

Самсонова А.В, Барникова И.Э., Азанчевский В.В. Влияние силовых тренировок, выполняемых в различных режимах сокращения, на гипертрофию скелетных мышц человека // Труды каф. биомеханики. Сб. статей /Под ред. А.В.Самсоновой. В.Н.Томилова.- СПб, 2010.- С. 115-131.

ВЛИЯНИЕ СИЛОВЫХ ТРЕНИРОВОК, ВЫПОЛНЯЕМЫХ В РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМАХ СОКРАЩЕНИЯ, НА ГИПЕРТРОФИЮ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ ЧЕЛОВЕКА

А.В.Самсонова, И.Э.Барникова, В.В.Азанчевский

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что при выполнении двигательных действий мышцы могут выполнять как статическую, так и динамическую работу. Если момент силы, развиваемый мышцами, равен моменту внешней силы, то длина мышцы не изменяется. В этом случае говорят, что мышца работает в **изометрическом режиме** и выполняет **статическую работу**. Если момент силы, развиваемый мышцами, больше момента внешней силы, длина мышцы уменьшается, мышца работает в **концентрическом (преодолевающем)** режиме. Если мышечный момент меньше момента внешней силы и длина мышцы увеличивается, мышца сокращается в **эксцентрическом (уступающем)** режиме (Е.А.Котикова, 1939; Е.К.Жуков, Е.Г.Котельникова, Д.А.Семенов, 1963; П.Богданов, Т.Тодоров, 1968; Н.Б.Кичайкина с соавт., 2000). Работа мышцы в концентрическом и эксцентрическом режимах соответствует динамической работе. Относительный вклад этих трех режимов сокращения в процессы, стимулирующие адаптацию мышц, несомненно, представляет большой интерес при планировании силовой тренировки.

P.J.Rasch и L.J.Morehouse (1957) одними из первых показали, что динамические упражнения вызывают больший прирост силы и площади по-

перечного сечения мышц, чем изометрические. В последствии, полученные результаты многократно проверялись (G.A.Dudley et al. 1991; S.Garfinkel, E.Cafarelli, 1992; E.J.Higbie et al. 1995; T.K.Evetovich et al. 2001; G.R.Adams et al. 2004; T.Garma et al. 2007). В некоторых исследованиях (D.A.Jones, O.M.Rutherford, 1989; G.R.Adams et al. 2004) было показано, что гипертрофия мышц после тренировки силовой направленности длительностью 10-12 недель была одинаковой во всех трех режимах и не очень большой (площадь поперечного сечения мышц увеличилась приблизительно на 5%). Однако большинство исследователей находят, что тренировка с использованием эксцентрического режима работы мышц приводит к несколько большей гипертрофии мышц, чем другие режимы сокращения (M.J.Gibala et al. 1995; E. Hagbie et al. 1996; J.Y.Seger, B.Arvidsson, A.Thorstensson, 1998; M.J.Gibala et al. 2000).

Следует отметить, что до настоящего времени нет удовлетворительного объяснения механизмов, приводящих к адаптации мышцы при выполнении силовых упражнений в различных режимах ее сокращения.

ЦЕЛЬ РАБОТЫ состояла в разработке концепции, объясняющей воздействие силовых упражнений, выполняемых в различных режимах, на гипертрофию скелетных мышц.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Прежде чем попытаться обосновать механизмы, происходящие в мышцах при выполнении двигательных действий, необходимо сопоставить факты, накопленные различными научными дисциплинами, относительно их функционирования в различных режимах.

Проявление срочной адаптации скелетных мышц при работе в различных режимах

Различают два типа адаптации скелетных мышц к физической нагрузке: срочную и долговременную. **Срочная адаптация** – это структурно-функциональная перестройка, происходящая в организме спортсме-

на непосредственно во время выполнения физических упражнений (С.С.Михайлов, 2009).

Исследования, проведенные на *гистологическом* уровне, свидетельствуют о существовании ряда особенностей, присущих работе мышцы в эксцентрическом режиме. Первой особенностью выполнения упражнений в эксцентрическом режиме является большая степень повреждения цитоскелета и Z-дисков мышечного волокна по сравнению с тренировкой в других режимах (J.Friden, M. Sjostrom, B. Ekblom, 1983; J.Friden, U. Kjorell, and

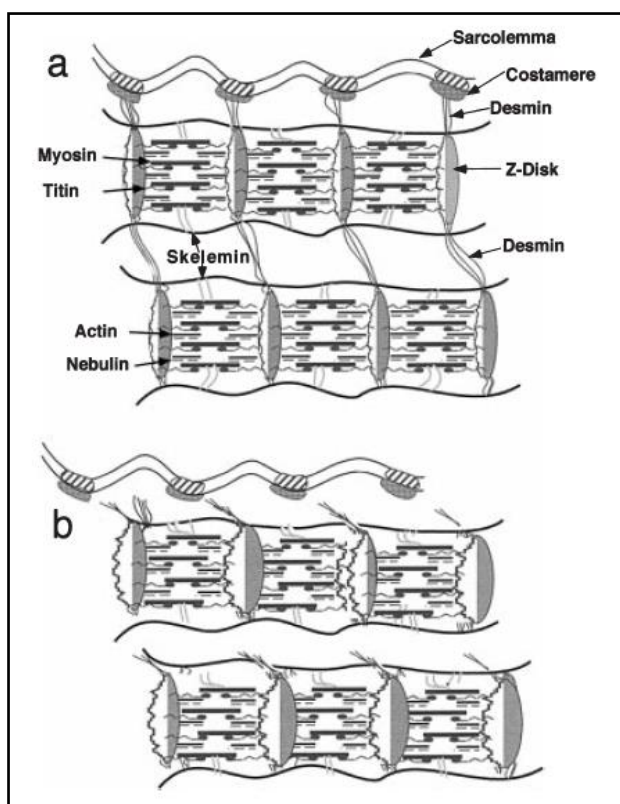


Рис.1 Схематическая диаграмма механизма разрушения Z-диска.
(a) – нормальное расположение миофибрилл (b) смещение миофибрилл. Широкие Z-диски как свидетельство Z-дискового «размытия» в электронном микроскопе (по: J.Friden, R.L.Lieber, 2001).

L-E. Thornell, 1984; R.L.Lieber et al. 1996; J.Friden, R.L.Lieber, 2001), рис.1. При этом получен фактический материал (J.Friden, M. Sjostrom, B. Ekblom, 1983), свидетельствующий о том, что степень повреждения **Z-дисков** мышечных волокон **II** типа в три раза больше, чем у волокон **I¹** типа. J.Friden и R.L.Lieber (1992) объясняют этот факт тем, что по гистологическим данным **Z-диски** мышечных волокон **II** типа в два раза тоньше, по сравнению с волокнами **I** типа.

Исследованиями M.J.Gibala et al. (1995) показано, что даже *однократная силовая тренировка в эксцентрическом режиме* вызывает у

начинающих спортсменов повреждение более 82% мышечных волокон, а в

¹ Мышечные волокна I типа – красные, окислительные, медленные, устойчивые к утомлению. Мышечные волокна II типа – белые, гликолитические, быстрые, быстро утомляемые.

концентрическом – только 33%. У хорошо тренированных спортсменов аналогичная тренировка приводит к 45% повреждений мышечных волокон при работе в эксцентрическом режиме и 27% при работе в концентрическом режиме (M.J.Gibala et al. 2000). При этом у людей, не занимающихся физической культурой и спортом однократная силовая тренировка в концентрическом режиме вызывает приблизительно равные повреждения мышечных волокон малой, средней и высокой тяжести. В то же время тренировка в эксцентрическом режиме вызывает до 40,6% повреждений высокой тяжести сразу после занятий и 49,6% через 48 часов после занятия.

Второй особенностью работы в эксцентрическом режиме является появление поврежденных мышечных волокон **II В типа** с неправильными

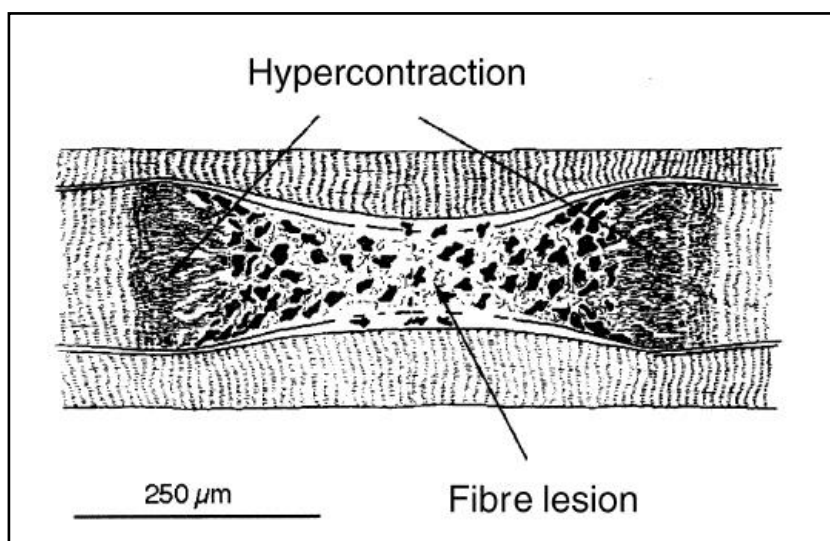


Рис.2. Схема продольного разреза мышечного волокна с **сегментарным** повреждением, окруженного двумя нормальными волокнами. Относительно центральной некротической зоны имеются две зоны гиперсокращения. В некротизированной зоне, фагоциты наблюдаются как внутри, так и снаружи частично поврежденной мембраны мышечного волокна. Зоны гиперсокращения сдвигают смежные мышечные волокна на уровне повреждения (по: J.Friden, R.L.Lieber, 2001).

формами и больших размеров. J.Friden и R.L.Lieber, (2001) находят, что эти волокна представляют собой гиперсокращение мышечного волокна (рис. 2), что проявляется в очень коротких саркомерах возле поврежденной области. В тонкой области волокна чаще всего повреждена сарколемма и в ней найдено огромное ко-

личество клеток-сателлитов. Аналогичную картину наблюдал П.З.Гудзь (1963) при изучении воздействия на животных физических нагрузок раз-

личной направленности.

Установлено (Т.N.Shepstone et al. 2005), что сокращение мышц в *эксцентрическом режиме* с большой скоростью приводит к более значительным повреждениям мышечных волокон по сравнению с невысокой скоростью. Наибольшие повреждения обнаружены в **Z-дисках** волокон **IIВ** типа.

Биохимические данные об эффектах срочной адаптации мышц свидетельствуют о том, что на 3-5 день после эксцентрических сокращений, в крови исследуемых значительно возрастает уровень креатинкиназы и миоглобина, что свидетельствует о сильных повреждениях мышцы (рис. 3). При этом он значительно превышает аналогичные показатели, полученные при выполнении движений в концентрическом режиме (J.A.Faulkner, S.V.

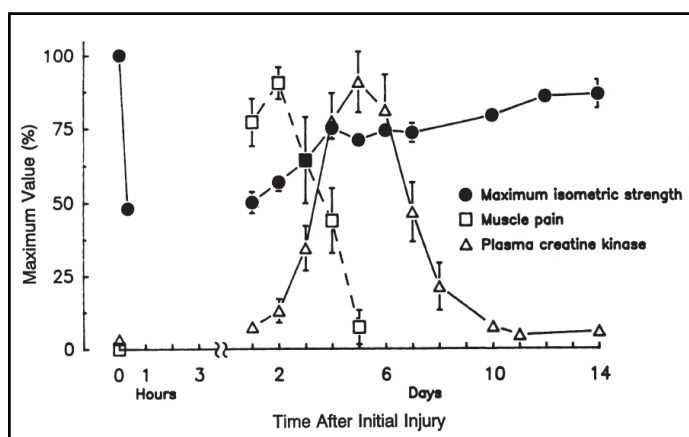


Рис.3. Изменение максимума изометрической силы мышц (кружки), уровня запаздывающих болезненных ощущений (квадраты) и уровня креатинкиназы в плазме крови (треугольники) после выполнении серии эксцентрических упражнений мышцами-сгибателями предплечья. по: J.A.Faulkner, S.V. Brooks, J.A.Opiteck, 1993

Brooks, J.A.Opiteck, 1993; A.P.Lavender, K.Nosaka, 2006; K.Nosaka, 2008).

Из **физиологических характеристик** для оценки срочной адаптации применяется оценка интегрированной электрической активности мышц (ЭАМ). По данным М.J.Gibala et al. (1995) во время эксцентрических сокращений суммарная ЭАМ на 40% меньше, чем во время концен-

трических. Это подтверждает полученные ранее фактические данные о низкой метаболической стоимости работы мышц при выполнении движений в эксцентрическом режиме по сравнению с другими режимами (B.Katz, 1939; B.C.Abbott, B.Bigland, J.M.Ritchie, 1952; N.Curtin, R.E.Davies,

1973; S.L.Lindstedt, P.C.LaStayo, T.E.Reich, 2001). При этом различия в метаболической стоимости произведенной работы при концентрических и эксцентрических сокращениях могут быть шестикратными (B.Bigland-Ritchie, J.J.Woods, 1976).

Для оценки проявлений срочной адаптации скелетных мышц после выполнения упражнения в различных режимах чаще всего используются следующие *биомеханические характеристики*: уровень максимальной силы мышц, измеренной в изометрическом режиме (P.J.Rasch, L.J.Morehouse, 1957; D.A.Jones, O.M. Rutherford, 1989; R.C.Smith, O.M.

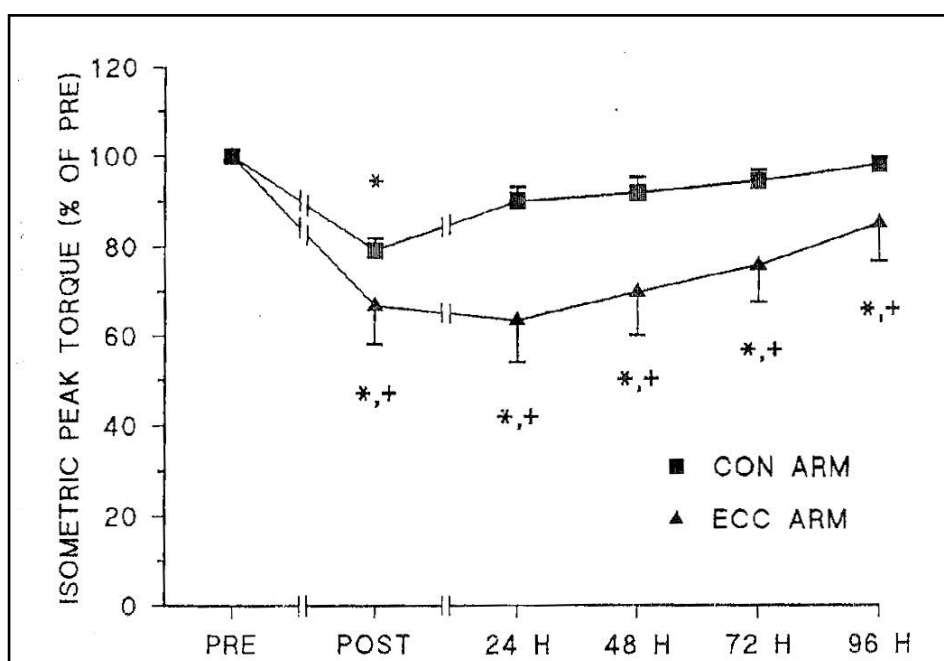


Рис.4. Максимальные значения момента силы, полученного в изометрическом режиме для руки, выполнявшей концентрические сокращения (квадраты) и руки, выполнявшей эксцентрические сокращения (треугольники) в различные моменты времени: до (PRE), сразу после (POST), через 24 часа (24H), 48 часов (48H), 72 часа (72H) и 96 часов (96H) после выполнения упражнения. 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 Ecc рукой (по: M.J.Gibala et al. (1995).

Rutherford, 1995) или значение максимального момента силы (M.J.Gibala et al. 1995; J.Y.Seger, B.Arvidsson, A.Thorstensson, 1998; T.N.Shepstone et al.

2005).

Так, в исследованиях M.J.Gibala et al. (1995) было показано (рис.4), что после одного тренировочного занятия силовыми упражнениями значения максимального момента силы (MVC) двуглавой мышцы плеча, измеренного в изометрическом режиме, понизились как у руки, выполнявшей движения в концентрическом, так и у руки, выполнявшей движения в эксцентрическом режимах сокращения ($P \leq 0,05$). Однако через 24 часа этот показатель, измеренный у руки, работающей в концентрическом режиме достоверно не отличался от базового уровня ($P > 0,05$). В то же время значения максимального момента силы, у руки, выполняющей эксцентрические сокращения, достоверно отличались от начального уровня через 24, 48, 72 и даже 96 часов ($P \leq 0,05$).

M.J.Gibala, et al. (1995) установлено, что снижение уровня максимальной изометрической силы через 48 часов после тренировочного занятия обнаруживает достоверную корреляцию ($P \leq 0,05$) с количеством сильно поврежденных мышечных волокон (%), как при эксцентрическом, так и концентрическом режиме сокращения. Но как резонно замечают авторы (M.J.Gibala, et al. 1995) снижение способности генерировать силу, однако, напрямую не может быть свидетельством миофибриллярного повреждения, так как через 48 часов уровень развиваемой силы частично восстанавливался (рис.4), в то время как процент повреждений был таким же, как и после тренировочного занятия.

Проявление долговременной адаптации скелетных мышц при работе в различных режимах

Если применить не однократное тренировочное воздействие, а многократное, можно увидеть эффект долговременной адаптации, происходящий в скелетных мышцах под воздействием силовых упражнений, выполняемых в различных режимах.

Долговременная адаптация – структурно-функциональная перестройка, происходящая в организме в ответ на длительное, или многократ-

ное воздействие физической нагрузки (С.С.Михайлов, 2009).

Гистологическими исследованиями показано, что при работе в *изометрическом режиме* наряду с возрастанием объема мышц увеличивается поверхность их прикрепления к костям, удлиняется сухожильная часть, увеличиваются внутримышечные соединительнотканые прослойки эндомизия. Происходит увеличение саркоплазмы и числа митохондрий, возрастает число ядер, они принимают округлую форму. Возрастает поперечное сечение мышечного волокна, однако количество миофибрилл не увеличивается, в связи с чем их плотность уменьшается. Вследствие длительного сокращения мышечных волокон в них повышаются метаболические процессы, что способствует увеличению количества кровеносных капилляров, а концевые пластинки увеличиваются в поперечном размере. Если мышца сокращается в концентрическом и эксцентрическом режимах, в ней происходит удлинение мышечной части и укорочение сухожильной, возрастает количество миофибрилл. Также возрастает количество ядер, и они принимают овальную форму. В этом случае концевые пластинки увеличиваются в длину (В.И.Козлов, А.А.Гладышева, 1977).

Анатомические и физиологические исследования свидетельствуют о том, что гипертрофия мышц при силовой тренировке в эксцентрическом режиме больше, чем в концентрическом режиме, однако эти различия не очень существенны. Так, например, E. Hagbie et al. (1996) показано, что после 10 - недельной гипертрофической силовой тренировки поперечное сечение латеральной широкой мышцы бедра у женщин при работе в эксцентрическом режиме увеличилось на 6,6%, в то время как при работе в концентрическом режиме только на 5,0%.

Гипертрофия мышечных волокон при работе в эксцентрическом режиме больше, чем при концентрическом (S.L.Lindstedt, P.C.LaStayo, T.E.Reich, 2001), при этом гипертрофия быстрых мышечных волокон при выполнении быстрых эксцентрических сокращений больше, чем медлен-

ных (T.N.Shepstone et al. 2005).

Следует отметить, что **растяжение пассивной мышцы** не приводит к ее гипертрофии. Посредством эксперимента (J.R.Fowles et al. 2000) было установлено, что у исследуемых, выполнявших пассивное растягивание мышц, не было отмечено изменений в их поперечном сечении, в то время как у испытуемых, выполнявших изометрическое напряжение, площадь поперечного сечения мышц увеличилась.

Установлено, что при изучении *биомеханических аспектов* долговременной адаптации, необходимо учитывать закономерность, названную *специфичностью эффектов тренировки* (Ю.В.Верхошанский, 1988; E. Hagbie et al. 1996; А.Л.Нетреб, 2007). Суть этой закономерности заключается в том, что максимальный прирост силы мышц при тестировании регистрируется в том режиме работы, в котором осуществлялась тренировка.

Существует большое количество исследований, в которых сравнивалось воздействие силовой тренировки в изометрическом, концентрическом и эксцентрическом и режимах на уровень максимальной силы, развиваемой мышцами в изометрическом режиме или значение максимального момента силы мышц (P.J.Rasch, L.J.Morehouse, 1957; D.A.Jones, O.M. Rutherford, 1989; M.J.Gibala, et al. 1995; E. Hagbie et al. 1995). В связи с тем, что в экспериментах применялись различные протоколы, а также исследовались различные типы мышц, полученные данные не убеждают, что эксцентрический режим более эффективен, чем концентрический или изометрический (Дж.Х.Уилмор, Д.Л.Костилл, 1997). Однако показано, что эксцентрические упражнения в большей степени увеличивают жесткость мышц, чем концентрические. Увеличение жесткости связывают с повышенным содержанием белков цитоскелета мышечных волокон, а также белком титином. (S.L.Lindstedt, P.C.LaStayo, T.E.Reich, 2001).

Механизм повреждения мышечных волокон при работе в различных режимах

Разрабатывая концепцию, объясняющую большую эффективность эксцентрического режима, J.Friden, R.L.Lieber (1992) дали объяснение механизма повреждения мышц, базирующееся на характеристической зависимости «скорость-сила». Они обратили внимание, что при концентрическом режиме сокращения, эта зависимость не имеет резких скачков, в то

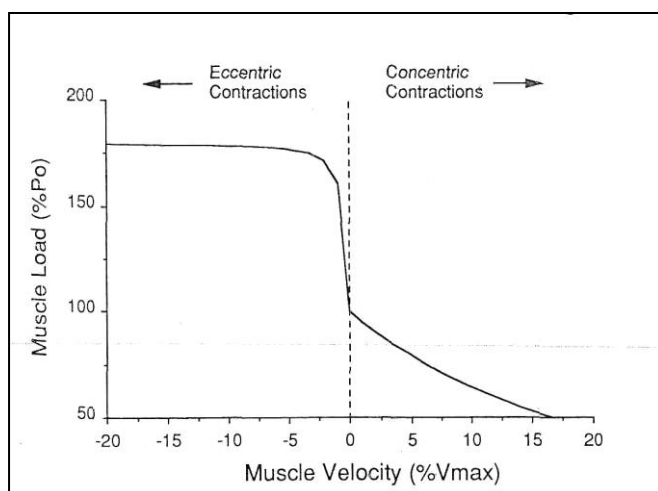


Рис.5. Классическая зависимость «скорость–сила». Отметьте, что при укорочении (скорость положительная) падение силы с возрастанием скорости относительно медленное. Однако, при удлинении мышцы (скорость сокращения отрицательная) сила возрастает очень резко. Это может вызывать нестабильность между соседними саркомерами (по: J.Friden, R.L.Lieber (1992)).

время как при эксцентрическом режиме, после прохождения нулевой точки, у этой зависимости наблюдается резкий скачок (рис. 5). Исходя из этого, они (J.Friden, R.L.Lieber, 1992) указывают: «Таким образом, мышца при работе в концентрическом режиме при увеличении на 5% от максимальных значений скорости уменьшает свою силу примерно на 20% от максимальных значений силы,

однако при удлинении мышцы (эксцентрический режим) только на 1% от максимальной скорости она может увеличить силу на 50%. Неоднородность зависимости «скорость-сила» возле нуля приводит к тому, что сила увеличивается приблизительно в 10 раз быстрее при удлинении, чем при такой же скорости укорочения. Так как длина саркомеров варьирует (более длинные саркомеры расположены в середине миофибриллы, а более короткие — на ее концах), для смежных саркомеров из-за крутизны зависимости «скорость-сила» в эксцентрическом режиме развиваемая сила может существенно различаться, поэтому актиновые филаменты испытывают различные силы на своих концах. Эти силы приводят к значительному

смещению Z-дисков. Это смещение может приводить к «размытию» диска». J.A Faulkner et al. (1993) также считают, что в течение эксцентрического упражнения некоторые саркомеры перерастянуты, и поэтому повреждены, в то время как другие сохраняют свою длину.

Таким образом, результаты исследований позволили сформулировать **шесть утверждений (тезисов)** относительно эффектов срочной и долговременной адаптации мышц при работе в различных режимах:

1. повреждение мышечных волокон имеет место при всех режимах сокращения мышцы, однако в эксцентрическом режиме мышечные волокна повреждаются в большей степени;
2. при выполнении двигательных действий в эксцентрическом режиме установлена большая степень повреждения цитоскелета и Z-дисков миофибрилл по сравнению с concentрическим и изометрическим.
3. при выполнении эксцентрических упражнений мышечные волокна **II типа** повреждаются в большей степени, по сравнению с мышечными волокнами **I типа**.
4. при выполнении двигательных действий в эксцентрическом режиме с высокой скоростью степень повреждения больше, чем при низкой скорости движений;
5. метаболические затраты и суммарная ЭАМ при выполнении движений в эксцентрическом режиме меньше, чем в concentрическом;
6. пассивное растягивание мышцы не приводит к увеличению площади ее поперечного сечения.

Мы предлагаем следующую **концепцию**, описывающую последовательность событий, приводящих к большему повреждению мышечных волокон при работе в *эксцентрическом режиме* по сравнению с *concentрическим и изометрическим*.

Для того, чтобы мышца, выполняющая статическую работу, начала удлиняться, момент внешних сил должен превосходить момент силы

мышцы. Это возможно только в том случае, если часть двигательных единиц (ДЕ) будет дезактивирована, то есть прекратит свою активность и, как следствие – будет уменьшено количество активных мышечных волокон. V.Eloranta, P.W.Komi (1980) и M.J.Gibala et al. (1995) находят, что этот механизм управления ДЕ лежит в основе эксцентрических сокращений мышцы. Это предположение подтверждается исследованиями метаболических затрат и суммарной ЭАМ (*тезис № 5*), которые меньше при работе в эксцентрическом режиме по сравнению с другими режимами.

Вследствие дезактивации части ДЕ момент внешней силы становится больше момента силы, развиваемого мышцей и, как следствие – активная мышца начинает удлиняться. Удлинение мышцы сопровождается удлинением мышечных волокон. Так как миофибриллы внутри мышечного волокна имеют «жесткую» привязку к его мембране посредством костамеров и элементов цитоскелета (рис.6), длина миофибрилл, а, следовательно, и саркомеров, из которых состоят миофибриллы, увеличивается.

Удлинению саркомера, находящегося в активном состоянии, препятствуют силы, возникающие между его толстыми и тонкими филаментами, *которые стремятся уменьшить его длину*. В связи с тем, что значение

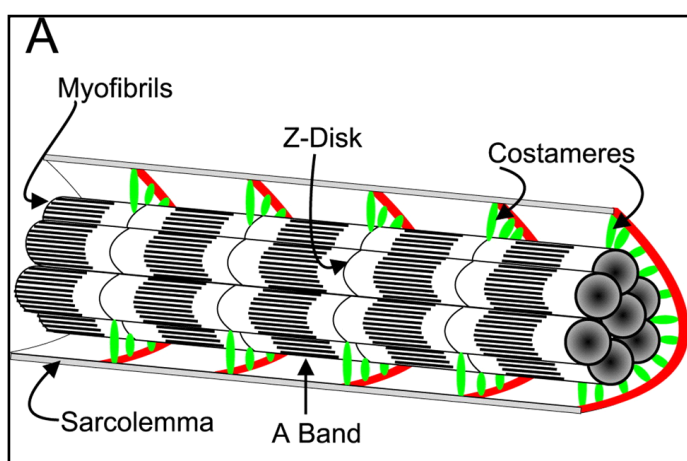


Рис.6. Мышечное волокно и костамеры
(по: J.M.Ervasty, 2003).

внешней силы превосходит силу, развиваемую сократительными элементами, саркомер растягивается. Следствием этого является повреждение элементов цитоскелета и мембранного скелета мышечных волокон, а также повреждение Z-дисков миофибрилл

(J.Friden, U.Kjorell, R.L.Lieber, 1984), что согласуется со **вторым утвер-**

ждением. Частое повреждение Z-дисков свидетельствует о том, что они представляют собой одно из «слабых мест» с точки зрения механики. Так как толщина Z-дисков у мышечных волокон II типа меньше, чем у мышечных волокон I типа, они повреждаются в большей степени (J.Friden, R.L.Lieber, 1992).

На основе предложенной нами концепции можно объяснить, почему при выполнении эксцентрических сокращений с большой скоростью наблюдаются большие повреждения Z-дисков, по сравнению с медленным выполнением движения (*тезис № 4*). Для того, чтобы эксцентрическое упражнение выполнялось с большей скоростью, необходимо дезактивировать дополнительное количество ДЕ и, следовательно, мышечных волокон. Таким образом, момент силы, развиваемый мышцей, уменьшится еще больше. Можно также увеличить внешнюю нагрузку, сохранив количество ДЕ на том же уровне.

Наша гипотеза также позволяет объяснить отсутствие повреждения при растягивании пассивной мышцы (*шестой тезис*). Это происходит вследствие того, что внешней растягивающей силе не противодействует сила, возникающая между толстым и тонким филаментами саркомера. Отсутствие сил, стремящихся укоротить саркомер позволяет ему максимально увеличить свою длину.

На основе предлагаемой гипотезы возможно объяснение, почему при концентрическом и изометрическом режимах работы мышцы, также повреждаются мышечные волокна, хотя и в меньшей степени, чем при эксцентрическом (*первый тезис*).

Из физиологических исследований хорошо известно, что существует временной промежуток (латентный период) между возникновением потенциала действия и началом механической реакции мышцы. Это свойство мышцы проявляется особенно ясно при противодействии большим нагрузкам. При этом латентный период тем больше, чем больше внешнее отяго-

щение (В.С.Абботт, J.M.Ritchie 1951; Е.К.Жуков, 1969; В.М.Зациорский, В.С.Аруин, В.Н.Селуянов, 1981; В.С.Гурфинкель, Ю.С.Левик, 1985; А.Вайн, 1990).

В течение латентного периода в мышце развивается процесс возбуждения, вследствие чего некоторые мышечные волокна начинают укорачи-

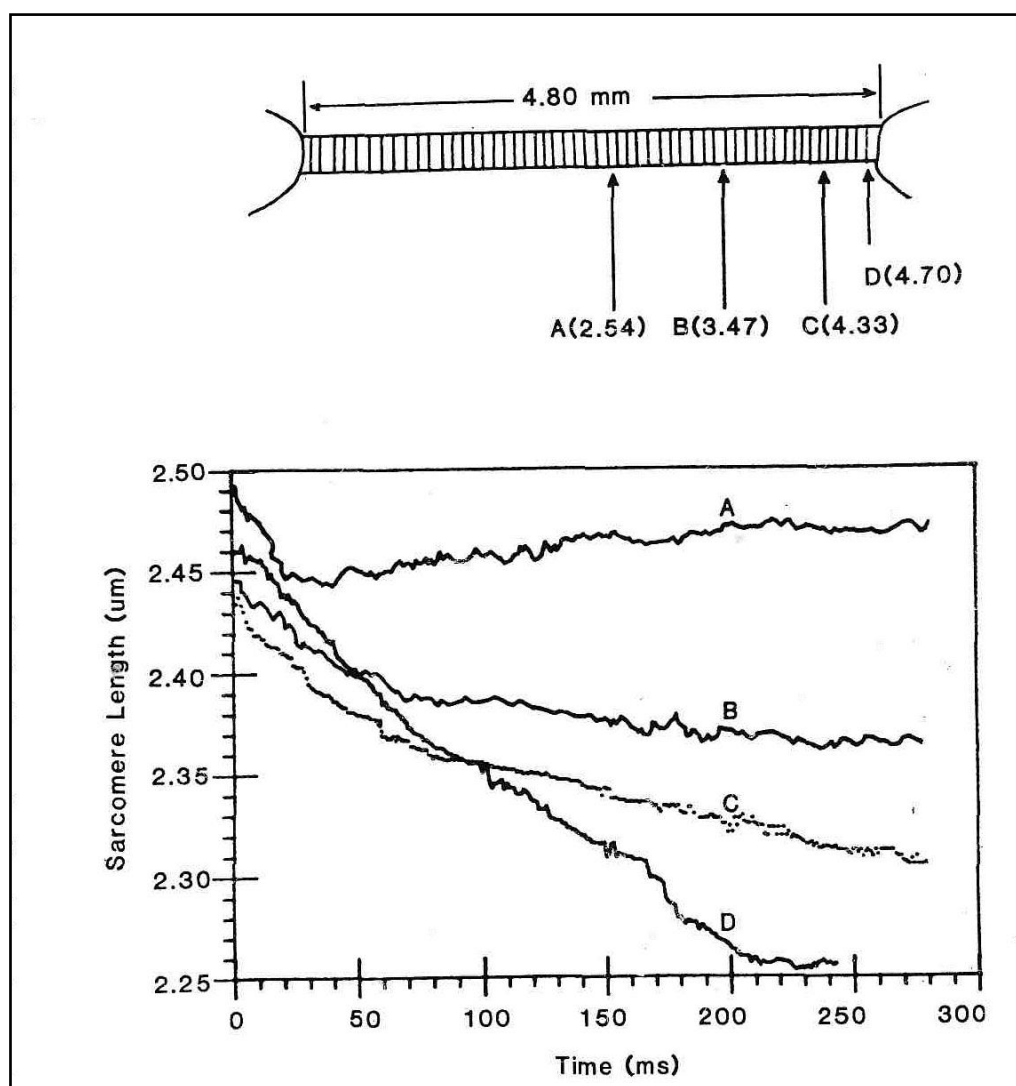


Рис.7. Сверху. Области вдоль мышечного волокна, где измерялась длина саркомеров. Внизу длина саркомеров вдоль изолированного волокна мышцы в течение изометрического сокращения. В этом эксперименте, концы изолированной semitendinosus лягушки были фиксированы. Мышца была активизирована, после чего измерялась длина саркомеров, расположенных вдоль волокна на основе лазерной дифракции. Отметьте, что саркомеры, находящиеся около конца волокна (С и D) имеют более короткую длину и более высокую скорость сокращения, тогда как саркомеры находящиеся в середине волокна (А) фактически удлиняются на медленной скорости. Поскольку эти саркомеры более длинны и таким образом имеют более низкий изометрический потенциал силы, сила по длине волокна постоянна (по: R.L.Lieber, R.J.Baskin, 1983).

ваться и утолщаться. Это приводит к увеличению площади поперечного сечения мышцы и возникновению тяги посредством эндо- пери- и эпимизия мышцы. *Однако, в латентный период количество возбужденных мышечных волокон недостаточно, чтобы развить момент силы, необходимый для преодоления внешнего момента силы.* Вследствие этого **длина мышцы остается неизменной**. Другими словами в течение латентного периода мышца сокращается в изометрическом режиме. Долгое время считалось (Е.К.Жуков, 1969; В.М.Зациорский, 1979), что неизменность длины мышцы связана с растяжением сухожилий, однако А.А.Вайном (1990) было показано, что прочность сухожилий значительно превосходит прочность мышечных волокон. Поэтому в латентный период сухожилия практически не изменяют своей длины, и следовательно, **неизменной остается длина мышечных волокон и жестко связанных с ними миофибрилл**. Это возможно только в том случае, если одни, более слабые саркомеры будут растягиваться, а другие, более сильные – укорачиваться.

При рассмотрении эксцентрического режима было показано, что растяжение саркомеров, находящихся в активном состоянии, приводит к их повреждению. Однако во время латентного периода при сокращении мышцы в концентрическом режиме растягиваются не все саркомеры, а только самые слабые (сильные укорачиваются), в этом режиме должны наблюдаться меньшие повреждения мышечных волокон. Это предположение подтверждается данными M.J.Gibala, et al. (1995).

При работе мышцы в изометрическом режиме происходят те же процессы, что и в латентный период при развитии возбуждения при работе мышцы в концентрическом режиме. Существуют прямые доказательства этого предположения (рис. 7). Показано (R.L.Lieber, R.J.Baskin, 1983; J.Friden, R.L.Lieber, 1992), что при *изометрическом сокращении полуперепончатой мышцы лягушки, саркомеры, расположенные возле соединения мышечного волокна с сухожилием укорочены, в то время как расположен-*

ные в центре – удлинены. Таким образом, при изометрическом сокращении мышцы часть саркомеров укорачивается, а часть – медленно удлиняется.

ВЫВОДЫ

1. При выполнении упражнений в различных режимах работы, наблюдаемые эффекты срочной и долговременной адаптации мышц различны.

2. Эффекты срочной адаптации проявляются в том, что выполнение физических упражнений в эксцентрическом режиме вызывает большие структурные повреждения мышечных волокон, чем другие режимы сокращения мышцы. Эти повреждения затрагивают в первую очередь Z-диски саркомеров, а также белки цитоскелета. С биохимической точки зрения эксцентрические упражнения представляют для организма значительно больший стресс, чем упражнения, производимые в других режимах: уровень креатинкиназы при работе в эксцентрическом режиме значительно превышает соответствующий показатель при работе в концентрическом и изометрическом режимах. Падение уровня изометрической силы после выполнения упражнений в эксцентрическом режиме значительно больше, чем в концентрическом.

3. Долговременная адаптация к упражнениям, выполняемым в эксцентрическом режиме, проявляется в несколько большей гипертрофии скелетных мышц.

4. Предлагается концепция, объясняющая ряд экспериментальных фактов: отсутствие повреждений при удлинении невозбужденной мышцы; большие повреждения саркомеров при выполнении упражнений в эксцентрическом режиме по сравнению с другими режимами мышечного сокращения; большие повреждения мышечных волокон при выполнении эксцентрических упражнений с различной скоростью; меньшую метаболическую стоимость работы в эксцентрическом режиме.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вайн, А.А. Явление передачи механического напряжения в скелетной мышце [Текст] / А.А.Вайн // Тарту: Изд. Тартуского университета, 1990.– 34 с.
2. Верхошанский, Ю.В. Основы специальной физической подготовки спортсменов [Текст] /Ю.В. Верхошанский.– М.: Физкультура и спорт, 1988.– 331 с.
3. Гудзь, П.З. О морфологических изменениях скелетных мышц в условиях повышенной и пониженной физической деятельности организма животных [Текст] /З.Гудзь // Теория и практика физической культуры, 1963.– № 11.– С. 39-43.
4. Гурфинкель, В.С. Скелетная мышца: структура и функция [Текст] / В.С. Гурфинкель, Ю.С. Левик.– М.: Наука, 1985.– 142 с.
5. Жуков, Е.К. Биомеханика физических упражнений [Текст] /Е.К.Жуков, Е.Г.Котельникова, Д.А.Семенов.– М.: Физкультура и спорт, 1963.– 259 с.
6. Жуков, Е.К. Очерки по нервно-мышечной физиологии [Текст] /Е.К. Жуков.– Л.: Наука, 1969.– 288 с.
7. Зациорский, В.М. Биодинамика мышц [Текст] /В.М.Зациорский /в кн.: Д.Д.Донской, В.М.Зациорский Биомеханика. Учебник для ин-тов физ. культуры.– М.: Физкультура и спорт, 1979.– С. 45-51.
8. Зациорский, В.М., Биомеханика двигательного аппарата человека [Текст]/ В.М. Зациорский, А.С.Аруин, В.Н.Селуянов.– М.: Физкультура и спорт, 1981.– 143 с.
9. Козлов, В.И., Основы спортивной морфологии [Текст] /В.И.Козлов, А.А.Гладышева.– М.: Физкультура и спорт, 1977.– 103 с.
10. Котикова, Е.А. Взаимодействие внутренних и внешних сил /Биомеханика физических упражнений [Текст] /Под ред. Е.А.Котиковой /Е.А.Котикова.– М.Л.: Физкультура и спорт, 1939.– С.8-28.
11. Кичайкина, Н.Б. Биомеханика физических упражнений [Текст] /Н.Б.Кичайкина, И.М.Козлов, Я.К.Коблев, А.В.Самсонова.– Майкоп, 2000.– 113 с.
12. Михайлов, С.С. Спортивная биохимия: учебник для вузов и колледжей физической культуры [Текст] /С.С.Михайлов// СПбГУФК им. П.Ф.Лесгафта, СПб, [б.и.].– 2009.– 230 с.
13. Нетребя, А.Л. Специфические изменения скоростно-силовых возможностей скелетных мышц под влиянием тренировки в изотоническом и изокинетическом режимах мышечного сокращения и при гипокинезии: Автореф. дис... канд биол. наук.– М., 2007.– 24 с.
14. Уилмор, Дж. Физиология спорта и двигательной активности [Текст] /Дж.Уилмор, Д.Л Костил.– Киев: Олимпийская литература, 1997.–

503 c.

15. Abbott, B.C. The onset of shortening in striated muscle [Text] /B.C. Abbott, J.M Ritchie //Journal of Physiology, 1951.– V.113.– P. 336-345.
16. Abbott, B.C. The physiological cost of negative work [Text]. /B.C. Abbott, B.Bigland, J.M. Ritchie //Journal of Physiology, 1952 .– V. 117.– P. 380-390.
17. Adams, G.R. Skeletal muscle hypertrophy in response to isometric, lengthening, and shortening training bouts of equivalent duration [Text] /G.R.Adams, D.C.Cheng, F.Haddad, K.M.Baldwin //Journal of Applied Physiology, 2004.–V.96.– P.1613–1618.
18. Bigland - Ritchie, B. Integrated electromyogram and oxygen uptake during positive and negative work [Text] /B. Bigland - Ritchie, J.J. Woods //Journal of Physiology, 1976. – V. 260.– P. 267-277.
19. Curtin, N. Chemical and mechanical changes during stretching of activated frog skeletal muscle [Text] /N. Curtin, R. E.Davies //Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology,1973.–V.– 37.– P. 619-626.
20. Dudley, G.A. Importance of eccentric actions in performance adaptations to resistance training [Text]// G.A. Dudley, P.A. Tesch, B.J. Miller //Aviation, Space, and Environmental Medicine, 1991.–V. 62.– P 543-550.
21. Eloranta, V. Function of the quadriceps femoris muscle under maximal concentric and eccentric contraction [Text] /V.Eloranta, P.W.Komi //Journal of Electromyography in Neurophysiol, 1980.– V. 20.– P. 159-174.
22. Ervasti, J.M. Costameres: the Achilles' Heel of Herculean Muscle [Text] / J.M. Ervasti, //Journal of Biological Chemistry, 2003.– V.278.– P.13591-13594.
23. Evetovich, T.K. The effect of concentric isokinetic strength training of the quadriceps femoris on electromyography and muscle strength in the trained and untrained limb [Text] /T.K.Evetovich, T.J. Housh, G.O.Jonson, D.B. Smith, K.T.Ebersole //Journal of Strength and Conditioning Research, 2001.– V. 15.– N 4.– P. 439-445.
24. Faulkner, J.A. Injury to skeletal muscle fibres during contractions: conditions of occurrence and prevention [Text] /J.A.Faulkner, S.V. Brooks, J.A.Opiteck // Journal of Physical Therapy, 1993.– V. 73.– N12.–P. 911 –921.
25. Fowlers, J.R. The effect of acute passive stretch on muscle protein synthesis in humans [Text] /J.R., Fowlers, J.D.MacDougall, M.A. Tarnopolsky, D.G.Sale, B.D.Roy, K.E.Yarasheski //Canadien Journal of Applied Physiology, 2000.– V.25.– N. 3.– P.165–180.
26. Fridén, J. Myofibrillar damage following intense eccentric exercise in man [Text] /J.Fridén, M.Sjöström, B.Ekblom //International Journal of Sports Medicine, 1983. – V. 4.– N3.– P.170-176.
27. Fridén, J. Delayed muscle soreness and cytoskeletal alterations: an immunocytological study in man [Text] /J.Fridén, U.Kjorell, R.L.Lieber //International Journal of Sports Medicine, 1984.–V.5.– N1.– P.15-18.

28. Fridén, J. Muscle fiber type characteristics in endurance trained and untrained individuals [Text] /J.Fridén, M.Sjöström, B.Ekblom //European Journal of Applied Physiology, 1984.– V. 52.– 266-271.
29. Fridén, J. Structural and mechanical basis of exercise-induced muscle injury. [Text] /J.Fridén, R.L.Lieber //Medicine & Science in Sports & Exercise, 1992.– V. 24.– N5.– P521-530.
30. Fridén J., Lieber R.L. Eccentric exercise-induced injuries to contractile and cytoskeletal muscle fibre components /J.Fridén, R.L.Lieber //Acta Physiologica Scandinavica, 2001, V.–171.– P.321-326.
31. Garfinkel, S. Relative changes in maximal force, EMG, and muscle cross-sectional area after isometric training [Text] /S.Garfinkel and E.Cafarelli // Medicine & Science in Sports & Exercise, 1992.– V24.– P. 1220-1227.
32. Garma, T. Similar acute molecular responses to equivalent volumes of isometric, lengthening, or shortening mode resistance exercise [Text] /T. Garma, C.Kobayashi, F. Haddad, G.R. Adams, P.W.Bodell, K.M.Baldwin // Journal of Applied Physiology, 2007.– V.– 102.– P. 135–143.
33. Gibala, M.J. Myofibrillar disruption following acute concentric and eccentric resistance exercise in strength-trained men [Text] /M.J., S. A. Interisano, M. A. Tarnopolsky, B. D. Roy, J.R. MacDonald, K.E. Yarasheski, and J. D. MacDougall // Can. Journal of Physiology and Pharmacology, 2000.– V.78.– N8.– P.656–661.
34. Gibala, M.J. Changes in human skeletal muscle ultrastructure and force production after acute resistance exercise [Text] / M.J.Gibala, J. D. MacDougall, M.A.Tarnopolsky, W.T.Stauber, A.Elorriaga //Journal of Applied Physiology, 1995.– V.78.– P. 702-708.
35. Higbie, E.J. Effects of concentric and eccentric training on muscle strength, cross-sectional area, and neural activation [Text] / E.J.Higbie, K.J.Cureton, G.L.III Warren., B.M.Prior //Journal of Applied Physiology, 1996.– V.81.– N 5.– P. 2173-2181.
36. Jones, D.A. Human Muscle Strength Training: the effects of three different regimes and the nature of the resultant changes [Text] / D.A.Jones, O.M.Rutherford //Journal of Physiology, 1987.– N.391.– P. 1-11.
37. Katz, B. The relation between force and speed in muscular contraction /B Katz //Journal of Physiology, 1939 –V. 96.– P. 45-64.
38. Lavender A.P. Changes in steadiness of isometric force following eccentric and concentric exercise [Text] / A.P. Lavender, K.Nosaka //European Journal of Applied Physiology, 2006.– V. 96.– P. 235-240.
39. Lieber, R. L. Intersarcomere dynamics of single skeletal muscle fibers during fixed end tetani / R.L.Lieber, R.J.Baskin //Journal of General Physiology, 1983.– V. 82.– P.347-364.
40. Lieber, R.L., Muscle cytoskeletal disruption occurs within the first 15 minutes of cyclic eccentric contraction [Text] /R.L Lieber, L.E.Thornell, J. Friden // Journal of Applied Physiology, 1996.–V.80.– P 278-284.

41. Lindstedt, S.L. When Active muscles Lengthen: Properties and consequences of Eccentric Contractions [Text] /S.L.Lindstedt, P.C.LaStayo, T.E.Reich //News in Physiological Sciences, 2001.– V. 16.– N.6.–P. 256-261.
42. Newham, D.J. Ultrastructural changes after concentric and eccentric contractions of human muscle [Text] / D.J.Newham, G.McPhail, K.R.Mills, R.H.T. Edwards //Journal of the Neurological Sciences, 1983.– V. 61.– P 109–122.
43. Nosaka, K. Muscle soreness and Damage and the Repeated-Bout Effect [Text] /K.Nosaka /In: Skeletal Muscle Damage and Repair /Ed.P.M.Tiidus, 2008: Human Kinetics.–P.59-76.
44. Rasch P.J. Effect of Static and Dinamic Exercises on Muscular Strength and Hypertrophy [Text] /P.J.Rasch, L.J.Morehouse //Journal of Applied Physiology, 1957.– V.11.– P. 29–34.
45. Seger J.Y. Specific effects of eccentric and concentric training on muscle strength and morphology in humans [Text] /J.Y.Seger, B.Arvidsson, A.Thorstensson //European Journal of Applied Physiology, 1998 .– V. 79 .–N 1.– P. 49-57.
46. Shepstone, T.N. Short-term high vs. low-velocity isokinetic lengthening training results in greater hypertrophy of the elbow flexors in young men [Text] /T.N. Shepstone, J.E.Tang, S.Dallaire, M.D.Schuenke, R.S.Staron, S.M.Phillips //Journal of Applied Physiology.–2005.–V.98.–P.1768-1776.
47. Smith R.C. The role of metabolites in strength training I. A comparison of eccentric and concentric contraction [Text] /R.C.Smith, O.M. Rutherford // European Journal of Applied Physiology, 1995 .– V. 71 .–N 4.– P. 332-336.
48. Тодоров, Т.Биомеханични особености на двигателния апарат на човека [Текст]/Т.Тодоров //В кн. П.Богданов, Т.Тодоров Биомеханика на физическите упражнения.– София, Медицина и физкултура, 1968.– С. 41-107.