

S. L. Lindstedt¹, P. C. LaStayo² и Т. Е. Reich¹
When Active Muscles Lengthen: Properties and Consequences of Eccentric Contractions

S. L. Lindstedt¹, P. C. LaStayo² и Т. Е. Reich¹ When Active Muscles Lengthen: Properties and Consequences of Eccentric Contractions // News in Physiological Sciences, Vol. 16, No. 6, P. 256-261, December 2001

¹Physiology and Functional Morphology Group, Department of Biological Sciences, and ²Department of Physical Therapy, Northern Arizona University, Flagstaff, Arizona 86011-5640

Когда активные мышцы удлиняются: Свойства и значение эксцентрических сокращений

ABSTRACT

Когда сила, приложенная к мышце превышает силу, производимую мышцей, она удлиняется, поглощая механическую энергию. Эти эксцентрические сокращения, приводящие к торможению и накоплению энергии упругой деформации в обычной локомоции, требуют очень небольшого количества метаболической энергии, и к тому же характеризуются высоким производством силы.

Введение

Каждый раз, когда величина силы, приложенная к мышце, превышает силу, производимую самой мышцей, происходит ее удлинение. Удлинение, или эксцентрическое сокращение мышцы имеет удивительно длинную историю в физиологических исследованиях. (Отметьте, что это слово было сначала введено как «excentric» Asmussen в 1953. Эта оригинальное правописание более информативно, поскольку комбинирует приставку ex-, «от или далеко,» от центрального, «центра,» поэтому и означает сокращение мышцы, которое движется от центра мышцы). В 1882, Fick заметил, что мышца может проявить большую силу, когда она растянута при выполнении сокращения. Пятьдесят лет спустя, Hill сообщил о другой особенности эксцентрических сокращений, а именно, что выделение энергии в мышце, растянутой во время сокращения уменьшается. Но первое открытие функционального значения этих свойств произошло путем искусного эксперимента, разработанного Bud Abbott, Brenda Bigland, и Murdoch Ritchie (1). Они подключили два стационарных велоэргометра в последователь-

ную цепочку таким образом, что один велосипедист крутил педали вперед, а другой сопротивлялся переднему продвижению, путем торможения педалей в обратном направлении. Несмотря на то, что внутреннее сопротивление устройства было низким и та же самая сила прилагалась обоими испытуемыми, задача была намного легче для тормозящего индивидуума. Этот эксперимент умело показал, что крошечная женщина, сопротивляющаяся движению педалей (в этом случае, Bigland), могла легко проявить больше силы и, следовательно управлять развиваемой мощностью, чем большой крепкий мужчина, едущий на велосипеде вперед (Ritchie).

Удивительно, что до сих пор так относительно мало было сделано для исследования свойств удлинения мышечных сокращений. Общепринятая точка зрения в основном была сосредоточена на работе, произведенной сокращением мышц, как определяющей во время движения. Кроме того, большая часть классических исследований в физиологии мышц, сформировавшие основу базового понимания работы мышц, основаны на двух важных экспериментальных подходах: изометрическом (постоянная длина) и изотоническом (укорочение при постоянной нагрузке) сокращении мышц. В следствие этого, о механике и энергетике активированной мышцы во время принудительного удлинения известно намного меньше, чем о сокращении или сохранения мышцы в постоянной длине. Как факт, известно, что последний биомеханик мышц Том McMahon и его студент Jason Harry, характеризовали эксцентрическое сокращение, как «темную сторону графика сила-скорость»; ссылаясь на относительную нехватку знания об этой области в классической модели Хилла, который описал отношение между скоростью мышечного сокращения и произведенной силой. Только недавно важность и распространенность эксцентрических сокращений в обычных локомоциях получили достаточное внимание (см. справочную информацию в 5).

Мышцы, как упругие амортизаторы

Когда сила, приложенная к мышце превышает силу, производимую мышцей, работа выполняется на растяну-

той мышце, в процессе которой мышца поглощает механическую энергию. Это часто относится к мышцам, выполняющих «отрицательную работу» (1). Из этого следует, что поглощение энергии зависит от того, как эта мышца используется. Энергия может быть рассеяна в виде тепла, в этом случае мышца функционирует, как демпфер или амортизатор. Спуск с возвышенности, особенно крутой преимущественно функция двигательных мышц (рис. 1+). Например, 70-килограммовый человек, идущий вниз 500 м., поглощает ~350 kJ энергии, которой достаточно, чтобы увеличить температуру тела на 4–5°C. Однако, энергия, поглощенная во время передвижения, может также быть временно сохранена, как потенциальная энергия упругой деформации и впоследствии восстановлена. Например при беге, кинетическая энергия поглощается каждый раз, когда нога касается поверхности и это продолжается до момента пока центр масс не пересечет линию ноги, пункта, в котором потенциальная энергия силы тяжести и кинетическая энергия находятся в их минимумах (следовательно потенциальная энергия эластической тяги в ее максимуме) во время выполнения обычного бегового шага.(см., например, Refs. 3, 5, и 6). Большая часть этой поглощенной энергии восстанавливается, добавляясь к активной силе, произведенной на последующем беговом шаге. Например, во время бега, ускорения, подсакивания и подпрыгивания мышечно-сухожильный аппарат функционирует, как пружина, когда мышца удлиняется во время активации, перед последующим сокращением (рис.1). Этот цикл «растяжения-укорочения» приводит к улучшению экономичности бега путем значительного увеличения развиваемой мощности последующих сокращений. В естественных условиях измерения демонстрируют, что это увеличение производства силы может превысить 50 % (8, 13).

Имея эту способность, мышцы и их сухожилия ведут себя как пружины, которые периодически поглощают и возвращают энергию упругой деформации. В значительной степени эта функция зависит от времени, если энергия не восстанавливается, она теряется в виде тепла (3). Следовательно при объединении обоих важных свойств (аморти-

зационности и зависящей от времени упругости) в единую модель, мышца функционирует как пружинный амортизатор. Эта концептуальная модель фиксирует две особенности эксцентричных сокращений: поглощение энергии и ее восстановление через определенное время (рис. 1+). Поскольку упругая функция является времязависимой, любой сдвиг в продолжительности цикла работы мышц, например частота длинного шага, также приведет к сдвигу в доле восстановленной и потерянной в виде тепла энергии, таким образом воздействуя на затраты при движении. Когда нет строгого соответствия резонирующей частоте (но см. 6), период продолжительности мышечного растяжения и последующего сокращения может быть единственной самой важной переменной, устанавливающей частоту длинного шага передвижения у млекопитающих; млекопитающие, как предполагается, будут двигаться с использованием такой частоты длинного шага, которая направлена на максимальное восстановление энергии. Как факт, бегущее млекопитающее, обхватом трех - порядков величины массы тела, было успешно смоделировано как простая система масса-пружина. Выводом из этого моделирования стало то, что частота длинного шага бегущего млекопитающего может быть спрогнозирована в соответствии с относительно простым понятием, что мышцы, их сухожилия и связки функционируют таким образом, чтобы максимально восстановить накопленную упругую энергию (6).

Обучающая физиологическая лаборатория, которую мы используем, вдохновленные работой Claire Farley и C. R. Taylor, доказывает количественную экономию энергии и зависимость от времени упругой функции мышц, которые временно сохраняют и восстанавливают энергию упругой деформации. Подпрыгивая на месте, студент доброволец быстро выбирает предпочтительную частоту подпрыгиваний, при которой чувствует себя комфортно и это является высоко воспроизводимым для любого взятого человека. Измеряя потребление кислорода, можно продемонстрировать, что выбранная частота – это частота, которая минимизирует энергетические затраты за подскок. При требовании подпрыгивания в половине этой частоты (контролируя

высоту подскока, мы используем вертикальную высоту скачка, равную 107 % от высоты уровня глаз испытуемого

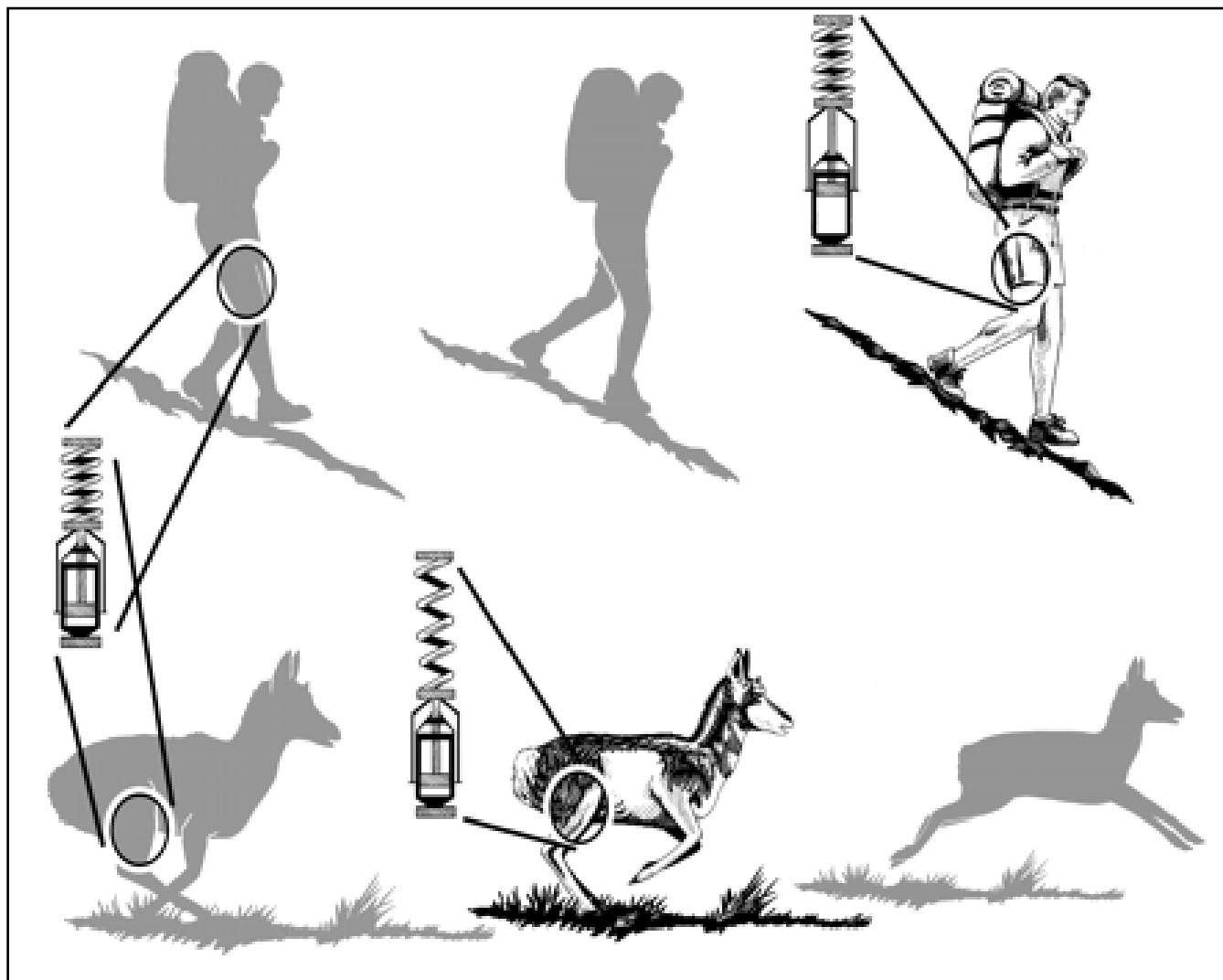


Рис.1. Амортизатор функционирует как демпфер, когда несжимаемая жидкость направляется мимо поршня, преобразовывая кинетическую энергию в тепловую. Если амортизатор соединен последовательно с пружиной, растягивание является результатом напряжения пружины или растягивания амортизатора, в зависимости от величины и динамики производимой силы. Когда активная мышца удлинена во время эксцентричного сокращения, она ведет себя как пружинно-демпферный комплекс. В пешем туризме под гору почти вся энергия, которая растягивает активные мышцы, теряется на нагревание (увеличение амортизации). Напротив, млекопитающие в беге сохраняют большую часть энергии, необходимой для растяжения мышц, как энергию упругой деформации (растяжение пружины), которая может быть восстановлена на последующем шаге. Динамика растягивания и восстановления энергии упругой деформации зависит от величины вовлеченных сил и растяжимости (свойство пружины) мышц. Поскольку оба из этих свойств зависят от размера тела, маленькое млекопитающее передвигается с очевидно большей частотой шага, чем большое

для этой лаборатории), затраты за подскок удваиваются.

Эта лаборатория обнаруживает поразительную экономию энергии, в результате, когда энергия упругой деформации дополняет силу, которую мышцы должны произвести, работая циклически, в этом случае против одной только силы тяжести; затраты составляют половину, или 50 % энергии восстанавливается. Кроме того, лаборатория обнаруживает зависимость размера тела от этой частоты. Когда специальная предпочтительная частота была помещена на поверхность графика, описывающего частоту длинного шага, как функцию массы тела среди популяции полно-размерных скачущих млекопитающих (15), она очень близко подходила к значению, рассчитанному для млекопитающего размера тела испытуемого(см. 6). Taylor сделал предположение, что подпрыгивание на двух ногах у двуногих биомеханически подобно галоу у четвероногих животных. Обычно, эта лаборатория демонстрирует еще один принцип (новый или наивный) эксцентрических сокращений: испытуемый почти несомненно испытывает некоторую болезненность мышц на следующий день. Если частота подпрыгивания служит для максимизации энергии упругой деформации исключительно у людей, то возможно частота длинного шага выбрана, чтобы максимизировать энергию восстановления у всех млекопитающих. Это может также объяснить, почему при любой походке животные выбирают относительно постоянную частоту длинного шага и изменяют скорость в основном путем изменения длины этого шага. Было бы слишком энергетически затратным отклониться от этой целесообразной энерго-восстанавливающей частоты. Мышцы могут восстановить 50 % (или больше) энергии, которая была бы иначе потеряна, путем простого настраивания частоты их использования.

Адаптируемость упругости мышц

Если «упругое свойство» мышц крайне важно для экономии энергии, можно было бы предположить, что изменение в характере спроса (то есть, образец или природа использования мышцы) могли бы привести к изменениям в упругих свойствах мышц. Другими словами, возможно эта мышечные характеристики, такие, как сократительные и

метаболические свойства мышц, являются также фенотипически пластичными. Если мышцу хронически подвергнут эксцентричной нагрузке, ответит ли она увеличением жесткости мышечной пружины? Можно было бы ожидать, что у более жесткой пружины могло быть два воздействия. Во-первых, это могло быть действием защиты растянутой мышцы от повреждения избыточной нагрузкой. Например, кто-то непривычный к прогулке пешком под гору, вероятно, испытает синдром отсроченной мышечной болезненности от единственного спуска с горы (или побыв испытуемым, подпрыгивающим в лаборатории), тогда как у другого, кто выполняет спуски под гору регулярно, нет никакого дискомфорта вообще (в ответ на большую жесткость пружины). Во-вторых, более жесткая пружина могла увеличить количество энергии упругой деформации, доступном в цикле «растяжение-укорочение» (8). Seyforth и др. (13) продемонстрировали важность этого увеличения в задаче, такой как прыжок в длину. Могло ли увеличение жесткости мышечной пружины быть результатом большей равнодействующей силы во время этого вида деятельности? Мы использовали две различных модели, чтобы исследовать эти возможности.

Мы разработали эксцентрический велоэргометр, который использует двигатель в 3 лошадиные силы, с управлением педалями в обратном направлении. При сопротивлении или замедлении движения педалей, испытуемый ощущает эксцентрические сокращения в мышцах разгибателей колена (quadriceps) и бедра (hamstrings and gluteals). Мы нашли, что, когда рабочая нагрузка увеличивалась медленно (и в интенсивности и в продолжительности) в течение нескольких дней, испытуемые, ведущие ранее малоподвижный образ жизни не испытывали мышечных повреждений (то есть, не было потери силы мышц), небольшого дискомфорта (10), и после 8 недель ими продуцировалась эксцентрическая сила во время их 1/2- часовых ежедневных занятий, превысившая по величине запись 1-часовой работы на велоэргометре, произведенной концентрически. В следующие 8 недель тренировки, как сила мышц (измеренных изометрически), так и наблюдаемая площадь попереч-

ного сечения (биопсированного мышечного волокна) увеличились на ~40 % (рис. 2А). Напротив, у испытуемых, трени-

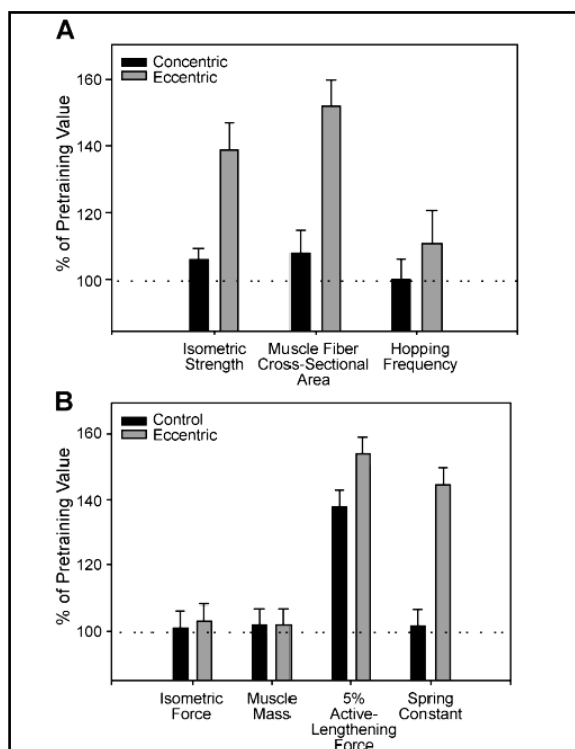


Рис 2. Продолжительная эксцентрическая тренировка приводит к сдвигам в свойствах и у людей, и у крыс. А: после 8-недельной продолжительной эксцентрической тренировки на эксцентрическом эргометре, поперечное сечение мышечных волокон, изометрическая сила, и частота подпрыгиваний у людей значительно увеличились. В: когда крысы бежали под гору с дополнительными весами, равными 15 % массы тела, результат - (несмотря на незначительное увеличение силы мышц), существенно увеличилась упругая жесткость (измеренная, как добавленная сила, следующая из удлиняющего сокращения). В этой подготовке сухожилия были шунтированы; следовательно все увеличение произведенной силы можно отнести только к мышцам (9,11).

ровавшихся в той же самой метаболической интенсивности упражнений (измеренной как частота сердечных сокращений) на стандартном эргометре, не было никакого изменения ни в силе мышц, ни в размере (9). Кроме того, эта деятельность очевидно привела к увеличению жесткости «мышечной пружины». Все испытуемые в этом исследовании выбрали более высокую частоту подпрыгиваний в конце 8-недельной продолжительной эксцентрической тренировки (рис. 2А+). К тому же 11%-ое увеличение частоты подпрыгиваний ($P = 0.001$) эквивалентно увеличению частоты, рассчитанной для 50%- размера тела среди млекопитающих (15). Следовательно это не только сделало результат эксцентрической тренировки несомненным в профилактике мышц от повреждения (которые могут быть серьезными у неподготовленных испытуемых, упражняющихся с высокой интенсивностью), но и привели к значительным изменениям в фундаментальных свойствах упругости мышц. Эта более жесткая пружина проявляет себя в изменении предпочтительной частоты подпрыгивания.

Чтобы исследовать природу и причину этих изменений, мы использовали модель (11) животных. Только лишь по-

ложительным подкрепление крысы легко научились двигаться под гору на тредмиле с маленькими «рюкзачками», составляющими 15 % массы тела каждого животного. Эта нагруженная наклонная модель представляет существенную эксцентричную нагрузку, потому что крысы должны использовать свои двигательные мускулы для того, чтобы тормозить. После 8 недель наклонного передвижения мы измерили изометрическую силу, произведенную мышцами трицепса, так же как и приращение силы, когда активная мышца была растянута (то есть, когда растянута во время изометрического сокращения). Удлинение только <2 % длины мышцы (0.58 мм в мышце 30 мм длиной) увеличило производство силы на ~38 % в контрольной (нетренированной) мышце, тогда как идентичное растягивание у эксцентрично тренируемых животных привело к увеличению силы, равной 54 % сверх контрольного изометрического (несмотря на неувеличение размера мышцы; рис. 2В; 11). Это большое увеличение «динамической жесткости» мышцы могло быть полезным не только для увеличения величины энергии упругой деформации, восстановленной за длинный шаг, но и иметь значение для предохранения мышцы от эксцентрической травмы.

Эксцентрика: высокая нагрузка может вызвать травму мышц

Поскольку мышца производит силу, любое существенное изменение в обычной модели работы мышцы может привести к ее болезненности, если или природа, или величина изменений производства силы значительна (например, новое упражнение или непривычное количество повторений, и т.д.), . Так как повреждение мускула, вызванное упражнением, является довольно общим явлением, механизмы, ответственные за повреждение, восстановление, и предохранение привлекли довольно большое внимание. В идентификации мышечной реакции на повреждение или травму, эти исследования внесли большой вклад в понимание процесса мышечного восстановления и профилактики мышц от повреждения. Самый печально известный признак после

непривычной деятельности – синдром отсроченной мышечной болезненности, который обычно сопровождается присутствием в сыворотке внутриклеточных мышечных ферментов или белков, предполагая повреждение волокон. (справочная информация в 12). Ключевым функциональным изменением, которое обеспечивает подтверждение повреждения волокон, и следовательно мышечную травму, является уменьшение способности производить мышечную силу.

Возможно из-за сильной ассоциации эксцентрических сокращений с повреждением/травмой мышц, продолжительная эксцентрическая тренировка редко проводилась экспериментально. Критерием в науке, по видимости является то, что намного меньше доказательств необходимо, чтобы подтвердить идею как «факт», чем сместить идею, однажды установленную (аксиома «достаточности доказательства»). Однажды принятые, любые наблюдаемые причинно-следственные связи становятся парадигмой, в связи с которыми проектируются и интерпретируются будущие эксперименты. По сути, мы много учили о том, как мышца отвечает на повреждение/травму через эту значимую модель высоконагрузочных острых эксцентрических сокращений. Однако необходимо заметить что, хотя эксцентрические сокращения могут, и часто приводят к повреждению/травме мышц, эксцентрические сокращения не должны вызывать повреждение мышц или травму вообще. К сожалению, понятие, связывающее эксцентричные сокращения и повреждение/травму мышц сохраняется по всей видимости из-за недостатка исследований продолжительной эксцентрической тренировки.

Так же, как любая новая задача может привести к болезненности мышц, регулярное повторение этой задачи обычно приводит к специфическим мышечным приспособлениям, функцией которых является защита от повреждений или болезненности. Скорее всего разрушительной является не сама эксцентрика, а скорее, те последствия повреждения мышц, которые возникают при воздействии любой значительной силы или при новой задаче для мышцы. Следовательно, когда эксцентрические сокращения имеют

первоначально небольшую силу и медленно увеличиваются и в силе, и в продолжительности в течение долгого времени, никакой травмы не происходит. Представленные объяснения очевидного защитного эффекта повторных эксцентрических упражнений («эффект повторной встречи») включают устранение слабых мест специфических волокон мышцы после первоначального воздействия упражнения, изменений в рекрутировании моторных единиц с последующим воздействием эксцентрических сокращений, и формирование более упругой структуры мышцы (12, 14). Мы предполагаем, что это может значительно способствовать повышению жесткости мышечной пружины, хотя ее точная природа может быть плохо описана (см. ниже). Что является бесспорным, однако, это то, что травма мышцы не является необходимой предпосылкой, чтобы произошла эта защитная адаптация.

Эксцентрика в восстановлении и спорте

Продолжительные эксцентрические упражнения характеризуются уникальным набором признаков, которые приводят к нескольким функциональным модификациям мышц. В совокупности, эти изменения могут найти глубокое применение среди больных пациентов и/или у тех, кто интересуется повышением спортивного мастерства (рис. 3+).

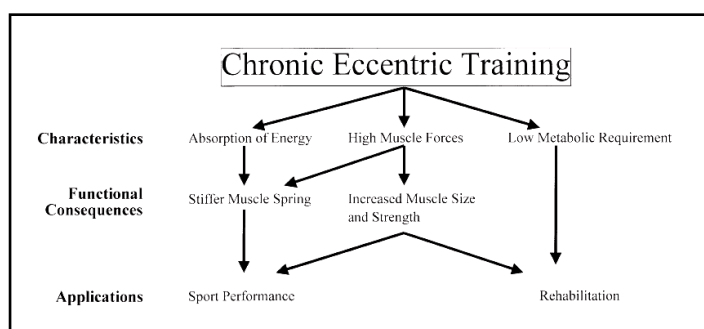


Рис.3. Продолжительная эксцентрическая тренировка вызывает ряд мышечных адаптаций, которые имеют существенные и желательные эффекты и в восстановлении и в спортивных состязаниях.

Поскольку намного большая сила может быть произведена эксцентрически, чем concentrically, у нее есть способность «перегрузки» мышцы, которая является целью силовой тренировки с сопротивлением. Сила этой величины (сверх максимальной изометрической силы)

возможна только во время эксцентрического (против изо-

метрического или концентрического) сокращения. Однако, не все эксцентрические сокращения приводят к высоким нагрузкам. Если упражнение направлено на то, чтобы просто эксцентрически восстановить силы, произведенные концентрически, тогда это упражнение не использует преимущества этого уникального свойства. Это - электромотор эксцентрического велоэргометра, который производит большую силу против силы мышц; она значительно превышает по величине мышечную силу, которая могла быть произведена концентрически.

Более того, из-за того, что эксцентрические сокращения мышц происходят с очень небольшим количеством метаболической стоимости, мышцы, сокращающиеся эксцентрически, производят «большее для меньшего»; они продуцируют высокое мышечное напряжение при низких метаболических затратах. Эксцентрические сокращения не только производят самые большие силы, но и делают это при значительно уменьшенном потреблении кислорода; это наблюдение впервые было зафиксировано в новаторской работе под руководством Bigland-Ritchie и др. (2), который показал, что потребление кислорода при субмаксимальной эксцентрической циклической работе составляет только 1/6–1/7 его для концентрической циклической работы при той же самой рабочей нагрузке.

Таким образом, эксцентрическая тренировка может увеличить размер и силу двигательной мышцы (рис. 2А) с очень небольшими требованиями к сердечно-сосудистой системе (9). Величина наблюдаемых увеличений и силы, и области волокна при эксцентрической тренировке часто превышает наблюдаемое после работы похожей продолжительности в традиционной тренировке с сопротивлением. Результатом продолжительной эксцентрической тренировки является также повышение жесткости мышечной пружины, которое может произойти независимо от, или в дополнение к, увеличению размера и изометрической силы мышцы (11). По всей вероятности, увеличение силы и упругие изменения после продолжительного эксцентрической тренировки происходят как из-за структурных, так и из-за нервных влияний.

Применение в реабилитации и спорте

Потенциал применения продолжительных эксцентрических упражнений для пожилых и пациентов, страдающих от болезней, ограничивающих доставку кислорода, например, хроническими обструкционными легочными заболеваниями или хронической сердечной недостаточностью, очень привлекателен. Эти люди могут быть так строго ограничены в упражнениях это, что даже ходьба может быть в или вне их аэробных мощностей, не считая упражнений интенсивностью, необходимой для того, чтобы предотвратить потерю мышц (саркопения). Любые упражнения, требующие существенного увеличения вентиляции легких и сердечной мощности, могут быть не только неудобными, но и для многих пожилых невозможными. Поэтому, продолжительная

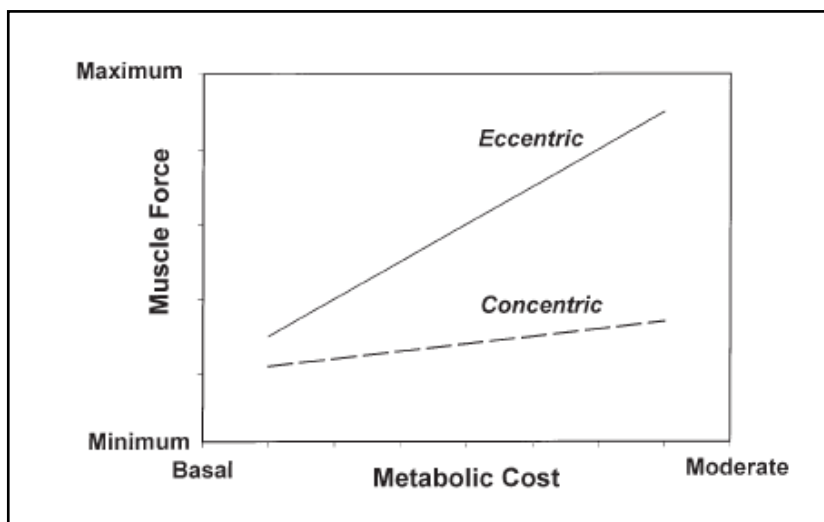


Рис 4. Bigland-Ritchie (2) первая составляющая графика потребление кислорода к работе, показывающей от 6 до 7-разовое уменьшение метаболических затрат, для достижения той же самой величины работы (отрицательная против положительной). Если мы перевернем оси, очевидно, что при идентичной интенсивности упражнений (измеренной, как потребление кислорода) намного больше силы может быть произведено эксцентрично, чем концентрично при умеренных метаболических затратах.

эксцентрическая тренировка может быть ненапряженной (низкие метаболические затраты) мощной силой восстановления в качестве контрамеры, с потенциалом преодоления этих дефицитов скелетных мышц и уменьшенной способности независимого функционирования (рис. 4+). Кроме того, с увеличением жесткости (более

напряженная мышечная пружина) в мышце после эксцентрического упражнения, результатом может быть усовершенствование спортивных движений, таких как прыжок

(13). В предварительном исследовании, сравнивающем игроков баскетбола, тренировавшихся 6 недель по программе с интенсивным применением эксцентрического велоэргометра или с традиционной программой сопротивления силы/мощности, мы отметили увеличение вертикальной высоты подскока более 8 % в эксцентрично тренируемой группе, тогда как в традиционной группе силовой тренировки не обнаружилось никакого изменения в высоте подпрыгивания.

Где находится мышечная пружина?

В результате сложившегося мнения считали, что источником пассивной напряженности являлось сухожилие; продуцирование пассивной напряженности, сохранение, и высвобождение энергии упругой деформации скелетной мышцей считали незначительным (16). Однако, при взаимосвязи физиологии удлинения мышц с появившимися знаниями на уровне цитоскелетных белков внутри мышечной клетки, становится ясно, что эти белки вносят большой вклад в накопление эластической энергии.

Аналогично считалось, что исходная эластичность волокна и производство пассивного напряжения, в основном находились преимущественно в внеклеточной коллагеновой матрице. Однако, в связи с физиологической ограниченностью растяжения большая часть пассивного напряжения, произведенной мышечными волокнами, происходит за счет упругого филамента титина, тогда как коллагены и промежуточные филаменты становятся важными только при дальнейшем растяжении (см. справочную информацию в 4).

Обычно изученный при пассивном растяжении, вероятно титин значительно способствует производству активной напряженности при активном удлинении мышцы при сопротивлении внешней нагрузке. Титин может способствовать увеличению накопления и высвобождению эластической энергии и регулированию расположением саркомеров, тем самым, обеспечивая эффективное мышечное сокращение (16). Количественные исследования электрофорезной подвижности геля на примере SDS- геля, так же как и

недавние молекулярные исследования, идентифицировали существование нескольких изоформов в пределах I-зоны титина. Поскольку есть только один ген титина, изоформы титина образуются путем дифференциального сплайсинга эластичной зоны молекулы. Считается, что проявление различных изоформов титина может корректировать упругие свойства волокон к физиологическим потребностям мышцы, для лучшей регуляции структуры саркомера (см. справочную информацию в 7). Более жесткий, короткий титин поэтому, может объяснить большую пассивность (коэффициент жесткости), так же как и большие возможности производства силы при активном удлинении в результате эксцентрической тренировки.

Существуют ли доказательства, поддерживающие титин в качестве главного вкладчика в упругость мышц? Мы можем сравнить количественно потенциальный вклад титина путем измерения потенцированного растяжения мышцы трицепса. При помощи лазерного пинцета была оценена максимальная сила для отдельных молекул титина; опубликованные значения колеблются от 5 до 70 pN. В оценке возможной силы, которая могла быть отнесена к титину, мы делаем следующие предположения: 1) предполагаемо должно быть шесть молекул титина на половину миозинового филамента; 2) существует 7×10^8 толстых филаментов в квадратном миллиметре миофибрилл; и 3) расчетное значение поперечного сечения мышцы трицепса этих крыс было 35 mm^2 . Вместе, мы оценили, что полная сила, относящаяся к растяжению титина была:

$$(5-70 \text{ pN/titin}^{-1}) \times (6 \text{ titins/thick filament}) \times (7 \times 10^8 \text{ thick/mm}^2) \times (35 \text{ mm}^2 / \text{cross section})$$

или диапазон 0.74–10.3 N, который включает диапазон увеличения напряжения, измеренную в мышце трицепса крысы 5–7 N, полученную в результате растяжения мышцы при тетаническом сокращении. Поскольку это – перистая мышца, функциональное поперечное сечение может быть значительно выше, следовательно максимальная сила, относящаяся к титину может даже превысить наши предполагаемые значения.

Роль титина в растягивающем сокращении может также включать инициирование клеточного сигнала для увели-

чения рекрутирования поперечных мостиков при уменьшении затрат. Следовательно, различное проявление титиновых изоформов может изменить величину накопления энергии упругой деформации и последующего использования, так же как и действие цикличности и эффективности поперечных мостиков.

Резюме и заключения

Мышцы на наш обычный взгляд - это производящие напряжение машины, которые, сокращаясь, обеспечивает работу, необходимую организму для перемещения. Однако, движение также требует функции мышц для поглощения кинетической энергии, колебаний, которые неизбежны во время передвижения. В любое время если сила, действующая на мышцу, превышает силу, продуцируемую мышцей, мышца удлиняется во время производства силы. Во время обычных локомоций, эти эксцентрические сокращения функционируют в двух качествах: 1) они рассеивают поглощенную энергию в виде высокой температуры, функционируют, как демпфер или амортизатор, уменьшая кинетическую энергию через торможение, и 2) наоборот, энергия, поглощенная растянутой мышцей (и сухожилием), может быть сохранена как энергия упругой деформации и впоследствии восстановлена, позволяя мышце эффективно функционировать как пружине. Оба этих «упругих свойства» мышцы зависимы от времени, которое может быть правилом, которое устанавливает частоту шагов у млекопитающих, и приспособляемая мышечная пружина становится жестче в ответ на продолжительную эксцентрическую нагрузку. Два уникальных свойства эксцентрических сокращений физиологически обоснованы. Затраты энергии для эксцентрических сокращений необычно низки, а величина произведенной силы необычно высока. Вследствие этого, мышцы, подвергнутые продолжительной эксцентрической тренировке, отвечают существенными увеличениями в силе и размере, так же, как и изменениями в упругих свойствах мышц. Эти прогнозируемые ответы имеют важное клиническое и физическое применение. Считается, что потеря массы мышц и силы являются почти неизбежными последствиями старения, ускоряемая как сердечной, так и дыхатель-

ной недостаточностью. Продолжительные эксцентрические упражнения, которое требует минимальной энергии и таким образом кислородной поддержки, идеально удовлетворяют для восстановления обоих нарушений у такого населения, так же как и увеличение силы и мощности для всех занимающихся. Наконец, несмотря на то, что упругие свойства мышц часто приписывают коллагену и сухожилиям (структурам вне мышечных волокон), доказательства предполагают, что гигантский белок титин может внести значительный вклад в эти важные приспособительные функции волокон скелетных мышц.

Подтверждения

Мы благодарим Н. Hoppeler, D. Pierotti, и K. Conley.

Эта работа стала возможной, как часть финансируемого Фонда для Физической Терапии, Фонда ДУГ, Национального Фонда Науки, и Национальных Институтов Здоровья.

Справочная информация

1. Abbott BC, Bigland B, and Ritchie JM. The physiological cost of negative work. *J Physiol* 117: 380–390, 1952.
2. Bigland-Ritchie B and Woods JJ. Integrated electromyogram and oxygen uptake during positive and negative work. *J Physiol (Lond)* 260: 267–277, 1976.
3. Cavagna GA, Heglund NC, Harry JD, and Mantovani M. Storage and release of mechanical energy by contracting frog muscle. *J Physiol (Lond)* 481: 689–708, 1994.
4. Centner T, Fougereousse F, Freiburg A, Witt C, Beckmann JS, Granzier H, Trombitas K, Gregorio CC, and Labeit S. Molecular tools for the study of titin's differential expression. *Adv Exp Med Biol* 481: 35–49, 2000.
5. Dickinson MH, Farley CT, Full RJ, Koehl MAR, Kramm R, and Lehman S. How animals move: an integrative view. *Science* 288: 100–106, 2000.
6. Farley CT, Glaseen J, and McMahon TA. Running springs: speed and animal size. *J Exp Biol* 185: 71–86, 1993.
7. Gregorio CC, Granzier H, Sorimachi H, and Labeit S. Muscle assembly: a titanic achievement? *Curr Opin Cell Biol* 11: 18–25, 1999.

8. Komi PV. Stretch-shortening cycle: a powerful model to study normal and fatigued muscle. *J Biomech* 33: 1197–1206, 2000.
9. LaStayo PC, Pierotti DJ, Pifer J, Hoppeler H, and Lindstedt SL. Eccentric ergometry: increases in locomotor muscle size and strength at low exercise intensities. *Am J Physiol Regulatory Integrative Comp Physiol* 278: R1282–R1288, 2000.
10. LaStayo PC, Reich TE, Urquhart M, Hoppeler H, and Lindstedt SL. Can improvements in muscle strength be uncoupled from demand for energy during training? *Am J Physiol Regulatory Integrative Comp Physiol* 45: R611–R615, 1999.
11. Reich TE, Lindstedt SL, LaStayo PC, and Pierotti DJ. Is the spring quality of muscle plastic? *Am J Physiol Regulatory Integrative Comp Physiol* 278: R1661–R1666, 2000.
12. Salmons S, editor. *Muscle Damage*. Oxford, UK: Oxford Univ. 1997.
13. Seyfarth A, Blickman R, and vanLeeuwen JL. Optimum take-off technique and muscle design for long jump. *J Exp Biol* 302: 741–750, 2000.
14. Stauber WT. Eccentric action of muscles: physiology, injury, and adaptations. *Exerc Sport Sci Rev* 17: 157–185, 1989.
15. Taylor CR. Force development during sustained locomotion: a determinant of gait, speed, and metabolic power. *J Exp Biol* 115: 253–262, 1985.
16. Weicker H. Stretch-shortening-cycle in microgravity, spinal proprioceptive and tendomuscular elastic energy release. *Int J Sports Med* 18, Suppl 4: S326–S329, 1997.