

ARTIGO ORIGINAL

**ESFORÇO CONTÍNUO VS ESFORÇO INTERMITENTE
ADAPTAÇÃO BIOQUÍMICA**

José Manuel da Costa Soares

Faculdade de Ciências do Desporto e Educação Física
Porto - Portugal

RESUMO

SOARES, J.M.C. Esforço contínuo vs. esforço intermitente. Adaptação bioquímica. Revista Brasileira de Ciência e Movimento, vol.4, nº 3, pp 19-25, 1990.

Foi estudado o efeito crônico de dois tipos de exercício (intermitente e contínuo) sobre a atividade de algumas enzimas do músculo do ratinho. O programa de treinos teve a duração de 6 semanas, 5 dias por semana, e foi executado num tapete rolante adaptado para animais. O grupo sujeito a corrida intermitente realizou o exercício a uma velocidade de 975m/h com fases de esforço de 30 segundos e com períodos de recuperação de igual duração. O grupo sujeito a exercício contínuo realizou o protocolo com igual velocidade sem fases de recuperação. Os dois protocolos tiveram a duração de 2 x 30 minutos com intervalo de 10 minutos. Foi analisada a atividade enzimática da creatina-quinase (CK), da lactato-desidrogenase (LDH) e da citrato-sintetase (CS). Não foi encontrada qualquer variação significativa entre os grupos exercitados, apesar de se ter verificado não só uma descida da atividade da LDH e uma subida da atividade da CK nos grupos exercitados, mas também uma descida ligeira da atividade da CS no grupo intermitente e um aumento da atividade da CS no grupo sujeito a esforço contínuo. Os resultados sugerem diferentes mecanismos da adaptação enzimática aos diferentes programas de treino.

UNITERMOS - creatina-quinase, lactato-desidrogenase, citrato-sintetase.

INTRODUÇÃO

A adaptação do músculo esquelético ao exercício tem vindo a ser estudada sob vários aspectos (21). Conhecem-se, atualmente, já com algum rigor algumas das respostas musculares à aplicação de programas vários de treino. No entanto, embora na adaptação morfológica os resultados de várias investigações têm sido razoavelmente concordantes, o mesmo não se passa na adaptação bioquímica onde os resultados têm apresentado uma grande variabilidade (15). Esta falta de informação consistente torna-se ainda mais evidente, quando nos referimos a esforços não-contínuos. Ou seja, a maioria dos trabalhos tem estudado a resposta orgânica ao esforço contínuo e muito pouca atenção tem sido dada ao esforço intermitente, apesar deste ser o mais comum nas atividades humanas, em geral, e nas atividades desportivas, em particular (26).

Neste sentido, o presente trabalho tem como objetivo estudar as variações na atividade enzimática induzida por dois protocolos de esforço diferenciados, sendo um de estrutura intermitente e outro contínua. De forma a poder ser avaliado o comportamento dos principais patamares bioquímicos, selecionamos a creatina-quinase (CK) como marcadora do metabolismo anaeróbico alático, a lactato-desidrogenase (LDH) como enzima indicadora do metabolismo anaeróbico láctico e a citrato-sintetase (CS) como marcador do metabolismo oxidativo (15).

Enviado : 25/01/90

Aprovado: 29/03/90

MATERIAL E MÉTODOS

Neste estudo foram utilizados ratinhos da estirpe QM, do sexo masculino, com 2 meses de idade com todos os sinais de maturação presentes. Os animais foram mantidos em biotério com condições de temperatura e luminosidade controladas. A temperatura foi estabilizada em cerca de 25°C e foram expostos a 12 horas de luz e 12 horas de escuridão.

Os alimentos sólidos (dieta normal para animais de laboratório) e líquidos (água) foram fornecidos "ad libitum". Todos os animais que, por qualquer razão, apresentavam sinais evidentes de lesão externa ou interna, foram retirados do estudo. Pelo fato da corrida em tapete rolante implicar um elevado atrito nos membros dos animais, procedeu-se, 3 vezes por semana, à sua desinfecção com Betadine - Solução Dérmica.

Os animais (n=18) foram divididos em 3 grupos, cada um constituído por 6 espécimes, sendo um de controle, portanto não submetido a qualquer exercício, e 2 grupos experimentais, ou seja, sujeitos a 2 protocolos diferentes de esforço, sendo um de estrutura intermitente (Esf.Int) e outro de estrutura contínua (Esf.Cont.).

Semanalmente, procedeu-se à pesagem individual dos animais em balança K em P115 (d=0.01g). A amostra global, incluindo o grupo controle, iniciou o programa de treino com peso médio de $39,06g \pm 0,66$, tendo terminado com $38,39g \pm 0,95$.

PROTÓCOLOS DE ESFORÇO

Os animais foram submetidos a 6 semanas de treino em tapete rolante, 5 dias por semana, de acordo com os seguintes protocolos.

1. Esforço Intermitente - Foi constituído por uma prova de 60 minutos diários, divididos em 2 partes de 30 com um intervalo de 10 minutos. Os animais realizaram um esforço intermitente que se caracterizou por uma sucessão de fases de esforço e repouso com a duração de 30 segundos cada. Foi utilizada a velocidade de 975m/h o que equivalia a cerca de 70% da velocidade máxima dos animais.
2. Esforço Contínuo - Foi constituído por uma prova de 60 minutos diários, de exer-

cício contínuo, divididos em 2 partes de 30, com um intervalo de 10 minutos, e desenvolvido a mesma velocidade do grupo anterior.

PREPARAÇÃO DOS TECIDOS

Pelo fato deste trabalho envolver a análise da atividade de algumas enzimas, optamos por sacrificar os animais só após 48 horas da finalização do protocolo experimental (16), precavendo-nos, assim, contra a possibilidade das enzimas apresentarem a sua atividade alterada pela resposta aguda ao exercício (33).

Os 18 animais foram sacrificados por deslocamento cervical, procedendo-se, em seguida, à preparação dos tecidos para posterior análise bioquímica.

Imediatamente após o sacrifício, o músculo gastrocnêmio esquerdo foi exposto, dissecado e cuidadosamente limpo de tecido gorduroso e conjuntivo (9). O músculo foi posteriormente congelado em isopentano refrigerado em azoto líquido e armazenado em arca frigorífica a -80°C para a posterior análise bioquímica.

O tempo que decorreu entre o sacrifício do animal e o congelamento da amostra em isopentano foi, em média, de 30 segundos. Nesta fase, a rapidez constituiu-se como um procedimento fundamental de forma a evitar a perda das enzimas solúveis e algumas características tecidulares (8).

ANÁLISE BIOQUÍMICA

A preparação dos músculos para a análise da atividade enzimática seguiu os seguintes passos sequenciais, de acordo com alguns procedimentos descritos por Berg et al (5):

1. Secagem do músculo em papel de filtro.
2. Pesagem do músculo.
3. Homogeneização pela adição de 15 ml de uma solução tampão de trietanolamina (0,3M, pH 7,6 suplementada com 150mM/l de cloreto de potássio) e por trituração mecânica durante 1 minuto (Istral X1020), seguida de homogeneização ultrasônica (B.Braun Labsonic 2000) durante 10 segundos a 200 watts.
4. Centrifugação a 20000g durante 30 minutos.
5. Recuperação dos sobrenadantes e conge-

- lação até o momento de efetuar as determinações (cerca de 24 horas depois).
6. Todas as análises enzimáticas foram realizadas a 30°C nos sobrenadantes.
 7. Atividade enzimática dos sedimentos não teve significado analítico (19).

CREATINA - QUINASE

A atividade total da CK (CK, EC 2.7.2.3.2.) foi determinada utilizando um "kit" de Boehringer Mannheim, RFA, (CK NAC, 126322) em espectrofotômetro (Bausch Lomb Spectronic 2100 Clinical Analyzer) a 340 nm. A atividade calculada foi expressa em $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$ músculo seco.

Os reagentes foram constituídos por:
 Tampão Glucose:
 Tampão imidazole: 0,1 mol/l, pH 6,7; Glucose: 20 mmol/l; Acetato de Magnésio: 10 mmol/l; EDTA: 2 mmol/l
 Enzimas/coenzima/substrato/ativador
 ADP: 2,0 mmol/l; AMP: 5,0 mmol/l; diadenosina-pentafosfato: 10 $\mu\text{mol}/\text{l}$; NADP: 2,0 mmol/l; fosfato de creatina: 30 mmol/l; HK $\geq$ 2,5 U/ml; G6P-DH $\geq$ 1,5 U/ml; N-acetilcisteína 20 mmol/l.

LACTATO - DESIDROGENASE

A atividade total da LDH (LDH, EC 1.1.1.27) foi determinada através de um "kit" de Boehringer Mannheim, RFA, (LDH opt., 124885) em espectrofotômetro (Bausch Lomb-Spectronic 2100 Clinical Analyzer) a 340 nm. A atividade calculada foi expressa em $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$ músculo seco.

Os reagentes foram constituídos por:
 Tampão/substrato
 Tampão fosfato: 50 mmol/l (pH 7,5); piruvato: 0,6 mmol/l
 NADH: 0,18 mmol/l

CITRATO SINTETASE

A determinação da atividade da CS (CS EC 4.1.3.7.) foi realizada segundo a técnica de Srere (27) tendo obedecido aos seguintes procedimentos.

1. Diluíram-se os sobrenadantes em tampão de trietanolamina (0,3M, pH 7,6 suplementada com 150mM/l de cloreto de potássio) (1+9).
2. Num tubo de ensaio foram adicionados:
 - 200 μl de DTNB [5,5-ditobis-(2-nitrobenzoato)]

- 60 μl de AcCoA
- 1,54 μl de água destilada
- 100 μl de sobrenadante diluído

3. Homogeneizou-se e colocou-se em repouso durante 3 minutos à temperatura ambiente.
4. Adicionou-se 100 μl de OAA (ácido oxaloacético)
5. Leu-se em espectrofotômetro (Bausch Lomb-Spectronic 2100 Clinical Analyzer) o ΔA , por minuto, durante 3 minutos, a 30°C, com intervalos de 1 minutos e a 412 nm. A atividade medida foi expressa em $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$ músculo seco.

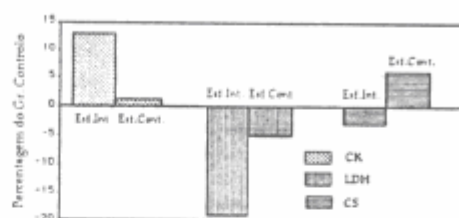
TRATAMENTO ESTATÍSTICO DOS RESULTADOS

Foram utilizados, para além da média, desvio-padrão e amplitude, o coeficiente de correlação linear de Pearson, para relacionar diferentes variáveis, e a ANOVA unidimensional, para a comparação de médias. Sempre que a razão de variância foi significativa, recorreu-se ao método de múltipla separação (teste F de Scheffé). O nível de significância foi estabelecido em 0,05.

RESULTADOS

No Quadro 1 apresentamos os valores médios e respectivos, desvios-padrão da atividade enzimática da CK, LDH e CS para todos os animais dos 3 grupos estudados. De salientar que nenhum grupo foi influenciado de forma estatisticamente significativa na atividade de qualquer das enzimas analisadas. Não obstante, a CK aumentou de forma notória no grupo Esf.Int, a LDH decresceu em todos os grupos experimentais e a CS apareceu mais elevada no grupo Esf.Cont. Na Fig. 1 apresentamos em gráfico de barras, as variações percentuais, relativamente ao grupo controlo, obtidas na atividade das 3 enzimas analisadas para os 2 grupos estudados. Da sua análise podemos constatar que o treino não promoveu alterações profundas na atividade enzimática, embora seja relevante o fato da LDH ter diminuído a sua atividade, para os 2 grupos estudados e a CS só ter aumentado no grupo Esf.Cont.

FIGURA 1 - Variações em percentagem relativamente ao grupo controle da atividade CK, LDH e CS nos 2 grupos de animais submetidos a exercício.



QUADRO 1 - Valores médios ($\bar{x}$) e respectivos desvios-padrão (SD) da atividade enzimática ($\mu\text{mol/min/g}$ de músculo seco) da CK, LDH e CS para os 3 grupos estudados.

GRUPOS	CK	LDH	CS
Controle	5322,8 ±1264,4	1044,9 ±174,5	34,1 ±3,71
Esf.Int.	5993,4 ±1669,0	847,5 ±94,1	32,7 ±4,49
Esf.Cont.	5335,0 ±1768,0	986,2 ±139,8	36,2 ±2,05

DISCUSSÃO

A atividade enzimática da CK, LDH e CS não foi modificada, de forma estatisticamente significativa, em qualquer dos grupos experimentais.

A atividade de CK dos animais de controle ($5322,8 \pm 1264,4$) $\mu\text{mol/min/g}$ de músculo seco é semelhante à descrita por Berg et al. (5) para o músculo vasto lateral de crianças e jovens, e superior à referida por Goubel e Marini (10) para o músculo solear do rato. Este músculo é, no entanto, composto quase exclusivamente por fibras de contração lenta (2,3) que, como se sabe, apresentam uma baixa atividade da CK (30).

Relativamente ao efeito do treino sobre esta enzima, os resultados não têm sido concordantes. É, porém, largamente reconhecida a sua reduzida capacidade de adaptação ao treino de resistência (1,12, 15,

18), sendo o treino de força o tipo de exercício que mais parece influenciar a atividade desta enzima (29).

Apple et al. (1) também não se referiram a qualquer modificação na atividade da CK em maratonistas, após 9 semanas de treino. Todavia, Guy e Snow (11), ao estudarem o efeito do treino e do destreino no cavalo, descreveram diferenças significativas na atividade desta enzima após 5, 10 e 15 semanas de treino de resistência.

Simoneau et al. (25) não encontraram, em humanos, modificações substanciais na atividade da CK após 15 e 38 semanas de treino intermitente. Resultados semelhantes foram apresentados por Simoneau et al. (24) para programas de treino de menor duração. Thorstensson et al. (30) também não se referem a diferenças com elevado significado estatístico ($p < 0,05$) na atividade da CK em 4 indivíduos sujeitos a treino de "sprint" durante 8 semanas.

Não encontramos explicação para o fato do grupo de Esp.Int. ter apresentado a atividade da CK mais elevada, embora a variação não tenha significado estatístico. No entanto, esta ocorrência poderá ser atribuível às grandes variações interindividuais, expressas nos elevados desvios-padrão. Este fato é também visível noutros trabalhos que analisaram a atividade desta enzima (5,10,24,25). Outra explicação possível, estará ligada às características do próprio esforço desenvolvido por este grupo. Estes animais foram os que mais vezes passaram da situação de completa imobilidade à corrida. De 30 em 30 segundos, o tapete parava e, passado o mesmo espaço de tempo, iniciava bruscamente o seu movimento. Este fato, poderá, provavelmente, ter desenvolvido, nos animais, uma resposta, ao início do movimento do tapete apoiada em elevados níveis de tensão, semelhantes aos desenvolvidos pelo treino de "sprint" ou de força.

Esta elevada tensão terá sido também responsável, neste grupo, pelo nível de hipertrofia muscular mais elevado e, em termos gerais, a menor capilarização (26). Tal como se referem Goubel e Marini (10), o treino de força tem um efeito mais fortemente estimulador da atividade desta enzima, do que o treino de resistência, provocando acentuada hipertrofia e, tal como "refere Tesch" (29), não influenciando decisivamente a microcirculação.

A atividade da LDH nos músculos de controle foi ligeiramente superior à descrita por Kovanen et al. (14) para o músculo quadríceps da coxa e semelhante à referida por Buchegger et al. (6) para o tibial anterior do coelho e por Van Handel et al. (31) para o gastrocnêmio branco do rato.

Os 2 protocolos de esforço não influenciaram a atividade da LDH de forma significativa, embora tenha sido observada uma nítida tendência para decrescer o nível da sua atividade com o exercício. Novosdová (17) encontrou, em ratos treinados 30 minutos por dia durante 6 semanas, um decréscimo significativo da LDH total.

Também Guy e Snow (11) referem-se a que o treino de resistência de 5, 10 e 15 semanas induz diminuições significativas na atividade da LDH em diferentes músculos do cavalo. No entanto, Thorstensson et al. (30) encontraram um aumento na atividade da LDH, embora sem significado estatístico, em indivíduos sujeitos a treino de "sprint" com uma importante componente de treino de força. Simoneau et al. (24) também se referem a um aumento na atividade da LDH em indivíduos sujeitos a treino intermitente intenso, com uma duração de 15 semanas. Com o mesmo tipo de treino, Roberts et al. (20) encontraram também resultados semelhantes.

É atualmente aceito que o treino de resistência de longa duração e reduzida intensidade provoca uma acentuada redução na atividade da LDH. A este propósito, Van Handel et al. (31) referem que ratos sujeitos a treino de resistência durante 45 dias apresentam uma diminuição significativa da atividade da LDH.

O decréscimo que observamos na atividade da LDH nos músculos dos animais exercitados, segue a tendência normal de outras investigações com protocolos de esforço de resistência. A reduzida variação relativamente ao grupo Controle, ter-se-á devido à grande intensidade dos exercícios que, tal como é referido por outros autores, tende a não produzir modificações significativas na atividade da LDH (30).

A atividade da CS encontrada nos músculos dos animais pertencentes ao grupo de Controle foi semelhante à descrita por Winder et al. (33) para a porção profunda do quadríceps da coxa do rato, por Van Handel et al. (31) para a porção branca do

gastrocnêmio, também do rato, e por Berg et al. (5) para o vasto lateral de crianças e jovens.

Os 2 protocolos de treino aplicados não provocaram alterações significativas na atividade da CS, embora no grupo Esf. Cont. tenha sido observada uma tendência ligeira para aumentar a sua atividade. O fato da atividade da CS ter decrescido no grupo Esf. Int. poderá prender-se com as razões já referidas quando da abordagem ao comportamento da CK neste grupo de animais.

Também Willis et al. (32) não encontraram modificações significativas na atividade desta enzima em ratos treinados em tapete rolante, durante 5 semanas, 45 minutos/dia com uma velocidade próxima da que utilizamos. Também Baldwin et al. (4) não se referiram a diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$) na atividade da CS em ratos treinados em resistência durante 5 semanas. Costill et al. (7) dizem não haver diferenças estatisticamente significativas na atividade da CS entre 15 mulheres altamente treinadas em resistência e 12 mulheres com um nível médio de treino. Van Handel et al. (31), por seu lado, também não encontraram diferenças significativas na atividade da CS na porção branca do gastrocnêmio de ratos sujeitos a treino de resistência durante 45 dias.

Schantz et al. (23) referem-se a que os atletas de fundo evidenciam, relativamente a sedentários, uma atividade muito elevada da CS. Outros autores têm se referido a aumentos significativos na atividade da CS em músculos sujeitos a treinos crônicos de resistência (22). Deste modo, dada a influência do treino de resistência na atividade da CS, o fato de não terem sido encontradas variações significativas na atividade desta enzima nos 2 grupos experimentais, poderá dever-se, provavelmente, ao fato do programa de treino ter uma duração reduzida, tal como foi constatado por outros autores (11,31,32).

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Centro de Citologia Experimental da Universidade do Porto, na pessoa do Dr. Gomes Carneiro, o apoio fornecido nos doseamentos da atividade enzimática.

ABSTRACT

SOARES, J.M.C. Continuous exercise vs. intermittent exercise. Biochemical adaptation. Brazilian Journal of Sciences and Movement, vol. 4, nº 03, pp 19-25, 1990.

The effects of two exercise regimens (intermittent and continuous endurance) on enzymes activities of mice skeletal muscle were studied. The training programs had a duration of 6 weeks, 5 days/week, and were performed on a motor-driven treadmill. The intermittent group performed the exercise at 975m/h with effort phases of 30 seconds and recovery phases of equal duration. The 2 protocols had the duration of 2 x 30m with a break of 10 minutes, and the continuous group performed the protocols with no recovery phases. The enzymes activities of CK, LDH and CS were analysed. No significant variations were found, in spite of the decrease activity of LDH, and the increase of the CK in the 2 groups and the slight decrease of CS in intermittent group and the increase of CS in the continuous group. The results suggest different ways of enzymatic adaptation to different training programs.

UNITERMS - creatine-kinase, lactate-dehydrogenase, citrate-synthase.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

01. APPLE, F.S.; ROGERS, M.A.; CASAL, D.C.; LEWIS, L.; e LAMP, J.W. Skeletal muscle creatine kinase MB alterations in women marathon runners. Eur. J. Appl. Physiol. 56:49-52, 1987.
02. ARMSTRONG, R.B.; LAUGHIN, M.H.; SCHWANE, J.A.; ROME, L. e TAYLOR, C.R. Metabolism of rats running up and down as incline. J. Appl. Physiol. 55(2):518-521, 1983.
03. ARMSTRONG, R.B. e PHELPS, R.O. Muscle fiber type composition of the rat hindlimb. Am. J. Anatomy, 17:259-272, 1984.
04. BALDWIN, K.M.; COOKE, D.A. e CHEDLE, W.G. Time course adaptation in cardiac and skeletal muscle to different running programs. J. Appl. Physiol., 42(2):267-272, 1977.
05. BERG, A.; KIM, S.S. e KEUL, J. Skeletal muscle enzyme activities in healthy young subjects. Int. J. Sports Med., 7:236-239, 1986.
06. BUCHEGGER, A.; NEMETH, P.M.; PETTE, D. e REICHMANN, H. Effect of chronic stimulation on the metabolic heterogeneity of the fiber population in the rabbit tibialis anterior muscle. J. Physiol. London, 35:109-119, 1984.
07. COSTILL, D.L.; FINK, W.J.; FLYNN, M. e KIRWAN, N. Muscle fiber composition and enzyme activities in elite female distance runners. Int. J. Sports Med. (Suppl.), 8:103-106, 1987.
08. DUBOWITZ, V. e BROOK, M.H. Muscle Biopsy: A modern Approach. Vol. 2 in the Series: Major Problems in Neurological Sciences. W.B. Saunders Company Ltd. Suffolk, 1973.
09. DUDLEY, G.A.; ABRAHAM, M.M. e TERJUNG, R.L. Influence of exercise intensity and duration on biochemical adaptations in skeletal muscle. J. Appl. Physiol., 53(4):844-850, 1982.
10. GOUBEL, F. e MARINI, J.F. Fibre type transition and stiffness modification of soleus muscle of trained rats. Pflügers Arch., 410:321-325, 1987.
11. GUY, P.S. e SNOW, D.H. The effect of training and detraining on muscle composition in the horse. J. Physiol. London., 269:33-51, 1977.
12. HAMEL, P.; SIMONEAU, J.A.; LORTIE, G.; BOULAY, M.R. e BOUCHARD, C. Heredity and muscle adaptation to endurance training. Med. Sci. Sports Exerc., 18(6):690-696, 1986.
13. JANSSON, E. e SYLVÉN, C. Creatine kinase MB and citrate synthase in type I and type II muscle fibres in trained and untrained. Acta Physiol. Scand., 54:207-209, 1985.
14. KOVANEN, V.; SUOMINEN, H. e HEIKKINEN, E. Connective tissue of "fast" and "slow" skeletal muscle in rats effects of endurance training. Acta Physiol. Scand., 108:173-180, 1980.
15. MARINI, J.F. L'étude des adaptations métaboliques du muscle squelettique. Science et Motricité, 1:36-45, 1987.
16. MARTINI, I.P. Predictable adaptation by skeletal mitochondria to different exercise training workloads. Comp. Biochem. Physiol., 88B(1):273-276, 1987.
17. NOVOSKOVA, J. Lactic dehydrogenase isoenzymes in serum and tissues after exercise in rats. Biochemistry of Exercise. Medicine and Sport. Vol. 3. Poortmans, J. (Ed.), Karger, Basel, 1968, p.254-258.
18. OSCAI, L.B. e HOLLOSZY, J.O. Biochemical adaptations in muscle. II. Response of mitochondrial adenosine triphosphatase, creatine phosphokinase, and adenylate kinase activities in skeletal muscle to exercise. J. Biol. Chem. 246(2):6968-6972, 1971.
19. PLAGHGI, E.; COLSON-VAN, M.; BECKERS-BLEUKX, G. e MARECHAL, G. Creatine, creatinekinase and glycolytic enzymes in regeneration rat gastrocnemius. Adv. Physiol. Sci. Vol. 24, Mechanisms of Muscle Adaptation to Functional Requirements., 1981, p.351-358.

20. ROBERTS, A.D.; BILLETTER, R. e HOWARD, H. Anaerobic muscle enzyme changes after interval training. *Int.J.Sports Med.*, 3:18-21, 1982.
21. SALTIN, B. e GÖLLNICK, P.D. Skeletal muscle adaptability; significance for metabolism and performance. *Handbook of Physiology - Skeletal Muscle*. Sec.10, Chapt. 19, Bethesda, MD, Am. Physiol.Soc., 1983, p.555-631.
22. SCHANTZ, P.G. e HENRIKSSON, J. Enzyme levels of the NADH shuttle systems: measurements in isolated muscle fibres from humans of differing physical activity, *Acta Physiol.Scand.*, 129: 505-515, 1987.
23. SCHANTZ, P.; SÖBERG, B. e SVEDENHAG, J. Malate-aspartate and alpha-glycerophosphate shuttle enzyme levels in human skeletal muscle: methodological considerations and effect of endurance training. *Acta Physiol.Scand.*, 128: 397-407, 1986.
24. SIMONEAU, J.-A.; LORTIE, G.; BOULAY, M.R.; MARCOTTE, M.; THIBAUT, M.C. e BOUCHARD, C. Inheritance of human skeletal muscle and anaerobic capacity adaptation to high-intensity intermittent training. *Int.J.Sports Med.* 7:167-171, 1986.
25. SIMONEAU, J.-A.; LORTIE, G.; BOULAY, M.R.; MARCOTTE, M.; THIBAUT, M.D. e BOUCHARD, C. Effects of two-intensities intermittent training programs interspaced by detraining on human skeletal muscle and performance. *Eur.J.Appl.Physiol.*, 56:516-521, 1987.
26. SOARES, J.M. Abordagem fisiológica do Esforço Intermitente: programa especial de treino, centrado no esforço do guarda-redes de andebol, para aumentar a capacidade muscular utilizando um modelo animal. Provas de Doutoramento, I.S.E.F., Universidade do Porto, 1988.
27. SRERE, P.A. Citrate synthase. *Methods Enzymol.* 13:3-5, 1969.
28. SVEDENHAG, J.; HENRIKSSON, J. e SYLVÉN, C. Dissociation of training effects on skeletal muscle mitochondrial enzymes and myoglobin in man. *Acta Physiol.Scand.*, 117:213-218, 1983.
29. TESCH, P.A. Acute and long-term metabolic changes consequent to heavy-resistance exercise. *Med.Sport Exercise*, 26:67-89, 1987.
30. THORSTENSSON, A.; SJÖDIN, B.; TESCH, P. e KARLSSON, J. Actomyosin ATPase, myokinase, CPK and LDH in human fast and slow twitch muscle fibres. *Acta Physiol.Scand.*, 99: 225-229, 1977.
31. VAN HANDEL, P.J.; WATSON, P.; TROUP, J. e PLYLEY, M. Effects of treadmill running on oxidative capacity of regenerated skeletal muscle. *Int. J.Sports Med.*, 2:92-96, 1981.
32. WILLIS, W.T.; BROOKS, G.A.; HENDERSON, S.A. e DALMAN, P.R. Effects of iron deficiency and training on mitochondrial enzymes in skeletal muscle. *J.Appl.Physiol.*, 24:2442-2446, 1987.
33. WINDER, W.W.; BALDWIN, K.M. e HOLLOSZY, J.O. Enzymes involved in ketone utilization in different types of muscle: adaptation to exercise. *Eur.J.Biochem.*, 47:461-467, 1974.

ENDEREÇO DO AUTOR / AUTHOR ADDRESS

José Manuel da Costa Soares
(Gabinete de Fisiologia do Exercício)
Faculdade de Ciências do Desporto e de Educação Física
Praça Pedro Nunes
4000 Porto
Portugal