Influência da adaptação funcional na capacidade de produção de força no músculo esquelético

Viviane Bortoluzzi Fração*
Marco Aurélio Vaz**

Resumo

O uso sistemático do sistema músculo-esquelético para a realização de uma atividade específica provoca adaptações na capacidade de produção de força muscular. Essas adaptações podem modificar as propriedades intrínsecas musculares e, dessa forma, alterar as duas maiores relações ligadas à mecânica muscular: a relação força-comprimento e a relação força-velocidade. O estudo da capacidade de produção de força fornece dados de grande valia na investigação dos mecanismos pelos quais o músculo esquelético se adapta à atividades específicas, como por exemplo, a reabilitação, o esporte de alto nível e o ballet clássico. O objetivo deste estudo é revisar os principais trabalhos encontrados na literatura acerca da estrutura do músculo esquelético, da capacidade de produção de força do mesmo (a partir do estudo das relações força-comprimento e força-velocidade), e da adaptação funcional dessa musculatura a demandas específicas.

Abstract

The systematic use of the musculo-skeletal system for the performance of a specific physical activity produces adaptations in the skeletal muscle force production capability. These adaptations may change the intrinsic muscle properties, and, thus, change the two most important relations in muscle mechanics: the force-length and force-velocity relationships. The study of force production in skeletal muscle provides data of great value in the investigation of the mechanisms by which the skeletal muscle adapts to specific activities like rehabilitation programs, high performance sports and the classical ballet, for exemple. The purpose of this study is to review the main work related to skeletal muscle structure, force production capacity (through the study of the force-length and force-velocity relationships), and of the functional adaptation of this type of muscle to specific demands.

INTRODUÇÃO

Aproximadamente 40% de nosso peso corporal é formado por músculos esqueléticos (Guyton e Hall, 1997). Esses músculos, assim denominados inicialmente por estarem presos ao esqueleto, são responsáveis pela geração de força em nosso organismo. Os possíveis mecanismos que explicam essa capacidade de geração de força já foram descritos a partir de diferentes teorias sobre a contração muscular (Huxley, 1957; Huxley e Simmons, 1971; Iwazumi, 1979). A teoria mais aceita no meio científico foi proposta por Huxley (1957) e Huxley e Simmons (1971). Em sua teoria, esses autores propõem que a interação entre diferentes proteínas é responsável pela geração de força no músculo esquelético.

A busca de evidências que possibilitassem aos cientistas aceitar ou refutar a teoria relacionada aos mecanismos da contração muscular levou ao surgimento de duas importantes relações no estudo da área da mecânica muscular: as relações força-comprimento (Gordon et al., 1966) e força-velocidade (Hill, 1938). Segundo essas relações, a capacidade de produção de força varia com o comprimento do músculo e com a velocidade de contração do mesmo, respectivamente.

O músculo esquelético tem uma alta capacidade de adaptação a diferentes tipos de estímulos. A recuperação de diferentes tipos de lesões musculares é um exemplo dessa (re)adaptação. Diferentes abordagens têm sido usadas para demonstrar que essa adaptabilidade do sistema muscular existe. O exercício (ou ausência de exercício) produz alterações nas propriedades ativas de músculos esqueléticos, bem como adaptações dos tecidos a sua volta, modificando o funcionamento de todo o sistema músculo-esquelético.

Bailarinas clássicas, por exemplo, utilizam a articulação do

tornozelo em movimentos repetitivos ou na manutenção de graus extremos de flexão plantar para se manterem sobre a ponta dos pés. Este tipo de demanda funcional, segundo alguns autores (Hamilton et al.,1992; Wiesler et al., 1996), leva a um aumento significativo da amplitude de flexão plantar do tornozelo e perda de flexão dorsal dessas bailarinas se comparadas com a população normal. Essa modificação da amplitude articular total do tornozelo das bailarinas provavelmente está associado a alterações funcionais tanto a nível ósseo, quanto articular e muscular. Este tipo de adaptação funcional é responsável por alterar a capacidade de produção de força, e, conseqüentemente, por modificar as relações força-comprimento e força-velocidade.

O presente estudo não tem a pretensão de abordar todos os aspectos relacionados com a adaptação funcional do sistema músculo-esquelético, mas sim revisar os principais estudos encontrados na literatura e que mostram, por meio do estudo das relações força-comprimento e força-velocidade, quais fatores podem ser responsáveis por essa adaptação funcional. A fim de que se possa melhor entender os mecanismos de adaptação muscular, uma breve revisão histórica acerca da estrutura e do funcionamento do músculo esquelético será também realizada.

"A relação força-comprimento descreve a máxima força isométrica ativa que um determinado músculo pode exercer em função do comprimento de seus elementos contráteis."

ESTRUTURA E FUNÇÃO DO MÚSCULO ESQUELÉTICO

A palavra músculo vem do Latim "musculus", um diminutivo da palavra latina "mus" que significa rato, camundongo. É possível que esse nome tenha sido sugerido a partir das primeiras observações sobre a função muscular, devido à forma pela qual os músculos se moviam sob a pele, como se fossem pequenos "ratos" (Field e Harrison, 1968).

Os primeiros estudos do sistema muscular foram puramente anatômicos, cujo objetivo principal era o de identificar, os principais músculos de nosso organismo por meio de nomes. Somente com o avanço tecnológico foi possível penetrar no microcosmo do sistema muscular, a fim de tentar descrever os mistérios e os mecanismos relacionados à função muscular.

Até os primeiros anos do século 20, o microscópio foi o único instrumento que tornou possível o estudo da estrutura do músculo esquelético. Segundo Nigg e Herzog (1994), Van Leeunenhoer, em 1682, foi um dos primeiros pesquisadores a realizar experimento utilizando o microscópio óptico, e descobriu o aspecto estriado do músculo esquelético. As suas descrições sobre a estrutura muscular dominaram todo o século seguinte.

Segundo Huxley (1980), a partir da metade do século 19, vários estudos foram realizados utilizando o microscópio óptico a fim de elucidar os diversos aspectos relacionados à estrutura muscular. De acordo com os pesquisadores deste período (Engelmann, Krause, Kühne e Brücke), a estriação característica do músculo era devida à alternância de bandas de alto e baixo índice de refração (chamadas nesse período de bandas Q e J, respectivamente). O alto índice de refração da banda Q era atribuído à presença de uma proteína chamada de miosina (assim denominada por Kühne em 1864), a qual estendia-se por toda a banda Q. Essa banda de alto índice de refração não apresentava, segundo os pesquisadores desse período, qualquer alteração de comprimento tanto durante a contração quanto durante o estiramento. A descoberta da existência de uma linha de alto índice de refração (linha Z – *Zwischenscheibe*), e que bi-seccionava a banda J (banda de baixo índice de refração) também foi feita nesse período.

No início do século 20, com o desenvolvimento de novas tecnologias, surgiram novos estudos que apresentavam evidências contrárias àquelas encontradas no século anterior. Segundo Huxley (1980), Meigs (1908) realizou experimento com miofibrilas de inseto, onde também foi evidenciada a presença da linha Z em intervalos regulares. No entanto, nenhuma estrutura correspondente à banda J foi encontrada, o que levou à conclusão de que a banda J, encontrada nos estudos anteriores, tratava-se de um artefato óptico. Já Hürthle (1909), demonstrou a existência da banda Q, a qual alterava o seu comprimento durante a contração. Esses dois estudos, realizados no início do século 20, foram responsáveis pelo retrocesso das idéias emergentes no século anterior, postergando a elaboração de uma teoria que explicasse os possíveis mecanismos relacionados com a contração muscular.

Com o posterior surgimento do microscópio eletrônico, e sua utilização na investigação da estrutura muscular, novas evidências demonstraram que os resultados dos estudos anteriores não condiziam com a realidade dos fatos, e que, apesar das novas técnicas de medição utilizadas no início do século, erros metodológicos ou de interpretação haviam sido cometidos. A partir de 1953, vários pesquisadores centraram seus estudos na estrutura e na função do músculo esquelético (e.g. Huxley e Hanson, 1954; Huxley e Niedergerke, 1954).

Segundo essas novas evidências (semelhantes àquelas encontradas no século 19), os principais achados relacionados à estrutura e à função musculares podem ser resumidos da seguinte forma:

⇨ A estriação característica da fibra muscular era devida à alternância de zonas claras e escuras, e que correspondiam à zonas de baixo índice de refração (bandas I ou isotrópicas) e de alto índice de refração (bandas A ou anisotrópicas).

⇨ A proteína de miosina estava localizada somente na banda A.

⇨ Presença de uma zona de baixo índice de refração no centro da banda A (zona H).

⇨ Presença de uma linha de alto índice de refração dividindo a banda I (linha Z).

⇨ A unidade funcional do músculo estriado era denominada de sarcômero, sendo delimitado pela região entre duas linhas Z adjacentes.

⇨ A proteína de actina estava presente em ambas as bandas (A e I) em forma de filamentos que se estendiam a partir da linha Z através da banda I, para dentro da banda A.

⇨ Presença de um arranjo duplo dos filamentos finos e grossos detectado a partir de secções transversas de fibras musculares.

⇨ O comprimento da banda A permanecia constante durante o estiramento e a contração até 65% do comprimento de repouso do sarcômero.

⇨ A banda I alterava seu comprimento durante a contração, e desaparecia a 65% do comprimento de repouso.

⇨ A contração acontecia quando os filamentos de actina penetravam na banda A, até a zona H ser preenchida.

⇨ O encurtamento além do ponto onde a banda I desaparecia era acompanhado pela formação de zonas de contração onde a banda A conectava com a linha Z.

Estes resultados passaram a ser universalmente aceitos, e se tornaram as peças principais para o estabelecimento da Teoria das Pontes Cruzadas. Essa Teoria, proposta por Huxley (1957) e Huxley e Simmons (1971), descreve os mecanismos pelos quais a força é produzida em um músculo. Segundo a Teoria, as pontes cruzadas são estruturas que se estendem dos filamentos grossos para os filamentos finos durante a contração. Movimentos destas pontes cruzadas seriam responsáveis por ocasionar o deslizamento dos filamentos finos sobre os grossos de modo a provocar o encurtamento do sarcômero, e, conseqüentemente, de todo o músculo. Considerando que cada ponte cruzada gera força de mesma magnitude e trabalha de maneira independente, o grau de sobreposição entre os filamentos finos e grossos determina o número de possíveis pontes cruzadas a serem formadas, e, desta forma, a força total que pode ser gerada (Herzog et al., 1990). Sendo assim, a força exercida por um músculo depende diretamente do comprimento de seus sarcômeros. Esta dependência entre força e comprimento do sarcômero é chamada de relação força-comprimento.

RELAÇÃO FORÇA-COMPRIMENTO MUSCULAR

A relação força-comprimento descreve a máxima força isométrica ativa que um determinado músculo pode exercer em função do comprimento de seus elementos contráteis (Herzog e ter Keurs, 1988a). Blix (1894), há mais de um século atrás, foi o primeiro a reportar que a força que um músculo pode exercer maximamente depende de seu comprimento. Segundo Rassier et al. (1999), Blix (1894), em seu estudo, realizou experimento com músculos da rã, e encontrou, para os músculos adutores do quadril e gastrocnêmio, que a força isométrica aumentava com o aumento do comprimento muscular, chegando a um platô, e decrescendo em seguida.

Em 1966, Gordon et al., determinaram a relação força-comprimento do sarcômero em experimento com o músculo semitendinoso isolado da rã. A partir da estimulação de uma fibra isolada (com estriação uniforme) a diferentes comprimentos de sarcômero, a força produzida era mensurada. Os resultados obtidos caracterizaram três fases da relação força-comprimento do sarcômero: ascendente, platô e descendente (Figura 1). O platô da relação força-comprimento correspondia à area onde a sobreposição entre os filamentos finos e grossos era máxima. Partindo do comprimento de sarcômero onde a produção de força era igual a zero, comprimento mais encurtado, na fase ascendente havia um aumento rápido seguido por um aumento lento da produção de força até se atingir o platô. A fase descendente correspondia à queda da produção de força do sarcômero a medida que este era estirado, diminuindo assim, a área de sobreposição entre os filamentos até o ponto onde não havia mais sobreposição entre os filamentos, onde a força produzida era, portanto, igual a zero. Os resultados apresentados neste estudo, demonstraram que, nas fases do platô e descendente da relação força-comprimento, a força era diretamente proporcional a sobreposição entre os filamentos grossos e finos. Estes resultados concordaram plenamente com a Teoria das Pontes Cruzadas, e ajudaram a estabelecer essa teoria como o paradigma para descrever a produção de força muscular (Nigg e Herzog, 1994).

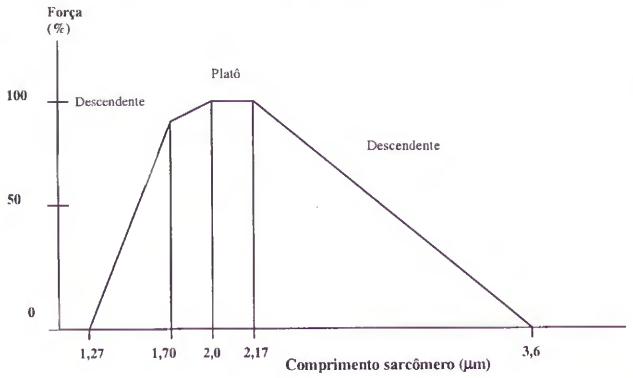

Figura 1. Relação força-comprimento de um sarcômero (adaptado de Gordon et al., 1966).

CURVAS DE FORÇA

A relação entre a capacidade de produção de força e o comprimento do sarcômero foi exaustivamente pesquisada em vários estudos com músculos isolados de animais (Rassier et al., 1999). Entretanto, a possibilidade de se determinar a relação força-comprimento em músculos humanos *"in vivo"* permanece restrita, sendo possível estimar essas propriedades em alguns casos de músculos biarticulares (Herzog e ter Keurs, 1988b; Herzog et al., 1991c). Devido a esta dificuldade e à importância clínica de se determinar a capacidade de produção de força de grupos musculares sinergistas, alguns estudos (e.g. Kulig et al., 1984; Herzog et al., 1991b) têm sido conduzidos no sentido de investigar a produção de força de um determinado grupo muscular em função do ângulo articular (curvas de força).

As curvas de força relacionam uma medida de produção de força de um grupo muscular sinergista a uma medida de comprimento destes mesmos músculos. A capacidade de produção de força é geralmente mensurada através do torque obtido em dinamômetros, em contrações isométricas máximas, enquanto o comprimento dos músculos é quantificado através da medida do ângulo articular (Herzog et al., 1991b).

O formato destas curvas de força depende apenas do comprimento dos músculos envolvidos e dos braços de alavanca destes músculos. Assumindo que os braços de alavanca são uma função do ângulo articular, as curvas de força devem ser unicamente determinadas pelas relações força-comprimento de cada um dos músculos sinergistas em consideração (Herzog et al. 1991b). Baseado nessas idéias, as curvas de força (ou relação torque-ângulo articular) são representativas das relações força-comprimento dos músculos pertencentes a um mesmo grupo sinergista, e podem ser utilizadas em estudos para avaliar a capacidade de produção de força dos grupos musculares em diferentes configurações articulares.

RELAÇÃO FORÇA-VELOCIDADE DE ENCURTAMENTO

A relação força-velocidade é definida como a relação existente entre a força máxima de um músculo e sua taxa instantânea de alteração no comprimento (Nigg e Herzog, 1994). Fenn e Marsh (1935) foram os primeiros cientistas a investigar a relação existente entre uma carga aplicada e a velocidade de encurtamento muscular em contrações isotônicas. Estes experimentos, realizados em músculos isolados da rã e do gato, mostraram que a força diminui de forma exponencial com o aumento da velocidade de encurtamento. Hill (1938), ao estudar as alterações na produção de calor das fibras do músculo esquelético isolado da rã, deparou-se com a relação hiperbólica entre a capacidade de produção de força e a velocidade de encurtamento de uma fibra muscular (Figura 2). A partir desta relação, ele propôs uma equação que pode ser utilizada para estimar as propriedades de força e velocidade de músculos esqueléticos humanos intactos (Nigg e Herzog, 1994). Os achados de Hill (1938) foram confirmados por vários estudos com músculos esqueléticos isolados de várias espécies, demonstrando que estes funcionam de forma previsível no que se refere a relação força-velocidade quando estimulados maximamente (Close, 1965; Abbott e Wilkie, 1953; Aubert, 1956; Close, 1972).

"A relação força-velocidade é definida como a relação existente entre a força máxima de um músculo e sua taxa instantânea de alteração no comprimento."

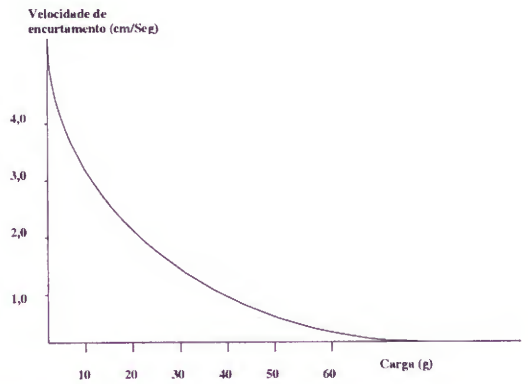

Figura 2. Relação força-velocidade de encurtamento (adaptado de Hill, 1938).

Em músculos humanos intactos, a relação entre força e velocidade foi primeiramente estudada por Dern et al. (1947) e Wilkie (1950). Os resultados destes estudos concordaram com os resultados apresentados para músculos isolados, onde a mesma relação hiperbólica foi encontrada entre força e velocidade, e pode ser aproximada pela equação de Hill (1938). Além disso, a mesma relação hiperbólica entre força e velocidade existe quando o músculo esquelético humano é ativado pelo sistema nervoso central (Thorstensson et al., 1976; Wilkie, 1950) ou por meio de estimulação elétrica artificial (Wickiewicz et al., 1984).

A possibilidade de se mensurar a produção de força em músculos humanos intactos em diferentes velocidades de encurtamento permaneceu extremamente limitada até a introdução do princípio isocinético da contração muscular (Hislop, 1967). A partir daí, foi possível, através dos aparelhos isocinéticos, registrar o torque produzido por diferentes grupos musculares em um arco de movimento com velocidade constante.

ADAPTAÇÃO FUNCIONAL

A demanda funcional (uso sistemático do sistema músculo-esquelético para realização de uma atividade específica) tem sido sugerida como responsável pela produção de adaptações no sistema músculo-esquelético (Herzog, 1996). Herzog et al. (1991a), em estudo com atletas de diferentes modalidades, apresentaram evidências da adaptação do sistema muscular às exigências diárias. Essas adaptações funcionais, do ponto de vista muscular, podem alterar as propriedades musculares intrínsecas e, conseqüentemente, modificar a capacidade de produção de força do músculo.

"A demanda funcional (uso sistemático do sistema músculo-esquelético para realização de uma atividade específica) tem sido sugerida como responsável pela produção de adaptações no sistema músculo-esquelético."

Propriedades intrínsecas do músculo podem ser modificadas, por exemplo, ao alterar o número de sarcômeros em série dentro de uma fibra muscular (Herzog, 1996). Os fatores responsáveis pela adaptação do número de sarcômeros em série permanecem desconhecidos, mas as implicações desta adaptação sobre a capacidade de produção de força dos músculos (como pode ser avaliado através das relações força-comprimento e força-velocidade) têm sido documentadas em estudos com animais (Williams e Goldspink, 1978; Spector et al., 1980).

O aumento e a diminuição do número de sarcômeros em série têm sido relatados em estudos com animais adultos quando músculos são imobilizados nas posições alongada ou encurtada, respectivamente (Tabary et al., 1972; Williams e Goldspink, 1978). Estas adaptações do músculo imobilizado parecem acontecer no sentido de manter o comprimento ótimo (de maior produção de força) dos sarcômeros, e levaram à conclusão de que o comprimento de trabalho de um músculo é importante na regulação do número de sarcômeros em série de suas fibras (Williams e Goldspink, 1978).

Evidências de que o aumento crônico do comprimento do músculo é um estímulo para adição de sarcômeros em série podem ser encontrados na literatura (Tabary et al.,1972; Tardieu et al., 1977). Segundo Koh e Herzog (1998), a excursão de um músculo (ou seja, a alteração no comprimento do músculo necessária para produzir a amplitude total de movimento articular) é um fator importante na regulação do número de sarcômeros em série. Estes autores demonstraram que coelhos submetidos a processos de liberação cirúrgica do retináculo do músculo tibial anterior (aumentando dessa forma a excursão deste músculo em 40%) apresentaram um aumento significativo do número de sarcômeros em série. Caso esta alteração no número de sarcômeros em série ocorra em um dado músculo humano que tenha sido submetido a demandas funcionais específicas, alterações deverão ser produzidas nas relações força-comprimento e força-velocidade.

ALTERAÇÃO DA RELAÇÃO FORÇA-COMPRIMENTO

Em estudos com animais, diferenças foram encontradas nas relações força-comprimento de músculos de diferentes espécies ou em músculos diferentes de uma mesma espécie. Granzier et al. (1991), realizaram experimento com 2 músculos do peixe: um músculo de contração lenta e o outro de contração rápida. Utilizando estimulação elétrica a diferentes comprimentos de sarcômero, eles avaliaram a força tetânica máxima desses músculos. Os resultados deste estudo demonstraram que o comprimento do filamento grosso era o mesmo nos dois tipos de fibras, mas o comprimento do filamento fino era maior nas fibras de contração lenta. A partir dos comprimentos obtidos, os autores encontraram que as fibras de contração rápida apresentavam um platô de produção de força a menores comprimentos de sarcômero que as fibras de contração lenta, e que a força passiva aumentava mais rapidamente nas fibras de contração lenta quando se realizava um estiramento.

Herzog et al. (1992), determinaram o comprimento do filamento fino do músculo estriado do gato e compararam

com o comprimento do filamento fino de outros animais (coelho e rato). Os resultados apresentados demonstraram que o comprimento dos filamentos finos era diferente em diferentes espécies de animais, e que esta diferença alterava a posição do platô na relação força-comprimento (determinada teoricamente), mas mantinha a linearidade da fase descendente das curvas. Dessa forma, a concordância entre a relação força-comprimento e a Teoria das Pontes Cruzadas era mantida para músculos de diferentes animais.

Em seres humanos, o comprimento de fibra relativo ao comprimento total do músculo e a estrutura da fibra dentro de um músculo foram descritos como sendo similares para um dado músculo do corpo humano (Wickiewicz et al., 1983). Especula-se, então, que as propriedades de força e comprimento muscular de um dado músculo deveriam ser similares em diferentes indivíduos quando normalizadas para o pico de torque (ou torque máximo). Entretanto, achados no músculo reto femoral intacto de seres humanos (Herzog e ter Keurs, 1988b) demonstraram que existe variações na relação força-comprimento muscular para diferentes sujeitos. Baseado nestes achados, levantou-se a hipótese de que a relação força-comprimento muscular não é constante, mas adaptável às exigências funcionais às quais um determinado músculo é submetido.

"Demandas funcionais específicas, relacionadas à prática de atividade física ou esportiva sistemáticas, parecem provocar alterações nas propriedades musculares intrínsecas, e podem modificar as duas relações, torque-ângulo e torque-velocidade."

Herzog et al. (1991a) apresentaram evidências de que atletas de diferentes modalidades esportivas têm relações torque-comprimento diferentes em decorrência da adaptação funcional dos músculos às exigências diárias. Mais especificamente, estes autores encontraram que ciclistas apresentam maior capacidade de produção de força a menores comprimentos do músculo reto femoral, enquanto corredores de longa distância apresentam uma maior capacidade de produção de força a maiores comprimentos. Os autores sugeriram que estes resultados estão relacionados ao fato de ciclistas terem suas exigências funcionais com flexão mais acentuada dos quadris (menor comprimento do reto femoral) enquanto corredores têm suas exigências funcionais com menor flexão dos quadris (maior comprimento do reto femoral). Segundo esses mesmos autores, alterações na relação torque-comprimento de um músculo podem ser associadas com dois fenômenos: (1) diferenças nos processos de ativação/estimulação do músculo; (2) diferenças intrínsecas na produção de força do músculo; ou ainda (3) uma combinação dos dois fenômenos.

As diferenças nos processos de ativação/estimulação do músculo podem estar relacionados com as diferenças existentes na capacidade do sistema nervoso de ativar os músculos entre diferentes indivíduos. Indivíduos que consigam ativar melhor os músculos conseguiriam, conseqüentemente, produzir mais força. Atletas, por exemplo, que estão mais acostumados a submeter o organismo a esforços máximos e a conviver com lesões musculares e com a dor, talvez consigam diminuir os sistemas de inibição (e/ou defesa) do sistema nervoso produzindo, talvez, maiores níveis de força que um indivíduo não-atleta, alterando, portanto, a relação torque-comprimento.

Já as diferenças intrínsecas na produção de força do músculo podem ser ocasionadas, por exemplo, por uma alteração no número de sarcômeros em série. Essa alteração no número de sarcômeros em série, por sua vez, seria responsável por modificar o comprimento ótimo da fibra (i.e. o comprimento no qual a força produzida pela fibra é máxima), e, portanto, deslocaria a posição da relação torque-comprimento relativa à configuração articular (Herzog et al., 1991a).

ALTERAÇÃO DA RELAÇÃO FORÇA-VELOCIDADE

Apesar da relação hiperbólica entre força-velocidade ser semelhante para diferentes músculos, esta relação pode ser alterada por modificação nas propriedades intrínsecas musculares. Segundo Lieber (1992), a arquitetura muscular (arranjo das fibras em relação ao eixo de geração de força do músculo) é um dos possíveis fatores que altera a produção de força no músculo. Além da arquitetura muscular, as propriedades histoquímicas do músculo também foram apontadas como responsáveis por alterarem a relação força-velocidade (Thorstensson et al., 1976).

Desde o surgimento dos aparelhos isocinéticos, vários estudos têm sido conduzidos no sentido de investigar a relação torque-velocidade em grupos musculares de atletas e de indivíduos saudáveis (Thorstensson et al., 1976; Gregor et al., 1979; Froese e Houston, 1985). Alguns destes estudos têm investigado a relação entre as propriedades de torque-velocidade de grupos musculares durante contrações isocinéticas e a composição das fibras desses músculos. A identificação da composição de fibras de um dado músculo tem sido feita por meio de biópsia (Thorstensson et al.,1976), técnica essa que permite a identificação do percentual dos diferentes tipos de fibra muscular (fibra muscular de contração rápida e de contração lenta) em diferentes músculos. Estudos utilizando esta técnica têm apresentado, em sujeitos com vários níveis de treinamento físico (Coyle et al., 1979) e atletas de alto

nível (Gregor et al., 1979; Tihanyi et al., 1982), resultados semelhantes aos de Close (1964) em estudo realizado com animais. Em seu estudo, esse autor demostrou que músculos de contração rápida (extensor longo dos dedos) produzem força a maiores velocidades de encurtamento quando comparados com os de contração lenta (sóleo).

No entanto, existem evidências de que músculos com propriedades histoquímicas semelhantes apresentam relações força-velocidade distintas (Bodine et al., 1982; Wickiewicz et al., 1984). Bodine et al. (1982) realizaram um estudo com as duas porções do músculo semitendinoso do gato (conectadas em série por uma banda de tecido conectivo denso), e constataram que as diferenças nas relações força-velocidade dessas duas porções estavam relacionadas ao comprimento de fibra (i.e. ao número de sarcômeros em série). Segundo Lieber (1992), músculos com fibras musculares mais longas deverão continuar produzindo força a velocidades maiores de contração do que músculos com fibras musculares mais curtas, que cessam sua produção de força a menores velocidades.

Considerando as propriedades intrínsecas discutidas acima (arquitetura muscular e propriedades histoquímicas) presume-se que, tanto o aumento do número de sarcômeros em série, quanto o aumento do percentual de fibras de contração rápida no músculo esquelético, conduzem a resultados semelhantes, ou seja, aumentam a capacidade de produção de força muscular a maiores velocidades de encurtamento. No entanto, estudos que avaliem a contribuição de cada um destes fatores para a relação torque-velocidade não parecem ter sido até então realizados.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O músculo esquelético é um órgão que se especializou na propriedade chamada contratilidade, ou seja, especializou-se em responder a estímulos. Sua forma de responder a estímulos provenientes do sistema nervoso é através da contração. O estudo das estruturas constituintes do músculo, alavancado pelo advento de novas tecnologias, possibilitou uma maior compreensão sobre os mecanismos responsáveis pela contração muscular.

O produto final da contração muscular é a produção de força. A capacidade de produção de força é alterada pelo comprimento do músculo e pela sua velocidade de encurtamento. Essas alterações na capacidade de produção de força vêm sendo avaliadas por meio de duas relações: a relação força-comprimento (ou torque-comprimento) e a relação força-velocidade (torque-velocidade).

Demandas funcionais específicas, relacionadas à prática de atividade física ou esportiva sistemáticas, parecem provocar alterações nas propriedades musculares intrínsecas, e podem modificar as duas relações, torque-ângulo e torque-velocidade, conforme discutido no presente trabalho.

Estudos sobre a capacidade de produção de força em seres humanos podem levar à compreensão dos mecanismos pelos quais as adaptações do sistema músculo-esquelético ocorrem a partir da prática de atividades físicas sistemáticas como, por exemplo, o desporto de alto nível. Além disso, pesquisas neste sentido possibilitariam a compreensão de como os exercícios de reabilitação atuam sobre o sistema músculo-esquelético, bem como, poderiam facilitar futuras intervenções no sentido de minimizar a ocorrência de lesões.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABBOTT, B.; WILKIE, D.R. The relation between velocity of shortening and tension-length curve of skeletal muscle. *J. Physiol.*, 120:214-223, 1953.

AUBERT, X. La relation entre la force et la vitesse d'allongement et raccourcissement du muscle strié. *Arch. Int. Physiol.*, 64:121-122, 1956.

BLIX, M. Die Laenge und die Spannung des Nuskels. *Skand. Arch. Physiol.*, 55:149-206, 1894.

BODINE, S.C.; ROY, R.R.; MEADOWS, D.A.; ZERNICKE, R.F.; SACKS, R.D.; FOURNIER, M.; EDGERTON, V.R. Architectural, histochemical, and contractile characteristics of unique biarticular muscle: the cat semitendinosus. *J. Neurophysiol.*, 48:192-201, 1982.

CLOSE, R. Force-velocity properties of mouse muscle. *Nature*, 206:718-719, 1965.

___. Dynamic properties of fast and slow skeletal muscles of the rat during development. *J. Physiol.*, 173:74-95, 1964.

CLOSE, R.I. Dynamic properties of mammalian skeletal muscles. *Physiol. Rev.*, 52:129-197, 1972.

COYLE, E.F.; COSTILL, D.L.; LESMES, G.R. Leg extension power and muscle fiber composition. *Med. Sci. Sports*, 11:12-15, 1979.

DERN, R.J.; LEVENE, J.M.; BLAIR, H.Á. Forces exerted at different velocities in human arm movements. *Am. J. Physiol.*, 151:415-437, 1947.

FENN, W.O.; MARSH, B.S. Muscular force at different speeds of shortening. *J. Physiol.*, 85:277-297, 1935.

FIELD, E.J.; HARRISON, R.J. *Anatomical Terms: Their Origin and Derivation*. Cambridge, W Heffer & Sons Ltd, 1968.

FROESE, E.A.; HOUSTON, M.E. Torque-velocity characteristics and muscle fiber type in human vastus lateralis. *J. Appl. Physiol.*, 59:309-314, 1985.

GORDON, A.M.; HUXLEY, A.F.; JULIAN, F.J. The variation in isometric tension with sarcomere length in vertebrate muscle fibres. *J. Physiol.*, 184:170-192, 1966.

GRANZIER, H.L.M.; AKSTER, H.A.; TER KEURS, H.E.D. Effect of thin filament length on the force-sarcomere length relation of skeletal muscle. *Am. J. Physiol.*, 260:C1060-C1070, 1991.

GREGOR, R.J.; EDGERTON, V.R.; PERRINE, J.J.; CAMPIOM, D.S.; DEBUS, C. Torque-velocity relationships and muscle fiber composition in elite female athletes. *J. Appl. Physiol.*, 47:388-392, 1979.

GUYTON, A.C.; HALL, J.E. *Tratado de Fisiologia Médica* (9ª edição). Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 1997.

HAMILTON, W.G.; HAMILTON, L.H.; MARSHALL, P.; MOLNAR, M. A profile of the musculoskeletal characteristics of elite professional ballet dancers. *Am. J. Sports Med.*, 20:267-273, 1992.

HERZOG, W.; TER KEURS, H.E.D.J. A method for determination of force-length relation of selected in-vivo human skeletal muscles. *Pflugers Arch.*, 411:637-641, 1988a.

HERZOG, W.; TER KEURS, H.E.D.J. Force-length relation of in-vivo human rectus femoris muscles. *Pflugers Arch.*, 411:642-647, 1988b.

HERZOG, W.; ABRAHAMSE, S.K.; TER KEURS, H.E.D.J. Theoretical determination of force-length relations of intact human muscles using the cross-bridge model. *Pflugers Arch.*, 416:113-119, 1990.

HERZOG, W.; GUIMARAES, A.C.; ANTON, M.G.; CARTER-ERDMAN, K.A. Moment-length relations of rectus femoris muscles of speed skaters/cyclists and runners. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 23:1289-1296, 1991a.

HERZOG, W.; HASLER, E.; ABRAHAMSE, S.K. A comparison of knee extensor strength curves obtained theoretically and experimentally. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 23:108-114, 1991b.

HERZOG, W.; READ, L.J.; TER KEURS, H.E.D.J. Experimental determination of force-length relations of intact human gastrocnemius muscles. *Clin. Biomech.*, 6:230-238, 1991c.

HERZOG, W.; KAMAL, S.; CLARKE, H.D. Myofilament lengths of cat skeletal muscle: theoretical considerations and functional implications. *J. Biomech.*, 25:945-948, 1992.

HERZOG, W. Muscle function in movement and sports. *Am. J. Sports Med.*, 24:s14-s19, 1996.

HILL, A.V. The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Proc. R. Soc. Lond.*, 126:136-195, 1938.

HISLOP, H.J.; PERRINE, J.J. The isokinetic concept of exercise. *Phys. Ther.*, 47:114-117, 1967.

HUXLEY, H.; HANSON, J. Changes in the cross-striations of muscle during contraction and stretch and their structural interpretation. *Nature*, 173:973-976, 1954.

HUXLEY, A.F.; NIEDERGERKE, R. Structural changes in muscle during contraction. *Nature*, 173:971-973, 1954.

HUXLEY, A.F. Muscle structure and theories of contraction. *Prog. Biophys. Biophys. Chem.*, 7:255-318, 1957.

HUXLEY, A.F.; SIMMONS, R.M. Proposed mechanism of force generation in striated muscle. *Nature*, 233:533-538, 1971.

HUXLEY, A.F. *Reflections on Muscle*. Liverpool University Press, Liverpool, 1980.

IWAZUMI, T. A new field theory of muscle contraction. In: *Crossbridge Mechanism in Muscle Contraction*. University of Tokyo Press, Tokyo, 1979.

KOH T.J.; HERZOG, W. Excursion is important in regulating sarcomere number in the growing rabbit tibialis anterior. *J. Physiol.*, 508:267-280, 1998.

KULIG, K.; ANDREWS, J.G.; HAY, J.G. Human strength curves. In: *Exercise and Sports Sciences Reviews*. The Collamore Press, Lexington, 417-466, 1984.

LIEBER, L.R. *Skeletal Muscle Structure and Function*. Williams and Wilkins, Baltimore, 1992.

NIGG, B.M.; HERZOG, W. *Biomechanics of the Musculo-Skeletal System*. John Wiley & Sons, Toronto, 1994.

RASSIER, D.E.; MACINTOSH, B.R.; HERZOG, W. Length dependence of active force production in skeletal muscle. *J. Appl. Physiol.*, 86:1445-1457, 1999.

SPECTOR, A.S.; GARDINER, P.F.; ZERNICKE, R.F.; ROY, R.R.; EDGERTON, V.R. Muscle architecture and force-velocity characteristics of cat soleus and medial gastrocnemius: implications for motor control. *J. Neurophysiol.*, 44:951-960, 1980.

TABARY, J.C.; TABARY, C.; TARDIEU, C.; TARDIEU, G.; GOLDSPINK, G. Physiological and structural changes in the cat's soleus muscle due to immobilization at different lengths by plaster casts. *J. Physiol.*, 224:231-244, 1972.

TARDIEU, C.; TABARY, J.C.; TABARY, C.; HUET DE LA TOUR, E. Comparison of sarcomere number adaptation in young and adult animals. *J. Physiol.*, 73:1045-1055, 1977.

THORSTENSSON, A.; GIMBY, G.; KARLSSON, J. Force-velocity relations and fiber composition in human knee extensor muscles. *J. Appl. Physiol.*, 40:12-16, 1976.

TIHANYI, J.; APOR, P.; FEKETE, G. Force-velocity-power characteristic and fiber composition in human knee extensor muscles. *Eur. J. Appl. Physiol.*, 48:331-343, 1982.

WICKIEWICZ, T.L.; ROY, R.R.; POWELL, P.L.; EDGERTON, V.R. Muscle architecture of the human lower limb. *Clin. Orthop.*, 179:275-283, 1983.

WICKIEWICZ, T.L.; ROLAND, R.R.; POWELL, P.L. Muscle architecture and force-velocity relationships in humans. *J. Appl. Physiol.*, 57:435-443, 1984.

WIESLER, E.R.; HUNTER, D.M.; MARTIN, D.F.; CURL, W.W.; HOEN, H. Ankle flexibility and injury patterns in dancers. *Am. J. Sports Med.*, 24:754-757, 1996.

WILKIE, D.R. The relation between force and velocity in human muscle. *J. Physiol.* 110:249-280, 1950.

WILLIAMS, P.E.; GOLDSPINK, G. Changes in sarcomere length and physiological properties in immobilized muscle. *J. Anat.*, 127:459-468, 1978.

UNITERMOS

Adaptação funcional; propriedades intrínsecas musculares; relação força-comprimento muscular; relação força-velocidade de encurtamento; curvas de força; estrutura muscular.

*Viviane Bortoluzzi Fração** é Fisioterapeuta, e Mestranda do Programa de Pós-Graduação (Mestrado/Doutorado) em Ciências do Movimento Humano da Escola de Educação Física (ESEF) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).*

***Marco Aurélio Vaz** é Doutor em Cinesiologia pela Universidade de Calgary (Canadá), e Professor Adjunto do Departamento de Desportos e do Programa de Pós-Graduação (Mestrado/Doutorado) em Ciências do Movimento Humano da Escola de Educação Física (ESEF) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).*