



## EFICIÊNCIA BIOENERGÉTICA E EFICIÊNCIA DE TRABALHO – REVISÃO DE CONCEITOS E LIMITAÇÕES PRÁTICAS

---

**Benedito Pereira**

Universidade de São Paulo – Brasil

**Tácito Pessoa de Souza Junior**

Universidade Federal do Paraná – Brasil

**Resumo:** Para realizar trabalho, as células necessitam de energia obtida de moléculas de trifosfato de adenosina (ATP), cuja disponibilização ocorre por hidrólise dessa molécula, sendo sua eficiência abaixo de 100% devido às características dissipativas do metabolismo celular. Segundo a Termodinâmica, a eficiência é inversamente proporcional à intensidade com que a energia é disponibilizada e utilizada. Assim, o exercício físico, por apresentar grande demanda bioenergética ao organismo, é uma situação em que a eficiência, do ponto de vista termodinâmico, é baixa. O objetivo desta revisão é discutir os efeitos do exercício físico sobre a eficiência bioenergética e a eficiência de trabalho (grosseira), a partir da perspectiva da Termodinâmica. A revisão foi realizada utilizando as bases de dados do MEDLINE, Google Acadêmico e LILACS.

**Palavras-chave:** termodinâmica; exercício físico; estresse oxidativo.

### INTRODUÇÃO

O objetivo desta revisão é discutir os efeitos do exercício físico de longa duração sobre a eficiência bioenergética e a eficiência de trabalho (grosseira), tendo como base os conhecimentos da Termodinâmica e da Bioenergética (FEINMAN; FINE, 2007). Valores atualizados recentemente para a eficiência bioenergética mostram que indivíduos possuem altos índices para essa variável. De fato, o valor da energia liberada com a hidrólise de ATP, que foi estimado como sendo em torno de 30,5 kJ/mol em décadas anteriores a 1990, nos últimos anos passou para 55,5 kJ/mol e, mais recentemente, para 60-70 kJ/mol (SMITH et al., 2005). Como consequência, a eficiência bioenergética, independentemente do substrato utilizado, também teve um grande

acréscimo nos últimos anos com esses valores, indo de 40% a até 75% ou mais (SMITH et al., 2005).

Como as leis da Termodinâmica impõem que a eficiência bioenergética seja inversamente proporcional à intensidade com que o fluxo de energia transcorre pelo sistema, esses valores podem ser reduzidos em situação de maior necessidade bioenergética, como no caso do exercício físico. Esse fato é comprovado por estudos realizados com mitocôndrias retiradas de músculos de indivíduos sedentários e também de treinados, após a realização de exercício físico prolongado, que revelam que, apesar da velocidade do ciclo de Krebs (vTCA) encontrar-se elevada no repouso em função da realização do exercício físico, a síntese de ATP (vATP) encontra-se inalterada nessa situação em indivíduos treinados relativamente aos não treinados, submetidos ao mesmo tipo de esforço físico (BEFROY et al., 2008).

Verificaram ainda que a razão vATP/vTCA (indicador de acoplamento mitocondrial) está significativamente reduzida em mitocôndrias de indivíduos treinados relativamente aos sedentários no repouso, após o esforço físico realizado, significando que há elevação no desacoplamento mitocondrial com o treinamento físico. Ou seja, o poder redutor elevado intramitocondrialmente, devido ao exercício físico, não é totalmente aproveitado na síntese de ATP. Um possível benefício do desacoplamento mitocondrial com o TFE é a indução de queda no potencial de membrana interna dessa organela, resultando em redução concomitante nas possibilidades de formação de EROs intramitocondriais nesta condição (POWERS et al., 2011).

A importância desses estudos para a melhor compreensão do desempenho físico-esportivo (DFE) em atividades físicas prolongadas reside no fato de que dentre os seus numerosos fatores determinantes, organizados em um modelo que integra o consumo máximo de oxigênio ( $VO_{2max}$ ), limiar de lactato sanguíneo e eficiência muscular, o último fator é o que vem sendo considerado a variável mais relevante para esse tipo de atividade física (COYLE, 2005). Esse fato é ressaltado por Coyle em sua revisão, quando descreve os resultados dessa variável obtidos da atual recordista mundial da maratona Paula Radcliff (COYLE, 2005). Paula Radcliffe, do Reino Unido, é a recordista mundial feminina com o tempo de 2 horas, 15 minutos e 25 segundos, estabelecido na Maratona de Londres, em 13 de abril de 2003.

Para Coyle, apesar de o  $VO_{2max}$  não ter sido alterado pelo treinamento físico-esportivo (TFE) entre os anos de 1995 e 2003, foi verificado que a eficiência de corrida dessa atleta passou de 53 para 48 mL/kg/min de oxigênio consumido, significando uma melhoria de 9% variável. A não modificação no  $VO_{2max}$  constatada neste caso indica que essa variável parece não ser uma boa referência para se fazer estimativas quanto ao DFE (NOAKES, 2008). Outros pesquisadores relataram que o  $VO_{2max}$  não possui relações com DFE e que a eficiência de trabalho, capacidade

anaeróbia, tipo de substrato utilizado e velocidade de consumo de oxigênio no máximo estado estável possuem poucas relações com a máxima distribuição do oxigênio pelo sistema circulatório (LEVINE, 2008).

Mesmo assim, eficiência de trabalho tem sido utilizada extensivamente para verificar como a energia química presente no organismo é convertida em potência mecânica durante o exercício realizado em *steady state* no cicloergômetro (HOPKER et al., 2009). Portanto, como a eficiência de trabalho é avaliada através de mensurações feitas no  $VO_{2max}$ , essa variável pode ser questionada quanto a sua utilidade para diagnosticar DFE. O mesmo se aplica à suposição de que eficiência bioenergética possa ser avaliada por meio de dados obtidos de eficiência de trabalho.

## EFICIÊNCIA BIOENERGÉTICA E EXERCÍCIO FÍSICO

Estudos envolvendo eficiência bioenergética podem ser realizados por meio de mensurações na quantidade de calor liberada diretamente de tecidos, órgãos e células do organismo (KEMP, 1993). Como mensurar essa variável em organismo intacto, acondicionado em câmara específica, como se faz em calorimetria direta, requer condições de difícil controle, mais recentemente foram desenvolvidos sensores de temperatura que podem ser introduzidos no organismo com o intuito de avaliar o calor liberado do músculo esquelético na corrente sanguínea, inclusive durante a realização de exercício físico (KRUSTRUP et al., 2003).

Estudos realizados de maneira direta, utilizando sensores de calor, concluíram que sua produção pelo músculo esquelético aumenta gradualmente à medida que o trifosfato de adenosina (ATP) é produzido, utilizando-se processos oxidativos relativamente aos não oxidativos (GONZALEZ-ALONSO et al., 2000). Outros autores determinaram, por intermédio desse procedimento, que a eficiência mecânica no ciclismo não se relaciona com a determinada intramitocondrialmente, tanto no exercício físico intenso (alto percentual de consumo de oxigênio) quanto no moderado (moderado consumo de oxigênio) (KRUSTRUP et al., 2003).

Eficiência bioenergética foi avaliada neste último trabalho medindo-se a razão P/O no estado três mitocondrial *in vitro*, em que se tem máxima estimulação pelo difosfato de adenosina (ADP), significando ATP produzido por oxigênio consumido (HINKLE, 2005). Outro dado obtido pelo grupo foi o de que o estado de treinamento não modificou a eficiência mitocondrial, mesmo após realização de exercício físico submáximo, sendo seu valor reduzido se sua duração tornar-se prolongada, mantendo-se o nível da intensidade (KRUSTRUP et al., 2003). Portanto, pode-se dizer que tanto a intensidade elevada como a duração do exercício físico podem afetar negativamente a eficiência bioenergética do organismo.

Por outro lado, existem alguns estudos que mostraram haver relações diretas entre desempenho físico e eficiência de trabalho, sugerindo que seu valor possa ser elevado pelo treinamento físico (JOYNER; COYLE, 2008). Contudo, dados obtidos utilizando o procedimento indireto da quantificação da eficiência bioenergética demonstraram que o treinamento físico exerce pouco ou nenhum efeito sobre os valores da eficiência de trabalho em indivíduos treinados (RAICHLEN et al., 2011). Outro dado interessante sobre essa variável envolve sua deterioração com o aumento na intensidade ou na duração do esforço físico, da mesma forma como acontece com a eficiência bioenergética (SPROULE, 1998). Embora controverso, a idade avançada também parece ser fator negativo para essa variável (MIDGLEY et al., 2007).

Hochachka (2003) e seu grupo demonstraram que ocorrem poucas modificações nas concentrações de diversos substratos no meio extra e intracelular em decorrência da realização do exercício físico, mas seus fluxos encontram-se grandemente elevados. Ao todo foram medidas, aproximadamente, 60 substâncias importantes para a funcionalidade do metabolismo celular nas condições experimentais utilizadas. Portanto, uma possível explicação para a queda na eficiência bioenergética e metabólica durante o exercício físico é o intenso *turnover* de ATP e de substratos ocorrido nesta condição. De fato, vias metabólicas destinadas à formação de ATP, como a glicólise e a fosforilação oxidativa, apresentam relações diretas entre velocidade de fluxo de intermediários por elas, consumo de substratos e eficiência bioenergética (ALEDO; DEL VALLE, 2004).

Foi demonstrado em termos teóricos que, se na via glicolítica a energia liberada da glicose for aproveitada no valor correspondente à máxima possibilidade de formação de ATP, ou seja, de quatro moléculas ATPs sem serem consideradas as duas que são normalmente utilizadas na primeira fase da glicólise (máxima eficiência), haverá, como consequência, queda acentuada na velocidade do fluxo de seus intermediários. Mais precisamente, quanto mais ATPs forem produzidos em uma via metabólica, menor se torna seu fluxo de substratos (ALEDO; DEL VALLE, 2002). Isso significa que, quanto maior for a eficiência bioenergética, menor será a velocidade com que substratos sejam consumidos e vice-versa. Para atividades físicas prolongadas, como a maratona, indivíduos mais eficientes podem manter o nível de intensidade com que a prova é desenvolvida, mas com menor consumo de seus substratos bioenergéticos.

Esses estudos foram realizados por Aledo, que mostrou haver nítida relação entre velocidade de fluxo metabólico e mudanças na disponibilidade de energia livre em condições de desequilíbrio (ALEDO, 2001). Como o metabolismo celular trabalha sempre nesta condição, é possível afirmar que qualquer situação que imponha

menor disponibilidade de energia livre, devido à indução de queda na eficiência metabólica e bioenergética, irá resultar no incremento do fluxo de substratos pelas vias metabólicas e acelerar o processo de consumo dos mesmos. O mesmo raciocínio foi utilizado previamente por Constable et al. (1987) e colaboradores na análise dos efeitos do treinamento físico sobre o metabolismo oxidativo. Para esse grupo, o aumento no número de mitocôndrias no tecido muscular, devido ao treinamento físico, pode implicar menor fluxo de elétrons na cadeia respiratória e elevar a eficiência bioenergética, resultando em menor taxa de consumo de oxigênio e de substratos metabólicos.

As consequências dos dados previamente revisados são evidentes para a prática de exercícios físicos prolongados intensos, objetivando elevação no DFE, ou para aqueles que têm a intenção de se beneficiar com a prática moderada desse tipo de exercício físico. No caso do atleta, queda na eficiência bioenergética durante o exercício intenso e prolongado pode ser prejudicial ao DFE, porque pode precipitar a fadiga; por outro lado, essa condição pode protegê-lo contra o estresse oxidativo.

Não há indícios de que formas alternativas de treinamento possam elevar a eficiência bioenergética do organismo humano, apenas em relação ao caso que será discutido adiante referente à eficiência de trabalho. No caso do indivíduo comum, queda na eficiência bioenergética com o prolongamento da atividade com a manutenção da sua intensidade pode ser utilizada como justificativa para a prática dessa forma de atividade física no que diz respeito à saúde, principalmente no controle do peso corporal e doenças possivelmente relacionadas a ele.

## **EFICIÊNCIA BIOENERGÉTICA E ESTRESSE OXIDATIVO**

Um fato importante relacionado com modificações na eficiência bioenergética pelo exercício físico intenso prolongado, levando-se em conta o metabolismo mitocondrial, diz respeito ao conceito de estresse oxidativo (ADAM-VIZI; CHINOPOULOS, 2006). Estresse oxidativo é normalmente definido como desbalanço favorável à maior velocidade de produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), relativamente a capacidade antioxidante de organismos aeróbios. Essa definição foi atualizada recentemente com a inclusão do desbalanço ocorrido no estado redox celular (razão entre redução e oxidação), resultante da produção elevada de ATP ou seu consumo em grande quantidade devido à alta demanda de energia, como no caso do exercício físico intenso (ALONSO-ALVAREZ; METCALFE, 2010). Nesse caso, o estado redox celular é avaliado por meio de mensurações na razão  $\text{NAD}^+/\text{NADH}$ . Embora EROs possam desempenhar alguns papéis importantes no organismo, como proteção contra agentes patogênicos, EROs são consideradas espécies químicas

causadoras de lesões oxidativas intracelulares, com suas formações dependentes de potencial de membrana mitocondrial elevado.

Segundo a hipótese quimiosmótica da formação de ATP, durante o processo de transferência de elétrons pela cadeia respiratória intramitocondrial, há formação de gradiente de prótons entre o espaço intramembranar e a matriz mitocondrial, sendo a energia deste gradiente utilizada pela ATP sintetase na síntese de ATP. Dissipações de energia do gradiente de prótons, portanto, diminuem a eficiência bioenergética, mas ao reduzirem o potencial de membrana mitocondrial, contribuem para que menos EROs sejam formadas nessas organelas (RADAK et al., 2005). O mesmo pode ocorrer com o incremento intracelular da eficiência bioenergética, porque quanto mais ATP for produzido, menor se torna o potencial de membrana. Portanto, qualquer desbalanço ocorrido com os valores da eficiência bioenergética pode resultar em estresse oxidativo. No repouso, por exemplo, estresse oxidativo pode ocorrer principalmente após o término do esforço físico, porque se nota neste estado alto potencial de membrana e aumento considerável no aporte de oxigênio tecidual (BARJA, 2007). Esse estado poderia ser agravado pelo treinamento físico, caso a eficiência no aproveitamento de poder redutor produzido no ciclo de Krebs não fosse parcialmente reduzida no repouso, como citado antes (BEFROY et al., 2008).

Uma possibilidade cogitada quanto ao melhor aproveitamento da energia do gradiente de prótons mitocondrial na formação de ATP, tornando o desperdício energético menor durante o exercício físico prolongado, é a possível queda na atividade de proteínas desacopladoras de membrana mitocondrial interna (UCP-3) em músculos esqueléticos com o treinamento neste tipo de atividade física (TONKONOGLI et al., 2000). Contudo, caso essa queda seja de fato constatada, isso pode ser prejudicial à proteção antioxidante em mitocôndrias do tecido muscular, porque pode resultar em maior formação de EROs intracelular (BROOKES, 2005). De fato, aumento do metabolismo basal correlaciona-se com elevação na expressão de proteínas UCP-3, resultando na prevenção da formação de EROs mesmo quando há grande potencial elétrico de membrana (BOSS et al., 2000). O resultado final esperado, devido à elevação na atividade dessas proteínas, é a redução no potencial de membrana mitocondrial interna e menor possibilidade de formação de EROs nesta organela.

Outro aspecto importante envolvendo exercício físico e estresse oxidativo relaciona-se com modificações na temperatura corporal, resultantes de queda na eficiência bioenergética possivelmente comprometida pelo exercício físico intenso (SPEAKMAN; KROL, 2010). Essa afirmação diz respeito à hipótese de que existem situações em que animais vivenciam limitações fisiológicas, metabólicas e bioener-

géticas intrínsecas que ultrapassam suas necessidades de consumo de substratos, sendo sugerido que restrições ocorridas em seus desempenhos possam ser por causa de suas incapacidades em utilizar a energia ou fontes disponíveis desses substratos. Essa hipótese foi denominada “limite de dissipação de calor” (SPEAKMAN; KROL, 2011). Ou seja, se o animal consome mais energia do que consegue liberar o calor produzido, o resultado é o aumento na temperatura interna (hipertermia), podendo ocorrer problemas fisiológicos graves ao organismo. Esses efeitos estão relacionados com danos ocorridos em proteínas, indução de proteínas de choque térmico, elevação na resposta inflamatória, apoptose, hipóxia, danos em DNA de células germinativas, estresse oxidativo, disfunção mitocondrial, danos hepáticos, isquemia cerebral, queda na função da barreira hematoencefálica e morte de embrião em desenvolvimento (SPEAKMAN; KROL, 2011).

Sabe-se há muito tempo que o DFE é prejudicado por temperaturas corporais acima das normalmente apresentadas pelo organismo humano (NYBO, 2008). Além disso, mesmo sendo benéfico ao organismo o aumento moderado na temperatura corpórea, essa condição pode contribuir para a ocorrência de hipertermia, uma vez que isso favorece no músculo esquelético aumento da velocidade de todas as reações químicas do metabolismo celular e na condução nervosa. Ou seja, o problema relacionado com queda no desempenho durante a realização do esforço físico pode não envolver somente aporte de substratos ou suas baixas quantidades em tecidos musculares, mas também modificações negativas ocorridas na eficiência metabólica e bioenergética (HAWLEY et al., 2006).

Pode-se dizer, além disso, que o próprio consumo de grandes quantidades de alimentos, visando a supercompensação de substratos no organismo, pode favorecer a hipertermia, uma vez que há dissipação energética durante o processo digestório de suas moléculas. Outro exemplo relaciona-se com o catabolismo de moléculas de glicogênio por glicogênio fosforilases. Quando o teor de glicogênio intracelular encontra-se elevado acima do normal, glicogênio fosforilases ligam-se mais fortemente às moléculas de glicogênio com elevação concomitante em suas atividades catalíticas, resultando em maior catabolismo dessa molécula com liberação de parte de sua energia na forma de calor (HAWLEY et al., 2006).

Ciclos de substratos denominados ciclos fúteis estão presentes em diversas etapas do metabolismo celular e normalmente desperdiçam energia ativamente na forma de calor (NEWSHOLME, 1978). Esses ciclos são formados por enzimas que realizam a transformação de substratos em produtos e vice-versa. Na via glicolítica encontra-se, por exemplo, o ciclo envolvendo as enzimas fosfofrutoquinase I e frutose difosfatase. Quando um atleta se prepara para realizar os 100 metros rasos, hormônios adrenérgicos ativam ambas as enzimas e elevam o consumo intracelular de glicose

e glicogênio. Como nesse processo ATP é utilizado como substrato, e não como fonte de energia, a energia encontra-se continuamente sendo desperdiçada, uma vez que o atleta não a está utilizando para realizar o exercício físico (NEWSHOLME; PARRY-BILLINGS, 1992).

Considerações sobre esse tema, envolvendo a temperatura corporal e exercício físico, são importantes no contexto bioenergético, porque taxa metabólica, dimensões corporais e liberação de calor para o meio ambiente por parte do organismo estão intimamente relacionados (COYLE, 2005). Além disso, calor é produzido como produto de todas as reações metabólicas do organismo, sendo sua velocidade modificada dependendo do que o animal estiver fazendo. De fato, atividade física, digestão e temperatura ambiente abaixo ou acima de um valor crítico podem elevar a demanda por energia acima do valor basal, resultando em incremento na produção de calor, principalmente porque se sabe que sua produção em grandes quantidades corresponde ao valor do  $VO_{2max}$  e à velocidade das reações do metabolismo celular (SPEAKMAN; KROL, 2011).

## MEDIDAS DA EFICIÊNCIA ENERGÉTICA

Calorimetria direta e sensores de temperatura colocados no organismo para mensuração da eficiência bioenergética são muito dispendiosos devido ao alto custo de equipamentos e procedimentos técnicos. Isso faz com que pesquisadores utilizem muito pouco esse procedimento. O procedimento utilizado preferencialmente em pesquisas sobre eficiência bioenergética denomina-se calorimetria indireta, porque se caracteriza pela quantificação indireta da quantidade de energia aproveitada pelo organismo em situação de exercício físico. No seu cálculo, o equivalente calórico do consumo de oxigênio em *steady state* e velocidade de trocas respiratórias (RER) são utilizados para calcular a energia utilizada, com a eficiência expressa como percentagem do total de energia liberada [(trabalho/energia utilizada) x 100]. Para a avaliação da eficiência grosseira durante a corrida na esteira rolante são utilizados basicamente os mesmos princípios. Quando se utiliza o procedimento indireto na mensuração da eficiência bioenergética do organismo por meio desse procedimento, os valores são utilizados de forma comparativa para classificar indivíduos como sendo mais ou menos econômicos (SAUNDERS et al., 2004).

Esse procedimento impõe que as mensurações apresentem dados com valores aproximados, já que em situação normal de exercício físico diversos substratos contribuem na obtenção de energia pelo organismo e cada um deles tem valor energético ligeiramente diferenciado se expresso por litro de oxigênio consumido (STUBBS et al., 1997). Além disso, tal procedimento não discrimina a quantidade de energia liberada para síntese de ATP por processos não oxidativos (SCOTT, 2005).



Essa observação se torna importante no estudo da eficiência grosseira, porque estimativas sobre essa variável dependem de realizações experimentais em que se nota grande contribuição energética dependente do metabolismo de substratos de forma não oxidativa (GORDON et al., 2011). Ou seja, a variação de resposta normalmente exibida por indivíduos avaliados quanto ao  $VO_{2max}$  e eficiência grosseira pode ser devido à presença de diferenças na capacidade anaeróbia exibida pelos participantes do experimento.

Quanto à análise da eficiência grosseira a partir de resultados obtidos do  $VO_{2max}$ , para alguns autores, dados obtidos com essa variável em situação experimental, normalmente realizados em laboratórios, não retratam a realidade de como uma corrida é normalmente desempenhada (MIDGLEY et al., 2007). Ou seja, investigações, utilizando normalmente exercício com carga sendo elevada progressivamente (protocolo incremental) para avaliar respostas fisiológicas, não condizem com situações práticas normalmente vivenciadas pelo atleta, já que seus treinamentos se baseiam principalmente no modelo da sobrecarga intermitente. Além disso, treinamento intermitente com o objetivo de elevar o  $VO_{2max}$  exerce efeitos bastante variados.

Uma crítica normalmente feita por Noakes sobre esse tema é a de que a imposição externa de como o exercício deve ser realizado se contrapõe a sua prática em situação normal, já que, neste caso, o indivíduo tem naturalmente liberdade para escolher o melhor padrão de movimento para realizar qualquer tipo de tarefa motora (NOAKES, 2011). Quanto a isso, há indícios de que quando animais se exercitam em situação controlada, mas livres para desempenhar o esforço físico, o padrão escolhido está sempre de acordo com a tentativa de realizar o exercício com o menor desperdício energético possível (HOYT et al., 2006). Ou seja, amplitude e frequência de passadas diferentes das que o organismo está normalmente acostumado ou naturalmente constituído para executar tendem a resultar em maior dispêndio metabólico e bioenergético (SRINIVASAN, 2009). De fato, para determinado nível de velocidade, frequência e amplitude de passada, os humanos parecem escolher o padrão que menos promove dispêndio energético.

Há indícios de que o grau de complexidade da tarefa motora realizada por humanos também interfere nas suas taxas metabólicas específicas (CHAISSON, 2011). Neste trabalho o autor utiliza normalmente o *erg* como meio de expressar a energia utilizada na realização de trabalho (*erg/s/g*), que é a unidade de energia no sistema *centímetro-grama-segundo* (CGS). O *erg* é uma unidade bastante pequena que representa o trabalho feito por uma força de uma dina exercida ao longo de um centímetro. A unidade de potência é o *erg* por segundo, *erg/s* ( $1 \text{ erg} = 10^{-7} \text{ J}$ ).

Outro aspecto a ser frisado diz respeito ao nível de habilidade motora apresentado pelos participantes do experimento, uma vez que foi demonstrado que a

prática de exercícios destinada à melhoria da coordenação motora reduz o custo energético e metabólico do desempenho e diminui significativamente a ativação de unidades motoras (SPARROW; NEWELL, 1998; LAY et al., 2002). Além disso, é aceito que existe tendência natural de homens utilizarem soluções ótimas para problemas motores em termos do seu custo em energia, e que isso está relacionado com fatores evolutivos da espécie (OLIVEIRA et al., 2005). Estudos sobre os efeitos de alterações na técnica de corrida ou em parâmetros biomecânicos na eficiência de trabalho de triatletas mostraram serem efetivos sobre essa variável (DALLAM et al., 2005).

De maneira mais específica, é ressaltado, inclusive por Noakes e seu grupo, que os limites de temperatura centrais estabelecidos como limitantes para o desempenho físico (39,5°C a 40°C) são mais facilmente atingidos pelo organismo quanto se impõe a este a estratégia de corrida, relativamente ao desempenho livre (NYBO, 2008). Ou seja, indivíduos ajustam normalmente a potência de trabalho no sentido de manter a temperatura corporal abaixo de valores críticos. Para os autores, a adoção de valores críticos de temperatura corpórea baseia-se na suposição de que homens devem atingir a temperatura crítica para poder desencadear respostas fisiológicas suficientes para impedir que seu valor se eleve ainda mais. Isso significa que, ao se atingir valores críticos de temperatura, segundo essa proposta, estímulos são gerados no organismo que o induzem ao término do exercício físico realizado (MARINO, 2004).

Essa proposta, que considera o organismo como uma entidade passiva frente aos estímulos ambientais, contraria a proposta do “modelo antecipatório” (MARINO, 2004). Neste caso, o organismo é considerado uma entidade que utiliza ativamente o aumento da sua temperatura corporal para terminar ou reduzir a intensidade do exercício físico, evitando com isso danos sérios a ele. Para justificar essa proposta é utilizada pelos autores a noção de teleantecipação (ULMER, 1996). Outra base teórica envolvida diz respeito à noção de homeostase preditiva (MOORE-EDE, 1986). Homeostase preditiva, segundo Moore-Ede, relaciona-se com mudanças antecipadas em variáveis fisiológicas ou metabólicas, por exemplo, que visam preparar o organismo para o desempenho de certo tipo de comportamento.

Ciclos de substratos envolvendo a fosfofrutoquinase-I e frutose difosfatase da via glicolítica são previamente ativadas no músculo esquelético antes da realização do exercício, devido aos estímulos oriundos de descargas adrenérgicas (NEWSHOLME, 1978). Na verdade, diversos aspectos fisiológicos, metabólicos e bioenergéticos do organismo são previamente ativados ao exercício físico, preparando-o para a demanda bioenergética elevada que se segue, sendo o exemplo prévio apenas um dentre vários outros disponíveis na literatura (VIRU, 1993).

Isso significa que quando os indivíduos se exercitam em condições livres para determinar sua intensidade e frequência de passada, os resultados obtidos são bastante diferentes dos estudos realizados com intensidades fixas. Portanto, segundo Noakes, a imposição de estratégia de corrida para o indivíduo interfere sensivelmente na sua percepção do esforço físico (escala de Borg), tornando o organismo incapaz de antecipar o término do exercício físico como medida preventiva de uma possível catástrofe sistêmica (TUCKER; NOAKES, 2009). Isso faz com que este fenômeno possa não ser observado em estudos onde a intensidade do exercício é externamente imposta, uma vez que as respostas fisiológicas nessas condições são proporcionais à intensidade fixada e, dessa forma, em acordo com a taxa metabólica.

Estudos realizados envolvendo estratégia de prova estável e contínua, relativamente à estratégia variada, mostraram que nesta última condição ocorre menor estresse no organismo, porque foi obtida nos experimentos utilização de menor percentual de  $VO_{2max}$  e menor produção de lactato nesta condição, em que se manteve a mesma quantidade de esforço físico relativamente ao exercício contínuo (BILLAT et al., 2006). Billat, apesar de muitos trabalhos ressaltarem a importância da constância da velocidade em vez de sua variação e, portanto, de constância na velocidade do trabalho metabólico, enfatiza que maratonistas geralmente apresentam variação no padrão de corrida que pode ser da ordem de 5% ou mais. Além disso, deixa claro que há grande dificuldade por parte dos corredores em manter sua velocidade constante durante o evento, provavelmente devido à temperatura, relevo acidentado e velocidade do vento, assim como a própria duração da corrida (ABBISS; LAURSEN, 2008).

## **CAPACIDADE ANAERÓBIA E EFICIÊNCIA DE TRABALHO**

Jung (2003) descreve em seu trabalho diversos dados que comprovam a importância do treinamento de força para o desempenho em provas atléticas de longa duração. Na verdade, o autor faz menção ao fato de que, apesar de tradicionalmente se considerar o  $VO_{2max}$  e o limiar anaeróbio fatores limitantes do desempenho neste tipo de atividade física, mais recentemente fatores relacionados com capacidade anaeróbia também estão sendo considerados (MYBURGH, 2003). Neste caso, eficiência de trabalho é o fator mais citado pelo autor, porque há relatos de que o treinamento de força pode elevar os valores desta variável, sendo esses efeitos relacionados com melhorias nas características neuromusculares, recrutamento de fibras e redução no tempo de contato com o solo durante a corrida. Portanto, se o treinamento de força eleva o desempenho em exercícios físicos prolongados, seu impacto deve se localizar principalmente em aspectos relacionados com a capacidade

bioenergética anaeróbia do organismo e demais fatores estruturais. Como consequência, eficiência de trabalho e eficiência intramitocondrial podem não estar devidamente relacionadas (KRUSTRUP et al., 2003).

Outro aspecto possivelmente envolvido com a maior oferta bioenergética constatada durante o exercício físico, avaliada por meio da eficiência de trabalho, diz respeito aos aspectos estruturais do organismo. Por exemplo, eficiência de trabalho está relacionada com fatores biomecânicos, dimensões e composições corporais, que têm relações diretas com consumo de oxigênio e taxa metabólica (PORTER, 2001). Além disso, o trabalho de movimentar os segmentos corporais impõe substancial exigência metabólica durante a corrida (LARSEN, 2003). Foi também demonstrado que energia elástica armazenada em tendões e ligamentos durante a corrida contribui significativamente para as relações positivas encontradas entre desempenho e eficiência de trabalho (RAICHLIN et al., 2011). Eficiência de trabalho apresenta, por exemplo, resultados intraespecíficos que podem variar em torno de 20% a 30%, sendo essas variações possivelmente relacionadas com diferenças existentes na quantidade de força necessária para sustentação do peso corporal durante a corrida (COYLE, 2006). Portanto, ser leve e menor pode ser vantajoso durante a corrida, como é o caso dos quenianos relativamente aos corredores caucasianos (NOAKES, 2000).

Em função desses dados, pode-se dizer que o treinamento de força máxima e o de potência (pliométrica), mais as ações que possam atuar diretamente sobre os músculos, tendões e ligamentos, como ampliação da flexibilidade e da mobilidade, podem modificar os valores da eficiência de trabalho (STOREN et al., 2008). O treinamento de força previamente citado não deve induzir hipertrofia muscular, uma vez que a densidade mitocondrial e a superfície ocupada por suas cristas declinam no cérebro, fígado, rins, coração e músculo esquelético com o aumento da massa corporal (PORTER; BRAND, 1993). Além disso, tanto em mamíferos como em pássaros, a formação do gradiente de prótons através da membrana mitocondrial interna é reduzida com o aumento na massa corporal (PORTER; BRAND, 1995). Portanto, com o aumento corporal, nota-se declínio no tamanho relativo de tecidos metabolicamente ativos e, no interior destes órgãos, constata-se queda na capacidade para gerar ou consumir ATP aerobiamente (PORTER, 2001).

Essas afirmações colocam em dúvida a utilização do  $VO_{2max}$  como parâmetro na mensuração da eficiência grosseira e a própria validade dos valores obtidos para essa variável como meio para se avaliar eficiência bioenergética e metabólica e considerar, por meio de seus valores, a economia de corrida como fator relevante para diferenciar qualitativamente DFEs de atletas. Estas e outras limitações experimentais, envolvendo mensurações em variáveis supostamente limitantes ou determinantes

do DFE, levaram alguns autores a concluir que o conhecimento científico atual é insuficiente para se fazer recomendações válidas ou úteis sobre treinamento físico para corredores de longas distâncias ou aos seus treinadores, no sentido de ampliar o  $VO_{2max}$ , limiar de lactato e eficiência de trabalho (economia de corrida) (MIDGLEY et al., 2007). Segundo os autores, diversos outros aspectos, além dos aqui descritos, como poucos trabalhos realizados com indivíduos treinados ou problemas relacionados com a elaboração experimental, são responsáveis pela pouca aplicabilidade dos resultados descritos nesses trabalhos em situação real de treinamento físico-esportivo.

Mesmo com essas considerações, para alguns autores, o maior custo em oxigênio constatado por medidas da eficiência de trabalho para se realizar determinado tipo de atividade física pode ser indício de que a potência metabólica esteja trabalhando em alto nível para atender a demanda bioenergética imposta. Portanto, maior eficiência de trabalho para esses pesquisadores pode resultar em benefícios para o atleta da seguinte forma: 1. a depleção de glicogênio pode ocorrer em ritmo mais lento (efeito sobre a potência metabólica); e 2. a produção de calor pelo metabolismo celular pode ser menor, reduzindo as chances de estresse térmico (efeito sobre a eficiência bioenergética) (JOYNER et al., 2011).

## CONCLUSÃO

Na presente revisão, os efeitos do exercício físico sobre a eficiência bioenergética e eficiência de trabalho foram discutidos à luz da Termodinâmica e da Bioenergética. Como exposto neste trabalho, calorimetria indireta aplicada ao exercício físico apresenta muitas limitações quanto ao estudo da eficiência bioenergética e eficiência de trabalho, principalmente devido ao desconhecimento do papel exercido por fontes bioenergéticas não oxidativas nesta condição. Fatores como as condições experimentais utilizadas, o tipo de treinamento físico, nível de habilidade apresentado pelo praticante, diferenças anatômicas e características genéticas e epigenéticas podem interferir no diagnóstico do papel exercido pela eficiência bioenergética e eficiência de trabalho no DFE, não habilitando os pesquisadores a realizarem inferências a partir de seus dados para qualificar atletas como superiores em seus desempenhos devido a suas “economias de corrida” serem diferentes, tendo por base dados obtidos para essas variáveis. Por outro lado, como calorimetria direta e utilização de sensores de temperatura no interior do organismo apresentam dificuldades técnicas e alto custo, procedimentos indiretos ainda são os mais utilizados na quantificação dos valores absolutos de energia utilizados pelo organismo em exercício físico e da própria eficiência bioenergética.

## BIOENERGETIC EFFICIENCY AND WORK EFFICIENCY REVIEW OF CONCEPTS AND PRACTICAL LIMITATIONS

**Abstract:** Work can only be done by the cells if energy obtained by the hydrolysis of adenosine triphosphate (ATP) is available. The efficiency of this process is always below one hundred per cent due to the characteristics of dissipative cellular metabolism. According to the Thermodynamics, efficiency is inversely proportional to the intensity to which energy is released and used, and whenever the demand for energy is large for the organism, such as physical exercise, its value can be significantly reduced. The objective of this review is to discuss the effects of physical exercise upon the bioenergetics efficiency and the work (Gross) efficiency from the Thermodynamics perspective. This review was conducted using data from MEDLINE, Scholar Google and LILACS.

**Keywords:** thermodynamics; physical exercise; oxidative stress.

## REFERÊNCIAS

ABBISS, C. R.; LAURSEN, P. B. Describing and understanding pacing strategies during athletic competition. **Sports Medicine**, v. 38, n. 3, p. 239-252, 2008.

ADAM-VIZI, V.; CHINOPOULOS, C. Bioenergetics and the formation of mitochondrial reactive oxygen species. **Trends in Pharmacological Sciences**, v. 27, n. 12, p. 639-645, Dec. 2006.

ALEDO, J. C. Metabolic pathways: does the actual Gibbs free-energy change affect the flux rate? **Biochemical and Molecular Biology Education**, v. 29, n. 4, p. 142-143, July 2001.

ALEDO, J. C.; DEL VALLE, A. E. Glycolysis in wonderland: the importance of energy dissipation in metabolic pathways. **Journal of Chemical Education**, v. 79, n. 11, p. 1336-1339, 2002.

ALEDO, J. C.; DEL VALLE, A. E. The ATP paradox is the expression of an economizing fuel mechanism. **The Journal of Biological Chemistry**, v. 279, n. 53, p. 55372-55375, Dec. 2004.

ALONSO-ALVAREZ, C.; METCALFE, N. B. Oxidative stress as a life-history constraint: the role of reactive oxygen species in shaping phenotypes from conception to death. **Functional Ecology**, v. 24, n. 5, p. 984-996, Oct. 2010.

BARJA, G. Mitochondrial oxygen consumption and reactive oxygen species production are independently modulated: implications for aging studies. **Rejuvenation Research**, v. 10, n. 2, p. 215-24, June 2007.

BEFROY, D. E. et al. Increased substrate oxidation and mitochondrial uncoupling in skeletal muscle of endurance-trained individuals. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 43, p. 16701-16706, Oct. 2008.

BILLAT, V. L. et al. Nonlinear dynamics of heart rate and oxygen uptake in exhaustive 10,000 m runs: influence of constant vs. freely paced. **The Journal of Physiological Sciences**, v. 56, n. 1, p. 103-111, Feb. 2006.

BOSS, O. et al. Uncoupling proteins 2 and 3: potential regulators of mitochondrial energy metabolism. **Diabetes**, v. 49, n. 2, p. 143-156, Feb. 2000.

BROOKES, P. S. Mitochondrial H(+) leak and ROS generation: an odd couple. **Free Radical Biology & Medicine**, v. 38, n. 1, p. 12-23, Jan. 2005.

CHAISSON, E. J. Energy rate density as a complexity metric and evolutionary driver. **Complexity**, v. 16, n. 3, p. 27-40, 2011.

CONSTABLE, S. H. et al. Energy metabolism in contracting rat skeletal muscle: adaptation to exercise training. **American Journal of Physiology**, v. 253, n. 2 Pt 1, p. C316-C322, Aug. 1987.

COYLE, E. F. Improved muscular efficiency displayed as Tour de France champion matures. **Journal of Applied Physiology**, v. 98, n. 6, p. 2191-2196, June 2005.

COYLE, E. F. Understanding efficiency of human muscular movement exemplifies integrative and translational physiology. **The Journal of Physiology**, v. 571, n. Pt 3, p. 501, Mar. 2006.

DALLAM, G. M. et al. Effect of a global alteration of running technique on kinematics and economy. **Journal of Sports Science and Medicine**, v. 23, n. 7, p. 757-764, July 2005.

FEINMAN, R. D.; FINE, E. J. Nonequilibrium thermodynamics and energy efficiency in weight loss diets. **Theoretical Biology and Medical Modelling**, v. 4, p. 27, 2007.

GONZALEZ-ALONSO, J. et al. Heat production in human skeletal muscle at the onset of intense dynamic exercise. **The Journal of Physiology**, v. 524 Pt 2, p. 603-615, Apr. 15 2000.

GORDON, D. et al. Incidence of the plateau at  $\dot{V}O_{2max}$  is dependent on the anaerobic capacity. **International Journal of Sports Medicine**, v. 32, n. 1, p. 1-6, Jan. 2011.

HAWLEY, J. A. et al. Promoting training adaptations through nutritional interventions. **Journal of Sports Sciences**, v. 24, n. 7, p. 709-721, July 2006.

HINKLE, P. C. P/O ratios of mitochondrial oxidative phosphorylation. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1706, n. 1-2, p. 1-11, Jan. 2005.

HOCHACHKA, P. W. Intracellular convection, homeostasis and metabolic regulation. **The Journal of Experimental Biology**, v. 206, n. Pt 12, p. 2001-2009, June 2003.

HOPKER, J. et al. The effects of training on gross efficiency in cycling: a review. **International Journal of Sports Medicine**, v. 30, n. 12, p. 845-850, Dec. 2009.

HOYT, D. F. et al. What are the relations between mechanics, gait parameters, and energetics in terrestrial locomotion? **Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology**, v. 305, n. 11, p. 912-922, Nov. 2006.

JOYNER, M. J.; COYLE, E. F. Endurance exercise performance: the physiology of champions. **The Journal of Physiology**, v. 586, n. 1, p. 35-44, Jan. 2008.

JOYNER, M. J. et al. The two-hour marathon: who and when? **Journal of Applied Physiology**, v. 110, n. 1, p. 275-277, Jan. 2011.

JUNG, A. P. The impact of resistance training on distance running performance. **Sports Medicine**, v. 33, n. 7, p. 539-552, 2003.

KEMP, R. B. Developments in cellular microcalorimetry with particular emphasis on the valuable role of the energy (enthalpy) balance method. **Thermochimica Acta**, v. 219, p. 17-41, 1993.

KRUSTRUP, P. et al. ATP and heat production in human skeletal muscle during dynamic exercise: higher efficiency of anaerobic than aerobic ATP resynthesis. **The Journal of Physiology**, v. 549, n. Pt 1, p. 255-269, May 2003.

LARSEN, H. B. Kenyan dominance in distance running. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology**, v. 136, n. 1, p. 161-70, Sept. 2003.

LAY, B. S. et al. Practice effects on coordination and control, metabolic energy expenditure, and muscle activation. **Human Movement Science**, v. 21, n. 5-6, p. 807-830, Dec. 2002.

LEVINE, B. D.  $VO_{2max}$ : what do we know, and what do we still need to know? **The Journal of Physiology**, v. 586, n. 1, p. 25-34, Jan. 2008.

MARINO, F. E. Anticipatory regulation and avoidance of catastrophe during exercise-induced hyperthermia. **Comparative Biochemistry and Physiology – Part B: Biochemistry & Molecular Biology**, v. 139, n. 4, p. 561-569, Dec. 2004.

MIDGLEY, A. W. et al. Training to enhance the physiological determinants of long-distance running performance: can valid recommendations be given to runners and coaches based on current scientific knowledge? **Sports Medicine**, v. 37, n. 10, p. 857-880, 2007.



MOORE-EDE, M. C. Physiology of the circadian timing system: predictive versus reactive homeostasis. **American Journal of Physiology**, v. 250, n. 5 Pt 2, p. R737-R752, May 1986.

MYBURGH, K. H. What makes an endurance athlete world-class? Not simply a physiological conundrum. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology**, v. 136, n. 1, p. 171-190, Sept. 2003.

NEWSHOLME, E. A. Substrate cycles: their metabolic, energetic and thermic consequences in man. **Biochemical Society Symposia**, n. 43, p. 183-205, 1978.

NEWSHOLME, E. A.; PARRY-BILLINGS, M. Some evidence for the existence of substrate cycles and their utility in vivo. **Biochemical Journal**, v. 285 (Pt 1), p. 340-341, July 1992.

NOAKES, T. D. Physiological models to understand exercise fatigue and the adaptations that predict or enhance athletic performance. **Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports**, v. 10, n. 3, p. 123-145, June 2000.

NOAKES, T. D. Testing for maximum oxygen consumption has produced a brainless model of human exercise performance. **British Journal of Sports Medicine**, v. 42, n. 7, p. 551-555, July 2008.

NOAKES, T. D. Time to move beyond a brainless exercise physiology: the evidence for complex regulation of human exercise performance. **Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism**, v. 36, n. 1, p. 23-35, Feb. 2011.

NYBO, L. Hyperthermia and fatigue. **Journal of Applied Physiology**, v. 104, n. 3, p. 871-878, Mar. 2008.

OLIVEIRA, F. T. P. et al. Energy-minimization bias: Compensating for intrinsic influence of energy-minimization mechanisms. **Motor Control**, v. 9, n. 1, p. 101-114, Jan. 2005.

PORTER, R. K. Allometry of mammalian cellular oxygen consumption. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 58, n. 5-6, p. 815-822, May 2001.

PORTER, R. K.; BRAND, M. D. Body mass dependence of H<sup>+</sup> leak in mitochondria and its relevance to metabolic rate. **Nature**, v. 362, n. 6421, p. 628-360, Apr. 1993.

PORTER, R. K.; BRAND, M. D. Cellular oxygen consumption depends on body mass. **American Journal of Physiology**, v. 269, n. 1 Pt 2, p. R226-8, July 1995.

POWERS, S. K. et al. Reactive oxygen and nitrogen species as intracellular signals in skeletal muscle. **The Journal of Physiology**, v. 589, n. Pt 9, p. 2129-2138, May 2011.

RADAK, Z. et al. Exercise and hormesis: oxidative stress-related adaptation for successful aging. **Biogerontology**, v. 6, n. 1, p. 71-75, 2005.

RAICHLIN, D. A. et al. Calcaneus length determines running economy: Implications for endurance running performance in modern humans and Neandertals. **Journal of Human Evolution**, v. 60, n. 3, p. 299-308, Mar. 2011.

SAUNDERS, P. U. et al. Factors affecting running economy in trained distance runners. **Sports Medicine**, v. 34, n. 7, p. 465-485, 2004.

SCOTT, C. B. Contribution of anaerobic energy expenditure to whole body thermogenesis. **Nutrition & Metabolism**, v. 2, n. 1, p. 14, June 2005.

SMITH, N. P. et al. The efficiency of muscle contraction. **Progress in Biophysics and Molecular Biology**, v. 88, n. 1, p. 1-58, May 2005.

SPARROW, W. A.; NEWELL, K. M. Metabolic energy expenditure and the regulation of movement economy. **Psychonomic Bulletin & Review**, v. 5, n. 2, p. 173-196, June 1998.

SPEAKMAN, J. R.; KROL, E. The heat dissipation limit theory and evolution of life histories in endotherms-time to dispose of the disposable soma theory? **Integrative and Comparative Biology – Oxford Journals**, v. 50, n. 5, p. 793-807, Nov. 2010.

SPEAKMAN, J. R.; KROL, E. Limits to sustained energy intake. XIII. Recent progress and future perspectives. **The Journal of Experimental Biology**, v. 214, n. Pt 2, p. 230-241, Jan. 2011.

SPROULE, J. Running economy deteriorates following 60 min of exercise at 80%  $VO_{2max}$ . **European Journal of Applied Physiology**, v. 77, n. 4, p. 366-371, Mar. 1998.

SRINIVASAN, M. Optimal speeds for walking and running, and walking on a moving walkway. **Chaos**, v. 19, n. 2, p. 026112, June 2009.

STOREN, O. et al. Maximal strength training improves running economy in distance runners. **Medicine and Science in Sports and Exercise**, v. 40, n. 6, p. 1087-1092, June 2008.

STUBBS, R. J. et al. Carbohydrates and energy balance. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 819, p. 44-69, May 1997.

TONKONOGLI, M. et al. Endurance training increases stimulation of uncoupling of skeletal muscle mitochondria in humans by non-esterified fatty acids: an uncoupling-protein-mediated effect? **Biochemical Journal**, v. 351 Pt 3, p. 805-810, Nov. 2000.

TUCKER, R.; NOAKES, T. D. The physiological regulation of pacing strategy during exercise: a critical review. **British Journal of Sports Medicine**, v. 43, n. 6, p. e1, June 2009.

ULMER, H. V. Concept of an extracellular regulation of muscular metabolic rate during heavy exercise in humans by psychophysiological feedback. **Experientia**, v. 52, n. 5, p. 416-420, May 1996.

VIRU, A. Mobilization of the possibilities of the athlete's organism: a problem. **The Journal of Sports Medicine and Physical Fitness**, v. 33, n. 4, p. 413-25, Dec. 1993.

**Contato**

Benedito Pereira

*E-mail:* benepe@usp.br

**Tramitação**

Recebido em 4 de julho de 2011

Aceito em 8 de dezembro de 2011