

M.J.Gibala, J.D.MacDougall, M.A.Tarnopolsky, W.T.Stauber,
A.Elorriaga

Changes in human skeletal muscle ultrastructure and force production after acute resistance exercise //J.Appl. Physiology, 1995.— V. 78.-N.2.— P. 702-708.

Abstract. Ультраструктура мышц и их контрактильные свойства были исследованы до и после *single bout* (одного тренировочного занятия), которое состояло из 8 сетов по 8 повторений 80% от 1 RM. 8 не тренированных мужчин выполняли сгибание и разгибание в локтевом суставе, одной рукой в концентрическом режиме (CON режим), другой – в эксцентрическом (ЕСС режим) с гантелью (arm-curl). Из мышц руки бралась биопсия до (Base) сразу после выполнения упражнений (post-CON, post-ECC) и через 48 часов после выполнения упражнений (48h-CON, 48h-ECC). Для определения степени повреждений использовался электронный микроскоп. Дисперсионный анализ показал достоверно больше повреждений мышечных волокон ($P \leq 0,05$) в post-CON, post-ECC, 48h-CON, и 48h-ECC по сравнению с Base (до выполнения упражнений).

В ЕСС режиме повреждается значительно больше мышечных волокон post-ECC (82%), post-CON (33%), 48h-ECC (80%); 48h-CON (37%). Произвольная и evoked (вызванная), сила достигает базового уровня через 24h в CON руке и только через 72-96 часов - в ЕСС руке. Эти данные свидетельствуют о том, что повреждения мышечных волокон происходит как в CON, так и в ЕСС режимах но больше в ЕСС режиме.

ВВЕДЕНИЕ

Силовые упражнения приводят к разрушению тонкой структуры скелетных мышц (13,14). Прямые доказательства повреждения тканей у человека были получены посредством биопсии после выполнения различных упражнений. Деятельность, при которой мышцы работали в ЕСС режиме, например, бег под гору (14), спуск по лестнице (22), педалирование на велоэргометре в ЕСС режиме (13) оказалась особенно

разрушительной для мышц. Наиболее поверженным разрушению оказался Z-диск (13,14), хотя имеются сообщения о повреждении А-диска (23), митохондрий (12,13,20), саркоплазматического ретикулума (20,25), цитоскелета (10,32) и внеклеточного матрикса (31).

В настоящее время накоплено достаточно доказательств о повреждении мышц после силовой тренировки в CON и ЕСС режима. В нескольких последних исследованиях, показано, что традиционная (6-10 повторений от RM) силовая тренировка может приводить к разрушениям мышечных волокон (25,26). Staron et al (29) представил доказательства о повреждении Z-дисков после 8 недельной силовой тренировки. *Но ни в одном исследовании не изучались миофибриллярные повреждения после однократного тренировочного воздействия.*

Несмотря на то, что некоторые исследователи изучали эффект однократного воздействия при выполнении ЕСС упражнений (5,6,9), тренировочный протокол использовал экстремальные упражнения, которые не применяются во время обычной силовой тренировки. Кроме того, в этих исследованиях использовались *непрямые маркеры мышечных повреждений: концентрация креатинкиназы в сыворотке крови, и изменение уровня продуцируемой силы в связи с повреждением мышцы.* Stauber et al. (31) представил прямые доказательства повреждения тканей после 70 эксцентрических сокращений в локтевом суставе, но цель этого исследования состояли в изучении внеклеточного матрикса.

ЦЕЛЬ нашего исследования состояла в количественной оценке повреждений мышц и определении изменений в силе после тренировки. Второй задачей было определение режима сокращения, который приводит к большим повреждениям мышц.

С этой целью испытуемые одной рукой поднимали, а другой опускали один и тот же вес, чтобы работа была одинаковой. В частности мы изучали повреждение мышечных волокон сразу после и через 48 часов после тренировки. Изменение в силе сразу, через 24, 48, 72 и 96 часов после тренировки.

МЕТОДЫ

Исследуемые

В исследование принимали участие 8 мужчин не занимающихся силовой тренировкой (возраст – $21,8 \pm 0,9$ лет; рост – $181,0 \pm 5,3$ см, масса $79,8 \pm 5,5$ кг).

Измерялись: сила, ЭМГ, бралась биопсия с последующим электронно-микроскопическим исследованием, выполнялся статистический анализ.

Экспериментальный протокол

Исследуемые выполняли однократную силовую тренировку для мышц-сгибателей локтевого сустава на наклонной скамье со стандартными тренировочными гантелями. Одной рукой выполнялись движения в концентрическом режиме (CON рука), а другой – только эксцентрические движения (ЕСС рука). Случайно выбиралась рука, выполняющая концентрические или эксцентрические сокращения и балансировалась таким образом, что (CON рука) у 4 испытуемых была ведущей, а у остальных 4 не была. За неделю перед проведением тренировки каждый испытуемый прошел увеличивающийся протокол, для определения максимально возможного веса с полностью выпрямленной рукой (CON рука).

Испытуемых проинструктировали выполнять 8 подходов с 8 повторениями с отдыхом 3 минуты между повторениями с сопротивлением, равным 80% (1RM). Каждое повторение состояло из следующей последовательности:

1. Испытуемый начинал с полностью разогнутой основной руки и полностью согнутой – другой руки.
2. Ассистент помещал гантель в ладонь основной руки и испытуемый выполнял движение основной рукой, поднимая гантель до полностью согнутого состояния руки.
3. По завершению ассистент забирал гантель из руки и помещал ее в противоположную полностью согнутую руку.
4. Испытуемый потом выполнял движение другой рукой, опуская гантель до полного выпрямления руки.
5. По завершению помощник вынимал гантель из руки и испытуемый возвращался в исходное положение (CON рука полностью разогнута, ЕСС рука полностью согнута).

Размах движения, которое прошла каждая рука (CON рука: от полного разгибания до полного сгибания и ЕСС рука: от

полного сгибания до полного разгибания) примерно 150 град. Не было никакой помощи, но испытуемых вербально мотивировали поддерживать усилие до тех пор, пока они могли произвольно выполнять упражнение. В тех попытках, где испытуемый не смог завершить 8 движений CON рукой, такое же число повторений делалось ЕСС рукой. Поэтому каждый испытуемый выполнял одинаковое количество работы каждой рукой. Испытуемые должны были выполнять основной и другой рукой движения за 2 секунды. Чтобы отслеживать это, на время всего упражнения к каждой руке был прикреплен электрогониометр. Прибор выдавал аналоговый сигнал (в вольтах) при различных углах сгибания руки. Программное обеспечение CODAS (Dataq Instruments) позволяло рассмотреть сигналы за промежутки времени в виде двух трассировок смещения на осциллографе. Испытуемый и исследователь получали постоянную информацию об углах в локтевом суставе каждой руки. Расположение электрогониометра на CON руке было противоположным расположению на ЕСС руке. Таким образом, при одинаковых скоростях рук их трассировки накладывались одна на другую. На протяжении тренировки от испытуемых требовалось «подгонять» трассировку, полученную, когда CON рука сгибалась с трассировкой, когда ЕСС рука разгибалась. Таким образом, характеристики силы и времени двух компонентов сохранялись постоянными.

Измерение силы

Измерение изометрической и вызванной силы

Измерялся *максимальный произвольный момент силы* (MVC) и вызванная сила с использованием силового динамометра как описано в (21). Верхняя конечность устанавливалась на горизонтальной площадке таким образом, что плечевая кость была установлена горизонтально, предплечье – строго вертикально посредством ленты велкро к другой площадке. Эти площадки обеспечивали изменения угла в локтевом суставе от 1,83 рад (105°) до 3,14 рад (180°) – полное разгибание в локтевом суставе. Крепление, к которому крепились, две площадки было, оснащено передатчиком момента силы. Сигнал о значении момента силы был усилен, переведен в цифровой вид и подан на ПК.

Кроме этого измерялся максимум вызванной изометрической силы посредством электродов (3*4см), которые покрывались проводимой пастой и прикреплялись к брюшку двуглавой мышцы плеча посредством хирургической повязки. Эта область маркировалась несмываемыми чернилами, для того, чтобы быть уверенными в том же местоположении электродов. Подавались квадратные стимулы с интервалом времени 50-100 мс посредством Diqtimer Stimulator (модель 3072). Предполагалось, что максимальная сила достигается в тот момент, когда максимум вызванного момента силы перестает возрастать, что интенсивность стимулов возрастала. При полной активации напряжение варьировало от 200 до 400В. Собственное программное обеспечение позволяло определить: пиковое значение вызванного момента силы (РТТ, Нм); время достижения максимального момента силы (ТРТ, мс); время полурасслабления (HRT, мс) и максимальное значение скорости развития момента силы (MRD, Нм/с)

Для каждой руки выполнялись по три попытки. И попытка, в которой достигалось максимальное значение момента силы, была использована для статистического анализа.

Вызванная сила измерялась до начала измерения момента максимальной произвольной силы (MVC) чтобы устранить эффект потенциации. Коэффициент вариации вызванного сокращения и MVC изменялся от 3 до 7 %. Данные о CON руке собирались всегда перед сбором данных о ECC руке.

MVC рассматривается как максимальная сила, продуцируемая за 5 с напряжения. Это длительность достаточна для достижения испытуемым максимальной силы. Выполнялось три попытки и регистрировался максимальный уровень момента силы.

CON сила. Измерение на максимально низкой (LV) и высокой скорости (HV) момента силы осуществлялось на изокинетическом динамометре SubECC II и фиксировалось на осциллографе. Момент силы, соответствующий LV скорости достигался при концентрическом сокращении со скоростью 0,52 рад/с (30 град/с). Момент силы, соответствующий HV скорости достигался при концентрическом сокращении со скоростью 3,14 рад/с (180 град/с). Испытуемый сидел, угол в локтевом суставе совпадал с осью вращения динамометра. Со-

кращение начиналось с полностью выпрямленной руки. Выполнялось от 2 до 4 попыток для каждой руки с 1-2 минутой отдыха. Затем выполнялись два максимальных CON сокращения на каждой скорости для каждой руки, которые сопровождалась одной минутой отдыха. При выполнении теста испытуемые были проинструктированы выполнять движение с максимальной силой.

Электромиография (ЭМГ)

Электромиограмма регистрировалась при выполнении исследуемыми упражнений в поднятием и опусканием веса. На руку, после удаления волос и обработки спиртом наклеивались три электрода, один из которых был индифферентным. Испытуемые делали одну попытку с гантелями кроме тех, что они выполняли при поднятии и опускании веса. ЭМГ регистрировалась Honewell Differential Amplifier (Accudata 135), скорость 1000, частота от 15 Гц до 2,5 кГц. Аналоговый сигнал был преобразован в цифровую форму с частотой 2000 Гц и анализировался посредством программы CODAS. Исходный ЭМГ сигнал очищался и результирующий сигнал интегрировался. Затем делился на время, чтобы определить среднее ЭМГ. Анализировались три отдельные попытки, рассчитывалось среднее арифметическое для каждой фазы.

Определение количественных характеристик повреждений мышц

Биопсия мышцы. У испытуемых под местной анестезией брали 5 биопсий посредством иглы.

Одна выборка бралась из *дистальной латеральной части двуглавой м. плеча* недоминантной руки для того, чтобы определить нулевую линию «baseline» миофибриллярных повреждений.

Биопсия бралась из обеих рук сразу после тренировки (в пределах 20 минут) и снова через 48 часов после тренировки.

В каждом сборе отделялся жир и несократительные части. После этого все содержимое делилось на несколько маленьких частей, опускалось в фиксирующий раствор (2% глутералдегида) для подготовки к электронной микроскопии.

Электронная микроскопия.

После начальной фиксации, образцы ткани были фиксированы в тетроксиде осмия, дегидратированы в бане с этиловым алкоголем. Четыре из

восьми образцов были выполнены на этот манер. Каждый блок был разрезан на очень тонкие (0,5 мкм) слои и помещен в голубой толифудин для работы с оптическим микроскопом. В этой области помещалось более 10 ориентированных в длину мышечных волокон. И был выполнен ультратонкий разрез 60-70 нм. Секции были помещены в уранил ацетат, расположены на 200 квадратных сеточек, и помещены под электронный микроскоп (Philips Industries).

Индивидуальные мышечные волокна из каждой биопсии были изучены и классифицированы по степени миофибриллярного повреждения. Каждое волокно изучалось как минимум на трех квадратных сетках площадью 0,0217 мм². Основываясь на этом критерии, в среднем $40,3 \pm 6,6$ волокон (от 30 до 54) из каждой выборки были проклассифицированы. (исследователь знал, из какой выборки брались экземпляры, но не знал их состояние). Степень увеличения в этом анализе составляла от 550 до 2000.

Считалось, что волокно

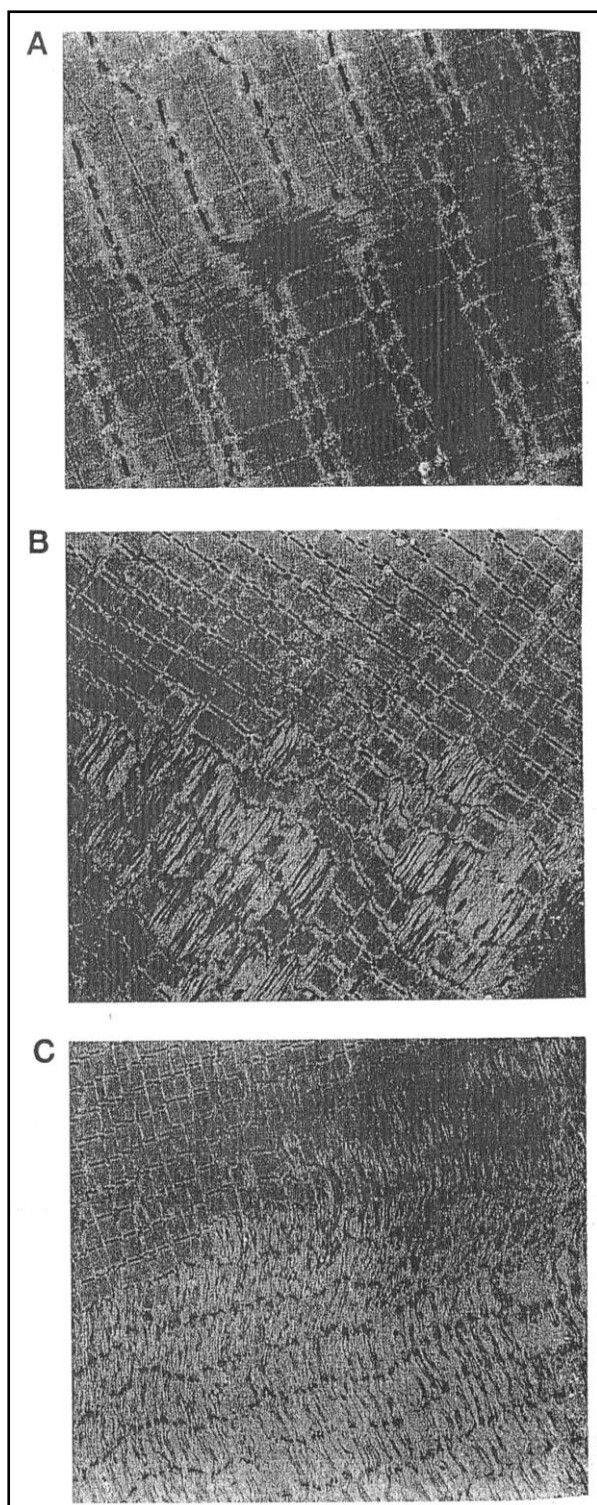


Рис.1. Микрофотографии, характеризующие три категории миофибриллярного повреждения. А. центральные разрушения (x2600); И – средние разрушения (x720); С – экстремальные разрушения (x550)

повреждено, если оно имело явные изменения в нормальном расположении. В области повреждения были 1-2 измененные соседние миофибриллы или 1-2 последовательно расположенных саркомера имели фокальные повреждения (23). Среднее повреждение соответствовало 3-10 последовательно расположенным саркомерам или 3-10 соседним миофибриллам. Волокно, имеющее более 10 фокальных повреждений также считалось, что имеет средние повреждения. И наконец, волокно, которое содержало более 10 средних повреждений считалось экстремально поврежденным. На рис. 1 представлены эти три вида повреждения. В терминах статистического анализа степень повреждения характеризовалась:

1. количеством поврежденных мышечных волокон (%);
2. процентом мышечных волокон, соответствующих каждой степени повреждения.

Статистический анализ

Сила и сократительные свойства были проанализированы на основе двухфакторного анализа (2×6), повторного анализа вариации (ANOVA). Средние данные ЭМГ были проанализированы на основе повторного критерия Стьюдента. Ультраструктурные данные анализировались на основе: 1) однофакторного анализа (1×5), повторных измерений ANOVA для исследования общего числа поврежденных мышечных волокон в каждой биопсии и 2) двухфакторного анализа (2×2), ANOVA, для исследования степени повреждения мышечных волокон В выборках, полученных после эксперимента, статистический уровень значимости для всех анализов был принят как $P \leq 0,05$. Результат воздействия тренировки оценивался тестом Тьюкки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Измерение силы.

Изометрическая сила. Изменения в моменте силы (MVC), измеренного в изометрическом режиме представлено на рис.2. У руки сразу же после измерений, которая работала в CON режиме MVC достоверно уменьшается ($P \leq 0,05$) по сравнению с уровнем до эксперимента. Однако данные MVC до и после 24,48,72 и 96 часов достоверно не отличаются.

Изометрическая сила, показанная рукой, выполняющей движения в ЕСС режиме достоверно отличается от данных до эксперимента: сразу после, через 24,48,72 и 96 часов ($P \leq 0,05$).

Активация ДЕ (MUA) была ниже сразу после эксперимента по сравнению с результатами до эксперимента, но недостоверно отличалась в другое время. Изменение в MVC и MUA представлены в **табл. 1**.

Таблица 1

Измерение произвольной силы и активации ДЕ

	Максимальное значение момента силы, измеренного в изометрическом режиме, Н м	Момент силы при низкой скорости выполнения Н м	Момент силы при высокой скорости выполнения Н м	Активность ДЕ, %
CON рука				
до упражнения	74,3±3,6	48,6±1,6	34,1±2,2	95,4±2,0
после упражнения	58,8±2,8*	43,3±2,3*	29,6±1,9*	79,9±4,7
24 часа	67,6±4,5	46,3±3,1	33,3±2,9	90,9±3,1
48 часа	68,5±3,9	49,9±2,6	33,8±2,1	89,6±2,6
72 час	70,5±4,2	49,3±2,1	35,5±2,2	97,3±1,0
96 час	73,0±4,0	50,3±2,0	25,8±2,1	93,1±2,3
ЕСС рука				
до упражнения	72,0±4,5	48,6±2,6	35,6±2,4	93,1±1,8
после упражнения	48,8±7,0*+	31,6±4,0*+	24,1±3,1*+	87,2±5,2
24 часа	46,4±7,6*+	28,3±4,2*+,	24,1±2,9*+	84,3±9,2
48 часа	43,8±9,2*+	31,9±5,4*+	25,8±4,5*+	90,5±3,8
72 час	55,4±7,6*+	36,5±4,6*+	32,1±3,8*+	89,9±3,5
96 час	61,9±7,6*+	39,9±5,0*+	33,0±4,0	95,1±2,1

Обозначения: представлены средние значения и ошибка среднего CON – концентрический режим, ЕСС – эксцентрический режим. * - различия статистически достоверны по сравнению с значениями до упражнения $P \leq 0,05$; + различия статистически достоверны по сравнению с CON-рукой $P \leq 0,05$.

CON сила. Изменения в моменте силы при низкой скорости сокращения (Low-velocity) и высокой скорости сокращения (High-velocity) представлены в **табл. 1**. Кроме 96 часов в ЕСС руке паттерн восстановления такой же, как и при изометрии сокращения. В CON руке LV и HV достоверно уменьшены ($P \leq 0,05$) по сравнению с базовыми (до эксперимента) значениями, но в 24, 48, 72 и 96 не отличается от базового. В ЕСС руке LV была ниже ($P \leq 0,05$) после эксперимента, а также через 24, 48 и 96 часов, по сравнению с базовым уровнем. HV достоверно ниже ($P \leq 0,05$) сразу после, через 24, 48 и 72, но

не достоверно отличалась через 96 часов.

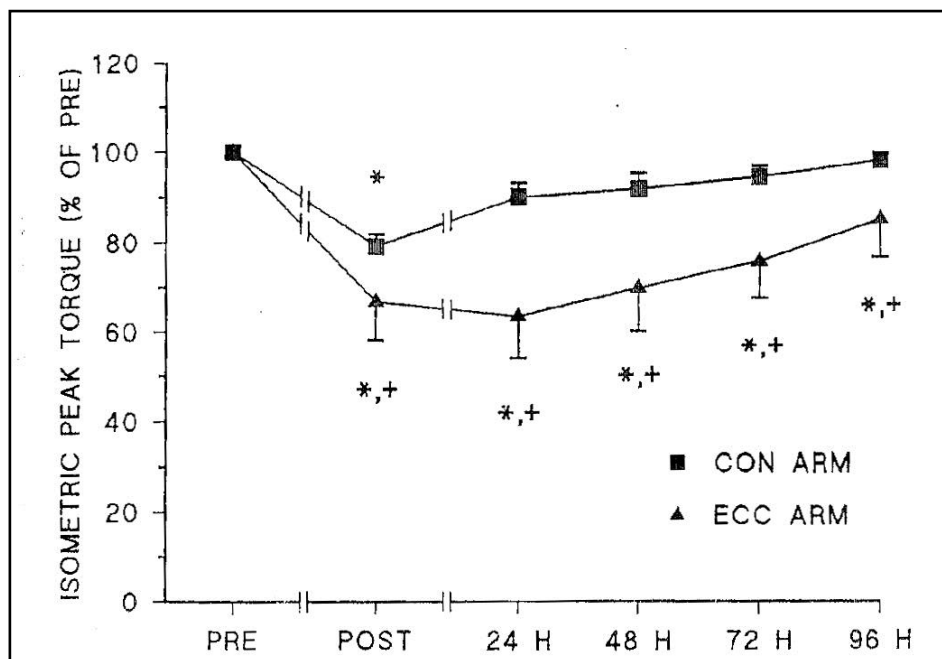


Рис.2. Максимальные значения момента силы, полученного в изометрическом режиме для CON руки и Есс руки. в различные моменты времени. Представлены средние значения и ошибка среднего до и после выполнения упражнения * – различия между значениями, полученными до и после проведения упражнений достоверны на уровне значимости $P \leq 0,05$. + – различия статистически достоверны на уровне значимости $P \leq 0,05$ между CON рукой и Есс рукой.

Кроме того, LV и HV были также выше ($P \leq 0,05$) в CON руке по сравнению с ECC рукой в 24, 48 и 72 часа. LV также было выше в CON руке по сравнению с ECC рукой через 96 часов.

Вызванные Сократительные Свойства

Изменения в PTT, TPT, MRD и HRT в общем виде представлены в табл. 2

В CON руке PTT и MRD показывают похожие изменения. Оба показателя достоверно уменьшаются ($P \leq 0,05$) после упражнения по сравнению с показателями до выполнения упражнения, но не достоверно различаются через 24, 48, 72 и 96 часов. В ECC руке PTT и MRD достоверно уменьшаются ($P \leq 0,05$) после выполнения упражнения по сравнению с показателями до выполнения упражнения, а также достоверно различаются через 24, 48, 72 и 96 часов. В CON руке значе-

ния PTT и MRD достоверно выше ($P \leq 0,05$) по сравнению с ECC рукой через 24, 48, 72 и 96 часов после выполнения упражнений. Только ECC руке HRT достоверно ниже ($P \leq 0,05$) сразу после, а также через 24 и 48 часов после упражнений. А TPT остается неизменным в каждой руке в течение всего периода измерений.

Таблица 2

Вызванные сократительные свойства

	Максимальное значение момента силы, (PTT), Н м	время достижения максимума момента, (TPT), мс	Скорость достижения максимума момента (MRD), Н м/с	Время полурасслабления, (HRT), мс
CON рука				
до упражнения	8,6±0,8	56,2±2,2	316,6±31,3	67,1±4,0
после упражнения	5,1±0,4	53,6±3,4	199,3±22,2*	62,3±4,3
24 часа	8,7±0,9	53,7±3,2	317,7±38,1	64,6±2,1
48 часа	8,4±0,5	54,1±2,6	282,6±20,6	68,1±2,5
72 час	8,5±0,8	60,3±4,4	281,5±28,6	66,8±2,9
96 час	8,1±0,7	62,1±2,6	278,1±22,4	62,0±2,3
ECC рука				
до упражнения	8,6±0,9	52,4±3,1	317,7±35,6	70,0±2,2
после упражнения	2,7±0,5*+	42,0±4,6	122,0±26,2*+	28,6±5,1*+
24 часа	6,0±1,4*+	51,3±4,9	223,2±49,3*+	47,8±7,6*+
48 часа	6,6±1,4*+	53,7±3,1	235,8±44,7*+	54,8±7,9*+
72 час	6,9±1,2*+	54,8±3,4	248,6±45,3*+	67,4±5,3
96 час	6,8±1,0*+	57,7±2,5	236,6±32,4*+	65,3±6,4

*Обозначения: представлены средние значения и ошибка среднего CON – концентрический режим, ECC – эксцентрический режим. * – различия статистически достоверны по сравнению с значениями до упражнения $P \leq 0,05$; +- различия статистически достоверны по сравнению с CON-рукой $P \leq 0,05$.*

EMG

Обнаружена достоверно большая средняя EMG-активность ($p \leq 0,05$) во время CON режима ($0,485 \pm 0,132$ mV) по сравнению с ECC ($0,244 \pm 0,081$ mV). Средняя EMG была на приблизительно на 40% ниже во время ECC фазы.

Определение повреждения волокон.

Бралось 5 биопсий 1). Базовый уровень (Base); 2). на CON руке сразу после упражнения (post-CON); 3). на ECC руке сразу после упражнения (post-ECC); 4). на CON руке че-

рез 48 часов после упражнения(48h-CON); 5). на ЕСС руке через 48 часов после упражнения (48h-ЕСС). Исследование базовой биопсии показало, что 96,6 % мышечных волокон в норме. Несмотря на то, что половина испытуемых (4 из 8) имели небольшие повреждения мышечных волокон, они были нечастыми и не сильными. Сразу после упражнения большое число мышечных волокон было повреждено, как на CON руке, так и ЕСС руке. Кроме того, на ЕСС руке было повреждено значительно больше мышечных волокон (81,7%) по сравнению с CON рукой (33,2%). Через 48 часов после выполнения упражнения степень повреждения была той же (79,9% - ЕСС рука и 37,4%- CON рука). Рис. 3 и 4 иллюстрирует, сколько мышечных волокон повреждено и какова степень их повреждения. Следует отметить, что мышечная ткань после ЕСС содержит значительно больший % сильно поврежденных мышечных волокон (рис 4) по сравнению с CON. А именно: с сильными повреждениями в post ЕСС (40,6%) и 48h-ЕСС (49,6%), а post-CON (12,8%) и 48h-CON (17,1%). Для ЕСС руки степень MVC при 48h достоверно коррелировало ($p \leq 0,05$) с % мышечных волокон, которые были сильно повреждены ($r^2=0,56$). Также существует сильная корреляция между уровнем MVC через 48 часов после CON сокращения и % сильно поврежденных волокон $r^2=0,75$ ($p \leq 0,05$).

ДИСКУССИЯ

Наши результаты свидетельствуют о том, что даже одна силовая тренировка вызывает у нетренированных испытуемых сильные повреждения. Мы исследовали поднятие одной рукой веса (CON рука) и опускание (ЕСС рука). Наши результаты свидетельствуют о том, что обе фазы приводят к повреждению мышечных волокон. Newham et al (23) получил несколько иные результаты. После 20-минут ходьбы по лестнице были найдены повреждения в ноге, выполненные ЕСС работу и не найдены в ноге, которая выполняла CON работу. Мы предполагаем, что выполнение силовых упражнений приводит к большим сильным повреждениям мышечных волокон, чем другие упражнения. Данные, полученные, на животных свидетельствуют, о том, что при выполнении ими силовых упражнений в CON фазе происходит повреждение тканей

(16).

В настоящем исследовании у руки, выполняющей ЕСС сокращение было повреждено больше мышечных волокон и повреждения были более сильными. По нашему протоколу абсолютное напряжение мышц было одно и то же для обеих рук и скорость сокращения сохранялась постоянной, что мы наблюдали по показателям гониометра.

Так как при максимальном ЕСС напряжении может быть сгенерирована большая сила, чем при CON. (18,19) можно ожидать, что относительное напряжение будет ниже при ЕСС напряжении мышцы. Наши EMG данные, однако, свидетельствуют о том, что при ЕСС сокращении активно меньше мышечных волокон, чем CON. В среднем EMG на 40% ниже, когда испытуемые опускают груз по сравнению с CON режимом.

Большее повреждение мышечных волокон, которое мы наблюдаем при ЕСС режиме является результатом большего абсолютного напряжения активных мышечных волокон во время ЕСС сокращения.

Биопсия, взятая через 48 часов после упражнений показала то же % соотношение поврежденных мышечных волокон. Это противоречит данным Frieden et al. (13), которые наблюдали повышение количества поврежденных мышечных волокон через 3 дня после велоэргометрической нагрузки по сравнению с 1 часом (ЕСС режим). Это связано с тем, что через 3 дня биопсия бралась у других испытуемых. Newham et al (23) также сообщил, о большем количестве поврежденных мышечных волокон через 24-48 часов после тренировки (восхождение на ступеньку) по сравнению со временем сразу после тренировки.

«Задержка» в деградации может быть связана с компонентами, чувствительными к Ca^{2+} (1,11). Так как длина саркомера может варьировать внутри активных волокон при ЕСС сокращении (7), возможно сильное удлинение некоторых мышечных волокон может нарушить циркуляцию Ca^{2+} при повреждениях сарколеммы и саркоплазматического ретикулума (4). При других повреждениях мышечных волокон процесс регенерации наступает при повреждении мышечных волокон (28). Другое объяснение связано с микроскопом, который не в состоянии зафиксировать слабые повреждения мышечных

волокон сразу после окончания упражнения. Все измерения настоящего исследования были проведены с микроскопом, который мог зафиксировать микроизменения в мышечных волокнах. Мы наблюдали **повреждения Z-дисков** и изменение в направлении положения саркомера. Эти изменения могут быть связаны с повреждением цитоскелета миофибриллы (32) при ЕСС сокращения (10). Можно наметить два потенциальных места повреждения 1) **соединения между Z-дисками посредством десмина** 2) **филамента титина который стабилизирует положение толстых филаментов между Z-дисками**. Кроме того, мы обращаем внимание **ещё на один показатель повреждения мышечных волокон – центральное положение ядер**. Однако количественный анализ этих повреждений крайне сложен. *Также мы наблюдали доказательство восстановления мышечных волокон, связанные с клетками сателлитами, похожие на те, что наблюдал Giddinge et al (16) после концентрического поднимания веса у кошек.*

Произвольная сила и сила, вызванная, электростимуляцией свидетельствуют о том, что ЕСС фаза приводит к большому повреждению мышечных волокон. В ЕСС

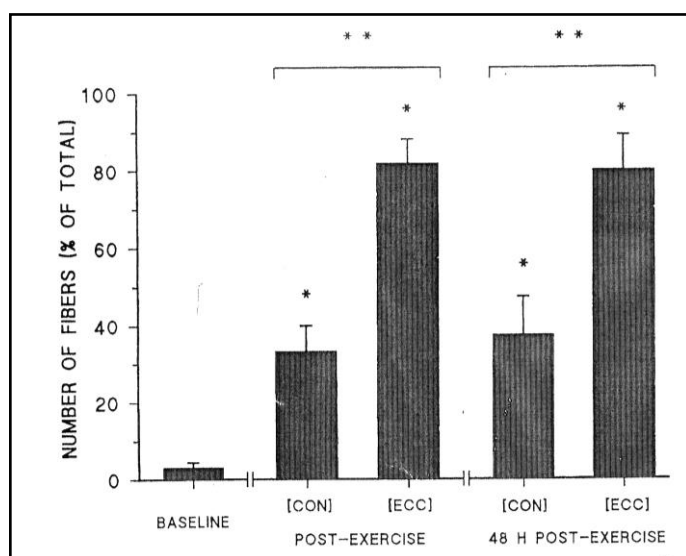


Рис.3. Количество волокон, показывающих степень повреждения в различное время. Представлено среднее значение и ошибка среднего * – различия достоверны ($P \leq 0,05$) с базовым; ** – различия достоверны ($P \leq 0,05$) между руками в соответствующие моменты времени.

руке максимальный изометрический момент силы, LV CON максимальной силы и РТТ были ниже уровня на протяжении 96 часов после упражнения, а HV CON пика были понижены 72 часа. Все 4 измерения в CON руке вернулись к базовому уровню после 24 часов. Не понятно, почему сила восстанавливается быстрее в ЕСС руке, которая работала с большой скоростью сокращения. Как раньше было сообщено, сила восстанавливается медленнее в руке, которая работала с большей скоро-

шуму повреждению мышечных волокон. В ЕСС руке максимальный изометрический момент силы, LV CON максимальной силы и РТТ были ниже уровня на протяжении 96 часов после упражнения, а HV CON пика были понижены 72 часа. Все 4 измерения в CON руке вернулись к базовому уровню после 24 часов. Не понятно, почему сила восстанавливается быстрее в ЕСС руке, которая работала с большой скоростью со-

стью сокращения, что связано с большими повреждениями волокон II типа (13). Наше измерение HV силы, которое выполнялось со скоростью 3,14 рад/с, однако значительно ниже максимальной скорости сокращения мышц. Из этого можно сделать вывод, что эта скорость не достаточна для развития в генерации силы при вовлечении специальных типов ДЕ. Мы не смогли оценить по средством электронного микроскопа, каков процент повреждения различных типов мышечных волокон, так как ширина М-диска у саркомеров при максимальном сокращении очень субъективна.

Снижение генерации силы, которое мы наблюдали в ЕСС руке похоже на повреждение в аппарате сокращения. Снижение MVC через 48 часов коррелирует ($P \leq 0,05$) с % мышечных волокон, у которых были обнаружены сильные повреждения взятые через 48 часов из ЕСС руки. Но снижение способности генерировать силу, однако, напрямую не может быть свидетельством миофибриллярного повреждения. Во всех измерениях силы было показано, что в ЕСС руке она частично восстанавливалась, несмотря на то, что после 48 часов процент повреждений был такой же как, и сразу после

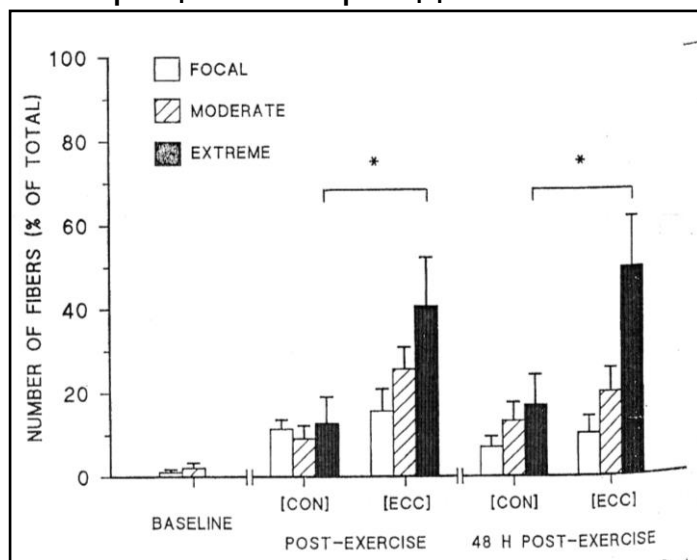


Рис.4. Количество поврежденных волокон в каждое время наблюдения. Представлено среднее арифметическое и ошибка среднего. * – различия статистически достоверны на уровне значимости $P \leq 0,05$ между противоположными руками.

тренировки. Другими потенциальными местами повреждения являются: сарколемма, саркоплазматический ретикулум, базальная мембрана и окружающие соединительные ткани (4,30).

В CON руке также наблюдалась значимая корреляция ($P \leq 0,05$) между % мышечных волокон с экстремальными повреждениями и уровнем MVC через 48 часов. Не понятно, однако, почему сила и способность

к сокращению в CON руке восстановились после 48 часов. Ведь 1/3 волокон были разрушены. Объяснение может быть

то, что в CON руке мышечные волокна были разрушены в гораздо меньшей степени по сравнению ЕСС рукой. 13% мышечных волокон исследуемых сразу и 17 % через 48 часов имели экстремальные повреждения. У ЕСС руки экстремальные повреждения мышечных волокон сразу после были обнаружены в 41% и в 50% МВ через 48 часов после упражнения.

Мы наблюдали уменьшение максимума изометрической силы (MVC) в ЕСС руке которое соответствует по длительности эффектам ЕСС сокращения (5,8,9,22,24). В этих исследованиях способность генерировать силу упала на 45-75% (по сравнению с базовым уровнем) и длилась 4 дня. В настоящем исследовании мы наблюдали падение силы до 85% за то же время. В нашем исследовании испытуемые сообщили о DOMS только ЕСС руке. Но субъективная шкала не использовалась, так как оценка сопровождалась биопсией (вероятно тоже приносящей боль). К сожалению, однако, уменьшение силы в ЕСС руке сопровождалось болевыми ощущениями, что доказано на РТТ. ЦНС также может играть роль в уменьшение силы сразу после упражнений, в обеих руках, хотя DE демонстрировали большую активность во время измерений. Анализ, проведенный, после эксперимента показал, что ЭА достоверно меньше ($P \leq 0,05$) после упражнения, но не было отличий между базовым уровнем и другим временем измерения. Следует заметить, что даже одно занятие приводит к сильнейшим повреждениям в biceps brachii у не тренированных людей. **Внимание большинства исследователей сконцентрировано на повреждениях после ЕСС режима. Но в нашем исследовании найдено, что и после концентрического режима наблюдаются повреждения. После ЕСС режима наблюдаются достоверно большие повреждения по сравнению с концентрическим.**

Точная причина, вызывающая повреждения после силовых упражнений не известна, но, по-видимому, она связана с генерацией большого напряжения активными мышечными волокнами.

Литература

1. Armstrong R.B., Warren G.L. Warren J.A. Mechanisms of

Exercise-induced muscle fiber injury //Sports Med.12: 184-207, 1991

2. Belanger A.Y., MacComac A.J. Extent of motor unit activation during effort //Journal of Applied Physiology 51: 160-167, 1981

3. Bergstrom C.J. Muscle electrolytes in man // Scand. J.Clin.Lab. Invest Suppl. 68: 1-110, 1962.

4. Byrd S.K. Alterations in the sarcoplasmic reticulum: a possible link to Exercise-induced muscle damage // Med. Sci. Sports Exercise 24:531-536, 1992

5. Clarkson P.M., Barnes W.C. MacCormick K.M., Turcotte L.P., White J.S. Muscle soreness and serum creatine kinase activity following isometric, concentric and eccentric exercise // Int. J. Sport Med.: 152-155, 1986.

6. Clarkson P.M, Tremblay Exercise-induced muscle damage, repair and adaptation in humans //Journal of Applied Physiology 65:1-6, 1988

7. Colomo F., Lambardi V., Piazzesi G. The mechanisms of force enhancement during constant velocity lengthening in tetanized single fibres of frog muscle // Adv Exp. Med. Biol 226: 489-502, 1986

8. Donnelly A.E., Clarkson P.M., Maughan R.J. Exercise-induced muscle damage: effects of light Exercise on damaged muscle // Eur. J. Appl. Physiol Occup.Physiol 64:350-353, 1992

9. Ebbeling C.B. Clarkson P.M. Muscle adaptation prior to recovery following Eccentric Exercise // Eur. J. Appl. Physiol Occup.Physiol 60: 26-31, 1990

10. Friedén J., Kjörrell U., Thornell L.E. Delayed muscle soreness and cytoskeletal alterations: an immunocytological study in man // Int.J.Sports Med. 5 15-18, 1984.

11. Friedén J., Lieber R.L. Structural and mechanical basis of Exercise-induced muscle injury // Med. Sci.Sports Exercise 24: 521-530, 1992.

12. Friedén J., Seger J., Ekholm B. Sublethal muscle fibre injuries after high-tension anaerobic Exercise Eur. J. Appl. Physiol Occup.Physiol. 57: 360-368, 1988.

13. Friedén J. Seger J. Sjöström, B.Ekholm Adaptive response in human skeletal muscle subjected to prolonged Eccentric training // Int.J.Sports Med. 4: 177-183, 1983.

14. Friedén J., Sjöström, B. Ekholm A morphological study of delayed muscle soreness /// *Experimentia* Basel 37: 506-507, 1981.
15. Funatso T., Higuchi H., Ishiwata S. Elastic filaments in skeletal muscle revealed by selective removal of thin filaments with plasma gelsolin // *J. Cell Biol.* 110: 53-62, 1990
16. Giddings C.J., Neaves W.B., Gonyea W.J. Muscle fiber necrosis and regeneration induced by prolonged weightlifting Exercise in the cat // *Anat. Rec.* 211:133-144, 1985.
17. Horowitz R., Podolsky R.J. Transitional Stability of Thick filaments in activated skeletal muscle depends on sarcomere length: evidence for the role of titin filaments// *J. Cell Biol.* 105: 2217-2223, 1987.
18. Komi P.V. Relationship between muscle tension , EMG, and velocity of contraction under concentric and eccentric work. In: *New Developments in Electromyography and clinical Neurophysiology*. Basel:Karger, 1973.- vol 1, P. 596-606.
19. MacDougall J.D., McKelvie R.S., Moroz D.E., Sale D.G., McCartney N, Buick F. Factors affecting blood pressure during heavy weight lifting and static contractions // *Journal of Applied Physiology*, 73:1590-1597, 1992.
20. Manfredi T.G., Fielding R.A., O'Reilly, C.N. Meredith, H.Y. Lee, Evans W.J. Plasma creatine kinase activity and exercise induced muscle damage in older men // *Med. Sci. Sport Exercise* 23: 1028-1034, 1991.
21. McCartney N., Moroz D.A., Garner S.H., McComas A.J. The effects of strength training in patients with selected neuromuscular disorders // *Med. Sci. Sports Exercise* 20: 362-368, 1988.
22. Newham D.J., Jones D.A., Clarkson P.M. Repeated high force Eccentric Exercise: effect on muscle pain and damage // *Journal of Applied Physiology* 63: 1381-1386, 1987.
23. Newham D.J. McPhail G., Mills K.R, Edwards R. H. T. Ultrastructural changes after concentric and eccentric contractions of human muscle // *J. Neurol. Sci* 61: 109-122, 1983.
24. Nosaka K., Clarkson P.M., McGuiggin M.E., Byrne J.M. Time course of muscle adaptation after high force eccentric Exercise // *Eur. J. Appl. Physiol Occup. Physiol.* 63:70-76, 1991.
25. O'Reilly K.P., Warhol M.J., Fielding R.A., Frontera W.F., Meredith C.N., Evans W.J. Eccentric Exercise induced

muscle damage impairs muscle glycogen repletion // Journal of Applied Physiology 63: 252-256, 1987

26. Paul G.L., Delany J.P., Snook J.T., Seifert J.G., Kirby T.E. Serum and urinary markers of skeletal muscle tissue damage after weight lifting Exercise // Eur. J. Appl. Physiol Occup.Physiol 58: 786-790, 1989.

27. Sale D.G. Testing strength and power. In Physiological Testing of the high-Performance Athlete edited by J.D. MacDougall, H.A. Wenger, H.J.Green Champaign IL: Human Kinetics, 1991.- P.21-108.

28. Schultz E., Jaryszak D.L., Gibson M.C., Albright D.J. Absence of Exogenous satellite cell contribution to regeneration of frozen skeletal muscle //J.Muscle Res Cell motil. 7 361-367, 1986.

29. Staron R.S., Hikida R.S. Murray T.F., Nelson M.M., Jonson P., Hagerman F. Assesment of skeletal muscle damage in successive biopsies from strength-trained and untrained men and women // Eur. J. Appl. Physiol Occup.Physiol. 65:258-264, 1992.

30. Stauber w.T. Eccentric actions of muscles: physiology, injury and adaptation. In Exercise and sport Scienses Review, ed. K.Pandolf. Baltimore, MD: Willliams and Wikins, 1989, V. 17.- p.157-185.

31. Stauber W.T., Clarkson P.M., Fritz V.K., Evans W.J. Extracellular matrix disruption and pain after Eccentric muscle action //Journal of Applied Physiology, 69: 868-874, 1990.

32. Waterman-Storer C.M. The cytoskeleton of skeletal muscle: is it affected by Exercise? A brief review. Med Sci. Sports Exercise 23: 1240-1249, 1991.