamentos de miosina, filamentos mais eletrodensos (Mi), e de actina, filamentos menos eletrodensos (Ac). As fibras musculares de contração lenta expressam a isoforma de miosina do tipo I e as fibras de contração rápida expressam a isoforma do tipo IIa ou IIb. (c) Micrografia eletrônica de transmissão de uma secção longitudinal de uma célula (fibra) muscular, em aumento menor, mostrando a organização em série dos sarcômeros. Ver detalhes no texto. (Micrografias eletrônicas: cortesia de E. R. Weibel, Universidade de Berna, Suíça).

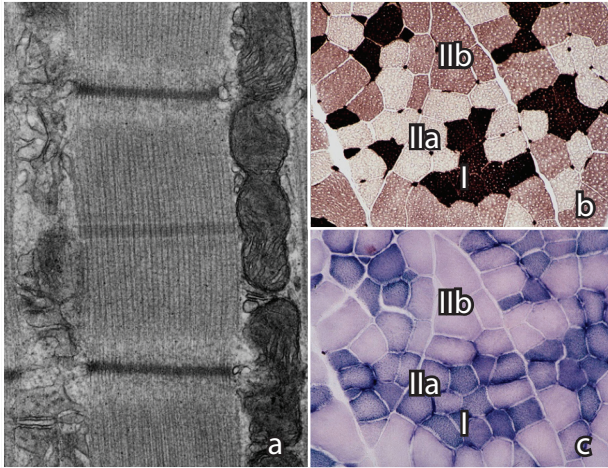


Figura 4. (a) Micrografia eletrônica de transmissão de uma secção longitudinal de uma célula (fibra) muscular, mostrando um sarcômero. Em (b) e (c) temos uma secção transversal de um músculo esquelético (microscopia de luz) para mostrar que quando a preparação é tratada com um corante marcador específico do metabolismo oxidativo (b) ou do metabolismo glicolítico (c) observa-se colorações de intensidades diferentes, associadas às diferentes fontes de energia, oxidativa ou glicolítica, junto aos diferentes tipos de fibras (I, IIa e IIb). Ver detalhes no texto. (Micrografias: cortesia de E. R. Weibel, Universidade de Berna, Suíça).

Várias tarefas que executamos dependem de força física, e várias modalidades esportivas estão voltadas para a realização de força muscular. Dentro desse contexto, exploraremos a seguir a importância de diferentes fibras musculares para a realização de atividades físicas de diferentes naturezas, como aquelas que envolvem resistência e força muscular, respectivamente.

Existem, de modo geral, três tipos diferentes de fibras musculares esqueléticas. Fibras de contração lenta, fibras mistas e fibras de contração rápida. As primeiras (fibras do tipo I) estão frequentemente associadas a atividades de resistência e de longa duração, como a maratona, por exemplo, a qual depende de um suprimento elevado e constante de oxigênio proveniente do meio externo para suprir a demanda de energia. As segundas são consideradas fibras de contração rápida (fibras do tipo IIa), porém as reações químicas responsáveis pelo fornecimento de energia (ATP) para essas fibras são de origens diferentes, tanto aquelas dependentes do oxigênio como as não dependentes desta substância; daí a denominação “mista”. Num indivíduo que realiza atividade física moderada, porém não é um atleta, o que se observa é a predominância de fibras do tipo IIa. As terceiras (fibras do tipo IIb) encontram-se associadas, em geral, a atividades de força e de curta duração, como, por exemplo, o arremesso de peso ou a corrida de 100 metros rasos, atividades estas que dependem da energia já disponível nas fibras musculares (Figuras 3 e 4).

Tanto do ponto de vista morfológico como funcional essas fibras são diferentes entre si, embora guardem a estrutura básica de uma fibra muscular esquelética, descrita anteriormente.

Por que essas fibras são diferentes entre si e por que se comportam de modos diversos?

Do ponto de vista morfológico, essas fibras musculares são diferentes entre si porque as moléculas de miosina que as compõem são diferentes (denominadas isoformas de miosina de cadeia pesada; Figuras 3 e 4), assim como a quantidade de células que as contêm varia em função do tipo de trabalho realizado pelo músculo esquelético. Do ponto de vista funcional, as vias metabólicas responsáveis pelo fornecimento de energia para a geração de potência (energia por unidade de tempo) nos diferentes tipos de células musculares são também diferentes.

No caso do arremesso de peso, por exemplo, cuja prova dura em torno de 5 segundos, moléculas de ATP e de fosfato de creatina, que já se encontram disponíveis no interior da célula muscular, sofrem hidrólise e fornecem de modo imediato energia para a realização da atividade física. O que se observa na musculatura dos braços e das pernas do arremessador de peso é uma predominância de fibras do tipo IIb. Por outro lado, em corredores da prova de 100 metros rasos, que dura ao redor de 10 segundos, ou nadadores da prova de 50 metros (por volta de 50 segundos), como exemplos, os músculos das pernas dos atletas que se dedicam a essas atividades também apresentam predominância de fibras do tipo IIb. Entretanto, nesses casos, além da hidrólise de ATP e de fosfato de creatina já disponíveis de modo imediato na célula muscular para a realização de trabalho, ocorre também a hidrólise “anae-

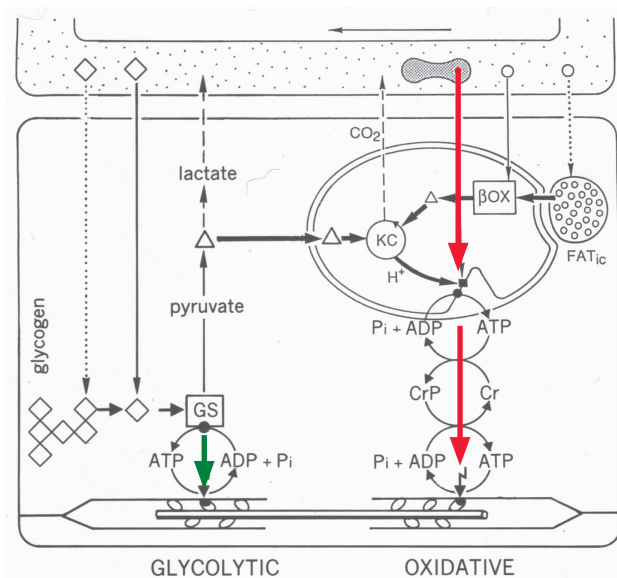


Figura 5. Representação esquemática de uma célula muscular mostrando as diferentes vias metabólicas responsáveis pela formação de moléculas de ATP. A via glicolítica (seta verde), associada à geração de potência nas atividades de força e velocidade, e a via oxidativa (setas vermelhas), dependente do oxigênio transportado pela corrente sanguínea, associada à geração de potência nas atividades de resistência. β OX (beta-oxidação), KC (ciclo de Krebs), GS (glicose sintase, uma fosfotransferase), Cr (creatina), CrP (fosfato de creatina), ADP (bifosfato de adenosina), ATP (trifosfato de adenosina), Pi (fósforo inorgânico). Ver detalhes no texto.

róbia” da glicose, permitindo desse modo o rápido fornecimento de energia para a realização de trabalho, já que essas atividades possuem um tempo de duração maior que aquele da prova de arremesso de peso. É importante ressaltar, no entanto, que em todas essas situações o oxigênio proveniente do ar atmosférico chega até as células musculares desses atletas, mas o tempo de duração dessas formas de atividade é muito curto para que as reações químicas responsáveis pelo fornecimento de energia, dependentes de oxigênio, possam ter efeito. Assim, é comum referir-se a essas atividades físicas como “anaeróbias”, isto é, não dependentes do oxigênio (Figura 5).

O indivíduo para realizar atividades físicas em geral necessita armazenar substrato energético em suas células. O glicogênio, principal polissacarídeo animal, é usualmente armazenado nas células do fígado e nas células musculares. A quebra deste polissacarídeo fornece moléculas de glicose, as quais se tornam disponíveis para o metabolismo celular. No caso das atividades “anaeróbias” de curta duração ou de força, mencionadas acima, a quebra de uma molécula de glicose gera apenas duas moléculas de ATP. Neste processo, lactato é gerado como produto final das reações químicas e a via metabólica responsável é denominada “via glicolítica”. No caso de atividades físicas de resistência e de longa duração, como a maratona (ou provas longas de ciclismo), o constante suprimento de oxigênio é fundamental para que a atividade possa ser realizada com sucesso. Durante tal atividade, o glicogênio também é quebrado, fornecendo moléculas de glicose, as quais, no entanto, entrarão agora em uma via metabólica (ciclo de Krebs) que permitirá a sua “oxidação” completa, gerando, nesse caso, 36 moléculas de ATP. Ou seja, 18 vezes mais que na via anaeróbia. Os produtos finais da oxidação completa de glicose são gás carbônico e água, e a

via metabólica responsável é denominada “via oxidativa” (Figura 5).

Portanto, as vias metabólicas responsáveis pelo fornecimento de energia nos diferentes tipos de fibra muscular são diferentes, disponibilizando quantidades de ATP substancialmente diferentes, embora o substrato energético seja essencialmente o mesmo, isto é, glicose (Figura 5).

As fibras musculares dependentes de oxigênio (tipo I) possuem coloração vermelha intensa, pois contêm um pigmento respiratório, a mioglobina, que se liga às moléculas de oxigênio, provenientes do interior dos capilares sanguíneos que irrigam os músculos esqueléticos. A mioglobina funciona como um facilitador do transporte de oxigênio dentro da fibra muscular. Uma vez dentro da fibra muscular, o oxigênio se difunde até penetrar as mitocôndrias, onde ocorre a fosforilação oxidativa, uma série de reações em cadeia, na qual o oxigênio atua como aceptor final de elétrons. Como mencionado anteriormente, os produtos finais dessa série de reações em cadeia é a formação de gás carbônico e água.

Nas fibras do tipo IIb não se observa a coloração vermelha intensa. Essas fibras são desprovidas de mioglobina e como não dependem de um fluxo contínuo e prolongado de oxigênio, o número de mitocôndrias é bem menor do que aquele encontrado nas fibras do tipo I. Do mesmo modo, a vascularização sanguínea da musculatura esquelética que contém fibras do tipo IIb é bem menor que naquelas que contêm fibras do tipo I.

Para um apanhado ainda mais detalhado deste tópico, sugiro consultar o livro intitulado “*Lore of running*”, um clássico de autoria de Tim Noakes (2001).

Diferentes tipos de treinamento podem resultar em diferentes tipos de fibras musculares?

Estudos (Hoppeler et al., 1973; Hoppeler et al., 1985; Howald et al., 1985) demonstram que o treinamento de atletas em diferentes modalidades esportivas pode levar à predominância de um tipo de fibra muscular sobre outra. Maratonistas ou ciclistas, que realizam provas de resistência, apresentam músculos esqueléticos envolvidos nas respectivas modalidades com predominância significativa de fibras do tipo I. Já velocistas (corredores e nadadores de curtas distâncias) ou arremessadores de peso apresentam predominância de fibras do tipo IIb (Figura 6).

Estudos (Hoppeler et al., 1973; Howald et al., 1985) conduzidos com indivíduos que começam a realizar um determinado tipo de treinamento mostram que, logo no início, os indivíduos apresentam fibras mistas (tipo IIa). À medida que o treinamento avança no tempo, naqueles indivíduos que optaram por modalidades de resistência, o número de fibras do tipo I aumenta consideravelmente em relação ao número dos outros tipos de fibras. Neste caso, aumentam, também, o número de mitocôndrias e o número de capilares sanguíneos que irrigam a musculatura esquelética envolvida na modalidade. No caso de indivíduos que optaram por modalidades de força, o que se observa é um aumento considerável das fibras do tipo IIb (Figura 7), sem aumento significativo do número de

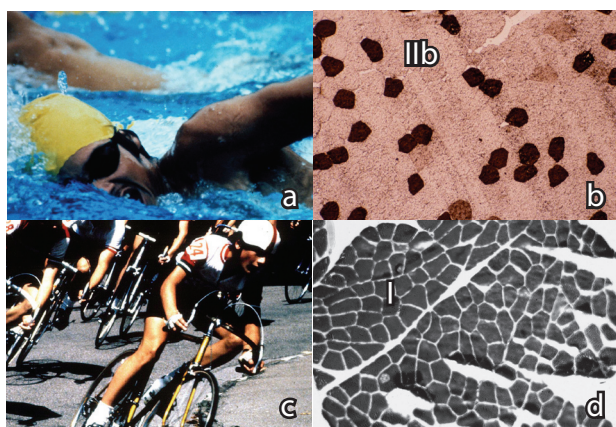


Figura 6. Atletas de alto desempenho, como nadadores e ciclistas, em razão dos treinamentos específicos a que são submetidos ajustam a composição de suas fibras musculares (plasticidade fenotípica). Nos atletas da prova de 50 m de nado livre (a) (velocidade e força) as fibras musculares associadas à modalidade são na maior parte (70%; coloração clara) do tipo IIb (b). Nos ciclistas que realizam provas de longa distância (resistência), como no “Tour de France” (c), ocorre predominância de fibras do tipo I (90%; coloração escura) na musculatura associada à atividade (d). As amostras da musculatura dos atletas são obtidas por meio de biópsias. Ver detalhes no texto. (Micrografias: cortesia de E. R. Weibel, Universidade de Berna, Suíça).

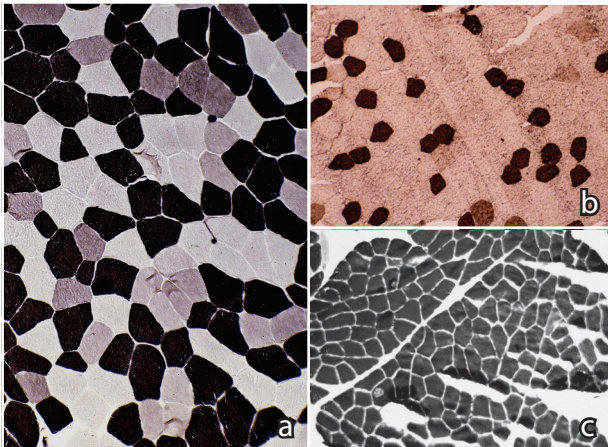


Figura 7. O painel (a) mostra uma secção transversal de um músculo esquelético de um indivíduo, sem treinamento específico, marcada com corante específico, na qual se observa uma distribuição homogênea das fibras do tipo I e tipo II. O painel (b) mostra uma secção transversal (microscopia de luz) de um músculo esquelético de um atleta de provas de velocidade, com predominância de fibras do tipo IIb (rápida-glicolítica). O painel (c) mostra uma secção transversal (microscopia de luz) de um músculo esquelético de um atleta de provas de resistência, com predominância de fibras do tipo I (lenta-oxidativa). Treinamentos específicos induzem ajustes específicos da composição das fibras musculares em atletas (plasticidade fenotípica). Ver detalhes no texto. (Micrografias: cortesia de E. R. Weibel, Universidade de Berna, Suíça).

mitocôndrias e de capilares sanguíneos.

Tais estudos revelam que a musculatura esquelética possui um elevado grau de plasticidade, dependendo do tipo de atividade física realizada pelo indivíduo. Tal condição é conhecida como “plasticidade fenotípica” e esta pode ser definida como a capacidade de modificações entre organismos geneticamente uniformes em resposta a diferentes condições ambientais (Piersma e van Gils, 2010). Isso se confirma em observações realizadas a partir de gêmeos monozigóticos, os quais possuem genótipo idêntico, porém, dependendo da modalidade esportiva escolhida por um e outro, de resistência ou de força, a expressão do genótipo, portanto, o fenótipo, pode ser bastante diferente (Figura 8).

A tipificação de fibras musculares ocorre também na natureza?

Pode-se afirmar que sim. Mamíferos (Hoppeler et al., 1987; Hoppeler e Weibel, 1998; Weibel, 2000) como as gazelas, por exemplo, que fogem de seus predadores, são exímios corredores de resistência, apresentando predominância de fibras do tipo I, elevado número de mitocôndrias e extensa rede de capilares (Kayar et al., 1994). Já animais de tração, como o boi, por exemplo, apresentam fibras musculares típicas daqueles que realizam força, ou seja, predominância de fibras do tipo IIb (Kayar et al., 1994). O guepardo, considerado o maior velocista dentre os mamíferos, também possui predominância de fibras do tipo IIb (Heinrich, 2001). No grupo das aves, naquelas

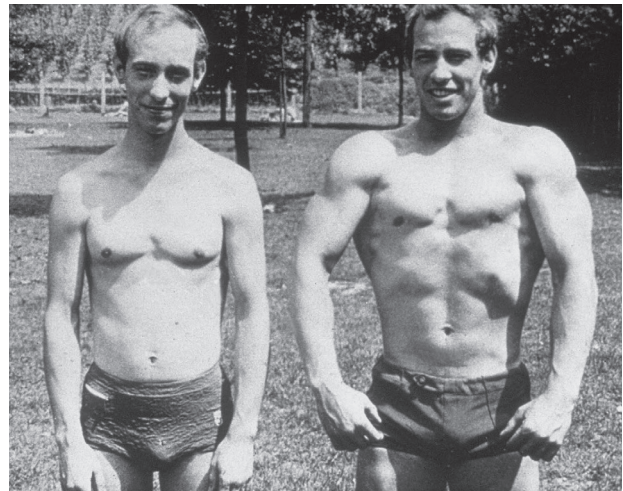


Figura 8. Gêmeos monozigóticos possuem genótipos idênticos, porém podem apresentar fenótipos deferentes (plasticidade) dependendo do treinamento específico a que são submetidos. O indivíduo menos robusto (esq.; Otto) é um corredor de maratona e apresenta predominância de fibras do tipo I (lenta-oxidativa) e o indivíduo mais robusto (dir.; Ewald) é um levantador de peso e apresenta predominância de fibras do tipo II (rápida-glicolítica). Ver detalhes no texto. (Foto: Josef Keul, Freiburg, Alemanha, 1969).

que não voam, como a avestruz, a galinha e outras, num mesmo indivíduo há uma clara e evidente tipificação das fibras musculares, ocorrendo uma predominância de fibras do tipo I, de coloração vermelha, na musculatura das pernas e do tipo IIb, mais claras, pois são desprovidas de mioglobina, nos músculos peitorais, os quais, por sua vez, nessas aves, são responsáveis por rápidos surtos “anaeróbios”, ao contrário daquilo que acontece nas aves que voam, nas quais os músculos peitorais são ricos em fibras do tipo I, responsáveis pela manutenção dos vôos de longa duração, para cobrir longas distâncias, como nos vôos migratórios. O pingüim, embora seja aquático, também possui músculos peitorais com predominância de fibras do tipo I, responsáveis pelo alto desempenho dessa ave no meio aquático, onde percorre longas distâncias utilizando suas “asas” como nadadeiras extremamente eficazes. Variações como essas, observadas na natureza, são conhecidas como “variações adaptativas”. Para maiores detalhes sobre as adaptações que ocorrem em aves, sugiro consultar o livro “Ecological and environmental physiology of birds” (Bicudo et al., 2010).

Conclusões

Os estudos realizados nas últimas décadas, aliando estrutura e função, têm evidenciado de maneira muito clara a associação entre modalidade de atividade física e tipo de fibra muscular. Esses estudos também têm mostrado que o treinamento físico em modalidades esportivas específicas pode induzir a expressão preferencial de determinado tipo de fibra muscular, corroborando a hipótese da existência de plasticidade fenotípica na musculatura esquelética de mamíferos, inclusive na do homem. A predisposição genética de componentes de grupos étnicos para a realiza-

ção bem sucedida de determinada modalidade esportiva é menos clara e estudos que possam demonstrar de forma inequívoca uma relação de causa e efeito entre um e outro ainda não foram realizados.

Agradecimentos

Ao Prof. Otaviano Helene pela organização do conjunto de apresentações e discussões que resultaram na confecção deste volume da Revista da Biologia.

Referências

- Alberts B, Bray D, Lewis J, Raff M, Roberts K, Watson JD. 1994. Molecular biology of the cell. New York: Garland.
- Bicudo JEPW, Buttemer WA, Chappell MA, Bech C, Pearson JT. 2010. Ecological and environmental physiology of birds. Oxford: Oxford University Press.
- Bramble MD, Lieberman DE. 2004. Endurance running and the evolution of Homo. *Nature* 432:345-352.
- Heinrich B. 2001. Why we run. New York: HarperCollins.
- Hoppeler H, Howald H, Conley KE, Lindstedt SL, Claassen H, Vock P, Weibel ER. 1985. Endurance training in humans: aerobic capacity and structure of skeletal muscle. *Journal of Applied Physiology* 59:320-327.
- Hoppeler H, Kayar SR, Claassen H, Uhlmann E, Karas RH. 1987. Adaptive variation in the mammalian respiratory system in relation to energetic demand. III. Skeletal muscles: setting the demand for oxygen. *Respiration Physiology* 69: 27-46.
- Hoppeler H, Lüthi P, Claassen H, Weibel ER, Howald H. 1973. The ultrastructure of the normal human skeletal muscle. A morphometric analysis on untrained men, women, and well-trained orienteers. *Pfluegers Archives* 344:217-232.
- Hoppeler H, Weibel ER. 1998. Limits for oxygen and substrate transport in mammals. *Journal of Experimental Biology* 201:1051-1064.
- Howald H, Hoppeler H, Claassen H, Mathieu O, Straub R. 1985. Influence of endurance training on the ultrastructural composition of the different muscle fiber types in humans. *Pfluegers Archives* 403:369-376.
- Huxley AF. 1980. Reflections on muscle. Liverpool: Liverpool University Press.
- Jablonski NG. 2010. The naked truth. *Scientific American* 302(2):28-35.
- Kayar SR, Hoppeler H, Jones JH, Longworth KE, Armstrong RB, Laughlin MH, Lindstedt SL, Bicudo JEPW, Groebe K, Taylor CR, Weibel ER. 1994. Capillary blood transit time in relation to body size and aerobic capacity. *Journal of Experimental Biology* 194:69-81.
- Lieberman DE, Bramble MD. 2007. The evolution of marathon running: capabilities in humans. *Sports Medicine* 37:288-290.
- Noakes T. 2001. Lore of running. Oxford: Oxford University Press.
- Piersma T, van Gils JA. 2010. The flexible phenotype. Oxford: Oxford University Press.
- Weibel ER. 2000. Symmorphosis. On form and function in shaping life. Cambridge: Harvard University Press.
- Yang N, MacArthur DG, Gulbin JP, Hahn AG, Beggs AH, Eastale S, North K. 2003. ACTN3 genotype is associated with human elite athletic performance. *American Journal of Human Genetics*. 73:627-631.