

Самсонова, А.В. Гипертрофия скелетных мышц человека под воздействием различных средств и методов силовой тренировки /А.В.Самсонова // Научно-педагогические школы университета. Научные труды. Ежегодник 2014.- СПб: НГУ им. П.Ф.Лесгафта.- С.11-23.

Самсонова А.В.

ГИПЕРТРОФИЯ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ ЧЕЛОВЕКА ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ РАЗЛИЧНЫХ СРЕДСТВ И МЕТОДОВ СИЛОВОЙ ТРЕНИРОВКИ

ВВЕДЕНИЕ

Гипертрофия скелетных мышц (увеличение их массы или объема) является предметом исследования многих научных дисциплин, таких как: анатомия, гистология, биохимия, физиология, спортивная медицина, биомеханика и конечно, атлетизм. Благодаря этому накоплен большой арсенал научных знаний об этом феномене. Столь пристальное внимание к этому феномену связано с тем, что гипертрофия скелетных мышц лежит в основе увеличения их силы. Однако анализ существующей научно-методической литературы свидетельствует о том, что до настоящего времени отсутствует целостная концепция, объясняющая механизм воздействия физической нагрузки на гипертрофию скелетных мышц.

В связи с этим цель исследования состояла в разработке концепции гипертрофии скелетных мышц под воздействием различных средств и методов силовой тренировки с позиций системного подхода.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Влияние на гипертрофию скелетных мышц отягощений различной массы методом повторных неопредельных усилий

Уже в середине XX века в реабилитационной медицине был установлен

факт быстрого восстановления массы и силы скелетных мышц после их атрофии посредством тренировки с использованием значительных внешних отягощений (70-80% от максимума). Тренировка с малыми отягощениями (30-40% от максимума), такого эффекта не вызывала (T.L. DeLorme, 1945). Найденная эмпирическим путем закономерность в настоящее время активно используется в атлетизме (А.Н. Воробьев, 1988; V.M. Zatsiorsky, W.J. Kraemer, 2006; Г.П. Виноградов, 2009).

Чтобы понять механизм воздействия отягощений различной массы на увеличение объема скелетных мышц необходимо привлечь знания из ряда медико-биологических дисциплин.

Из анатомии и гистологии известно, что скелетные мышцы человека состоят из мышечных волокон (МВ) различного типа: медленных (I типа) и быстрых (IIА и IIВ типа). МВ I типа характеризуются невысокой скоростью и силой сокращения, однако способность сопротивляться утомлению у них очень высока. Мышечные волокна IIВ типа способны сокращаться с большой силой и скоростью, однако сопротивление утомлению у них низкое. Волокна IIА типа характеризуются промежуточными свойствами.

Основу сократительного аппарата мышечных волокон скелетных мышц человека составляют миофибриллы, которые состоят из секций – саркомеров, отделенных друг от друга Z-дисками. Гистологами установлено, что медленные волокна I типа имеют более толстые Z-диски по сравнению с быстрыми волокнами II типа (Н. Hoppeler, 1986).

Между собой миофибриллы на уровне Z-дисков связаны цитоскелетными белками. Помимо этого периферические миофибриллы прикреплены к внутренней оболочке мышечного волокна посредством костамеров (рис.1). Саркомер подобен связке шестигранных карандашей (в саркомере их больше 300), грифелем которых служит толстый филамент, а ребрами – тонкие филаменты. При сокращении мышцы тонкие филаменты скользят относительно толстых, расстояние между Z-дисками уменьшается,

саркомер укорачивается. Одновременное сокращение всех саркомеров приводит к уменьшению длины миофибриллы и мышечного волокна. Ввиду того, что саркомер представляет собой не плоскую, а объемную структуру, при его сокращении происходит также увеличение площади его поперечного сечения (когда тонкие нити входят в промежутки между толстыми), площади поперечного сечения мышечных волокон и всей мышцы.

Физиологами найдено, что управление мышцей со стороны ЦНС осуществляется посредством активации двигательных единиц (ДЕ). По классификации Р. Берка с соавт. (R.E. Burke et al. 1973) ДЕ делятся на три типа: S (slow) – медленные, устойчивые к утомлению; FR (fast resistant) – быстрые, устойчивые к утомлению, FF – fast fatigable – быстрые,

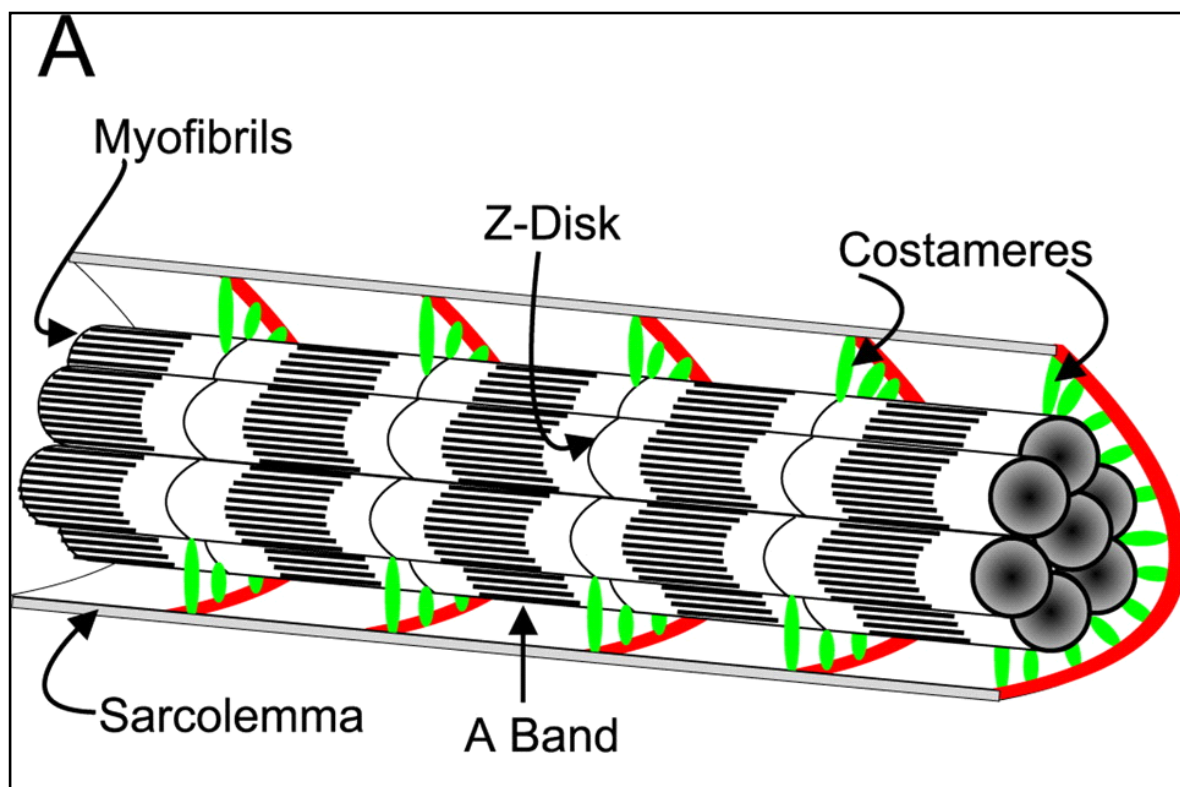


Рис.1. Прикрепление миофибрилл посредством костамеров к сарколемме мышечного волокна (J.M. Ervasti, 2003)

быстроутомляемые. ДЕ различных типов соответствуют различные виды мышечных волокон. В состав двигательных единиц типа S входят мышечные волокна I типа. В состав двигательных единиц типа FR – IIA типа. В состав двигательных единиц типа FF – входят мышечные волокна IIB типа.

Количество ДЕ, активных в процессе сокращения мышцы, определяется посредством центральных и рефлекторных механизмов регуляции силы мышц (А.Г. Фельдман, 1979). Установлено, что имеется стабильный порядок вовлечения в работу (рекрутирования) ДЕ: вначале рекрутируются ДЕ S типа, затем FR типа, последними в сокращение вовлекаются ДЕ FF типа (Е. Henneman, С.В. Olson, 1965).

Концепция, объясняющая воздействие больших отягощений на увеличение силы и гипертрофию скелетных мышц состоит в следующем. Если внешнее отягощение небольшое (например, масса штанги составляет менее 20% максимума) при выполнении силового упражнения рекрутируются только мышечные волокна I типа, при этом уровень силы, развиваемый мышцей, невысокий (В.С. Гурфинкель, Ю.С. Левик, 1985). Для преодоления большого внешнего отягощения (более 70% от максимума) мышца должна развить большую силу. Поэтому в сокращение последовательно вовлекаются все типы мышечных волокон, в том числе и IIВ типа (рис.2).

Специалистами в области спортивной медицины установлено, что тренировка с применением больших отягощений вызывает мышечные боли у спортсменов, как во время, так и после ее окончания (Б.И. Прилуцкий, 1989; В.И. Морозов, Г.А. Сакута, М.И. Калинин, 2006; Г.А. Макарова, 2008). В настоящее время накоплено достаточное количество фактов, свидетельствующих о том, что болезненные ощущения в мышцах в первую очередь связаны с их повреждением. Повреждение мышечных волокон вызывает воспаление, что ощущается как боль в мышцах через 24 часа и более. Последующая регенерация мышечных волокон приводит к их гипертрофии.

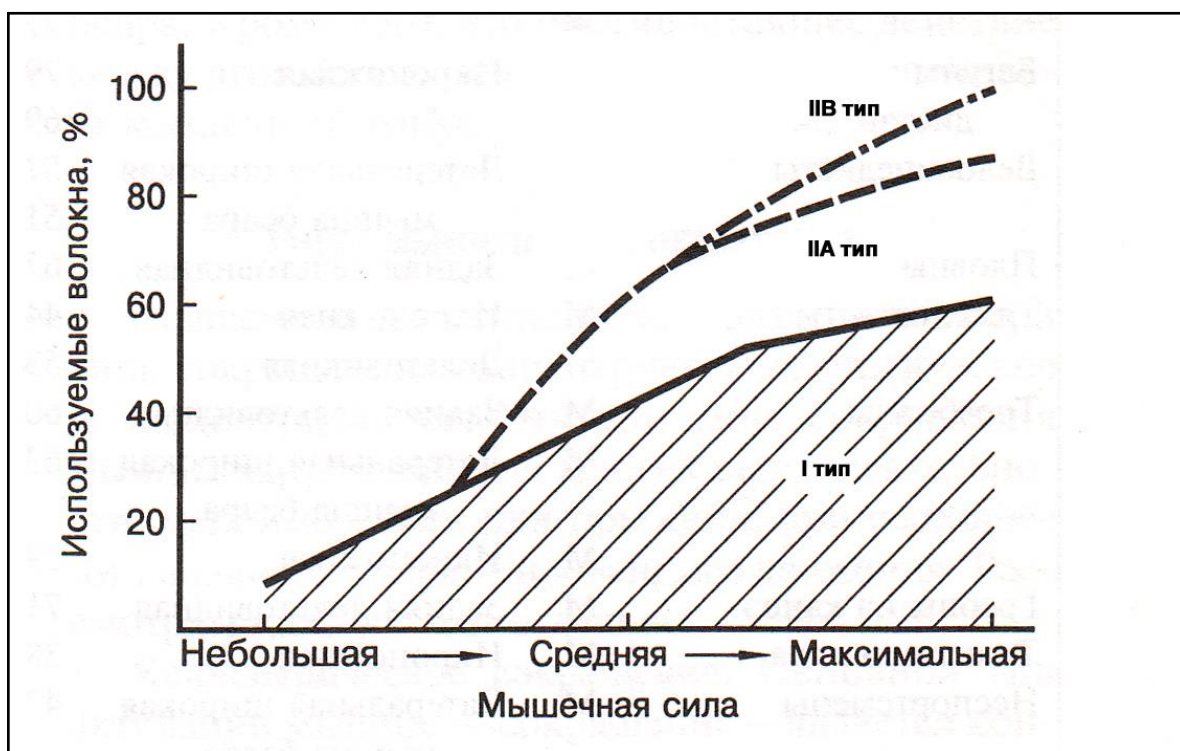


Рис.2. Зависимость между развиваемой силой мышцы и вовлечением в работу медленных и быстрых мышечных волокон (Дж. Х.Уилмор, Д.Л. Костилл, 1997)

2. Влияние на гипертрофию скелетных мышц тренировки с использованием различных режимов мышечного сокращения

Различают несколько режимов сокращения мышц: преодолевающий (концентрический) — длина мышцы уменьшается, уступающий (эксцентрический) — длина мышцы увеличивается, изометрический (статический) — длина мышцы не изменяется.

Р.Ж. Rasch и Л.Ж. Morehouse (1957) одними из первых показали, что динамические упражнения по сравнению с изометрическими вызывают больший прирост силы и площади поперечного сечения мышц. Показано, что тренировка с использованием эксцентрического режима приводит к несколько большей гипертрофии мышц, чем другие режимы сокращения (М.Ж. Gibala et al. 1995; Е. Hagbie et al. 1996; Ж.У. Seger, В. Arvidsson, А. Thorstensson, 1998; М.Ж. Gibala et al. 2000). Установлено, что гипертрофия мышечных волокон при работе в эксцентрическом режиме больше, чем при концентрическом (S.L.

Lindstedt, P.C. LaStayo, T.E. Reich, 2001).

Исследования, проведенные на гистологическом уровне, свидетельствуют о том, что при выполнении упражнений в эксцентрическом режиме в большей степени повреждается цитоскелет и Z-диски мышечного

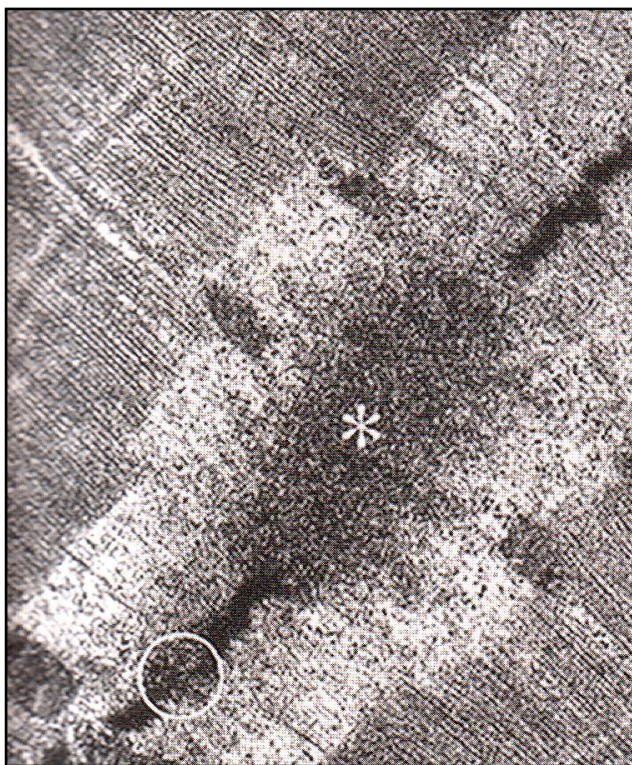


Рис.3. Электронная фотография мышечного волокна человека после выполнения эксцентрических упражнений. Обозначения: * - миофибриллы с разрушенными Z-дисками; o – миофибрилла с неповрежденным Z диском. (J.G. Yu, L. Carlsson, L.E. Thomell, 2004)

волокна по сравнению с тренировкой в других режимах (J. Friden, M. Sjostrom, B. Ekblom, 1983; J. Friden, R.L. Lieber, 2001), рис.3. Установлено, что степень повреждения Z-дисков мышечных волокон II типа в три раза больше, чем у волокон I типа (J. Friden, M. Sjostrom, B. Ekblom, 1983).

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 concentрическом – только 33%, при этом во время эксцентрических сокращений суммарная ЭАМ на 40% меньше, чем во время concentрических. У

хорошо тренированных спортсменов аналогичная тренировка приводит к 45% повреждений мышечных волокон при работе в эксцентрическом режиме и 27% при работе в concentрическом режиме (M.J. Gibala et al. 2000). Биохимические данные свидетельствуют о том, что на третий-пятый день после эксцентрических сокращений, в крови исследуемых значительно

возрастает уровень креатинкиназы и миоглобина, что свидетельствует о сильных повреждениях мышечных волокон. При этом он значительно превышает аналогичные показатели, полученные при выполнении движений в концентрическом режиме (J.A. Faulkner, S.V. Brooks, J.A. Opitck, 1993; A.P. Lavender, K. Nosaka, 2006; K. Nosaka, 2008).

На основе изучения биомеханических характеристик развития усилия мышц M.J. Gibala et al. (1995) было показано (рис.4), что после одного тренировочного занятия силовыми упражнениями значения максимального

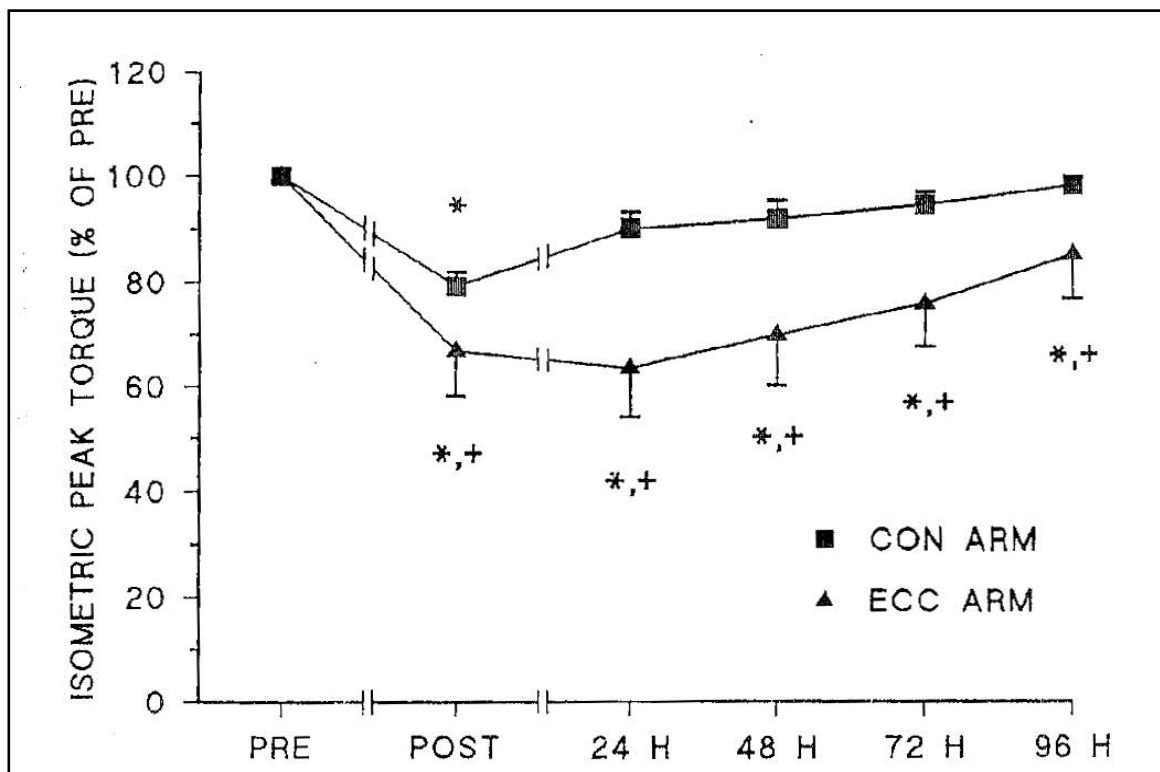


Рис. 4. Максимальные значения момента силы, полученного в изометрическом режиме для руки, выполнявшей концентрические сокращения (квадраты) и руки, выполнявшей эксцентрические сокращения (треугольники) в различные моменты времени: до (PRE), сразу после (POST), через 24 часа (24H), 48 часов (48H), 72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

момента силы 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 ($p \leq 0,05$). Следует отметить, что растяжение пассивной мышцы не приводит к ее гипертрофии (J.R. Fowles et al. 2000).

Концепция, описывающая последовательность событий, приводящих к большему повреждению мышечных волокон при работе в эксцентрическом режиме по сравнению с концентрическим и изометрическим состоит в следующем. Для того, чтобы мышца, выполняющая статическую работу, начала удлиняться, момент внешних сил должен превосходить момент силы тяги мышцы. Это возможно только в том случае, если часть двигательных единиц 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, 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 и миофибрилл, так как миофибриллы внутри мышечного волокна имеют «жесткую» привязку к его мембране посредством костамеров и элементов цитоскелета.

Удлинение миофибрилл возможно только за счет увеличения длины элементов миофибрилл – саркомеров. 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 внешнего момента силы превосходит момент силы, развиваемый сократительными элементами мышцы, саркомер растягивается. Следствием этого является повреждение элементов цитоскелета и мембранного скелета мышечных волокон, а также повреждение Z-дисков миофибрилл (J. Friden, U. Kjørell, R.L. Lieber, 1984).

Таким образом, большее воздействие эксцентрического режима работы на гипертрофию скелетных мышц связано также с их повреждением.

3. Влияние на гипертрофию скелетных мышц силовой тренировки методом «до отказа»

Метод повторных непредельных усилий (до «отказа») – один из методов увеличения силовых способностей спортсменов (Ю.Ф. Курамшин, 2004). Используя гистологические методы В.Ф. Кондаленко (1976) обнаружил серьезные повреждения миофибрилл после однократной физической нагрузки, выполненной до «отказа». Если однократная нагрузка проводилась до глубокого утомления, то деструктивные изменения в миофибриллах сохранялись и через 96 часов после ее окончания.

Физиологическое исследование (Е.Б. Мякинченко, В.Н. Селуянов, 2005) работы мышц до «отказа» при выполнении медленных приседаний со штангой 50-60% от максимума показало, что амплитуда суммарной ЭМГ на протяжении всего подхода была ниже максимальной. В момент «отказного» повторения она увеличивалась. Факты серьезного повреждения мышечных волокон подтверждаются данными А.Д. Минигалина с соавт. (2011), которые изучали срочные и отставленные биохимические и физиологические эффекты прямой мышцы бедра и организма в целом после однократной физической нагрузки на силовом тренажере методом до «отказа». Ими

установлена значительная активность фермента креатинкиназы через трое суток после выполнения тренировочного задания. Авторы находят, что такая динамика активности фермента свидетельствует о значительной его утечке из мышечных волокон, что говорит об их повреждениях. Кроме того, все исследуемые испытывали сильные болезненные ощущения в мышцах, максимум которых приходился на 2-3 сутки после физической нагрузки.

Нами было проведено исследование ряда биомеханических и физиологических показателей четырехглавой мышцы бедра и ее головки (латеральной широкой мышцы бедра) при выполнении силовых упражнений методом до «отказа», в котором участвовали спортсмены различной квалификации (Самсонова А.В., 2010, 2011; Самсонова А.В., Косьмина Е.А., 2011). Полученные результаты позволили сделать следующие выводы:

1. Количество повторений, которые спортсмены могут выполнить в одном подходе при работе до «отказа» достоверно уменьшается в направлении от первого подхода к последнему.

2. При выполнении силовых упражнений в «отказном» повторении последнего подхода значительно падает скорость сокращения мышц-разгибателей голени.

3. При выполнении силовых упражнений в «отказном» повторении последнего подхода значительно возрастают все характеристики ЭМГ латеральной широкой мышцы бедра: длительность, амплитуда и суммарная электрическая активность. Зарегистрированные результаты справедливы при выполнении силовых упражнений с отягощением в 40% (рис.5) и 80% от максимального.

4. После выполнения пяти подходов силового упражнения с внешним отягощением 40% и 80% от максимального методом до «отказа», достоверно уменьшается уровень максимальной изометрической силы четырехглавой мышцы бедра. Однако на следующий день после физической нагрузки достоверных различий в уровне максимальной силы с исходным

состоянием не обнаружено.

Следует отметить, что долговременные адаптационные сдвиги в организме при использовании метода до «отказа» зависят от значений внешней нагрузки и квалификации исследуемых.

Предлагаемая нами концепция воздействия физической нагрузки методом до «отказа» с внешним отягощением 70-80% от максимума состоит в следующем.

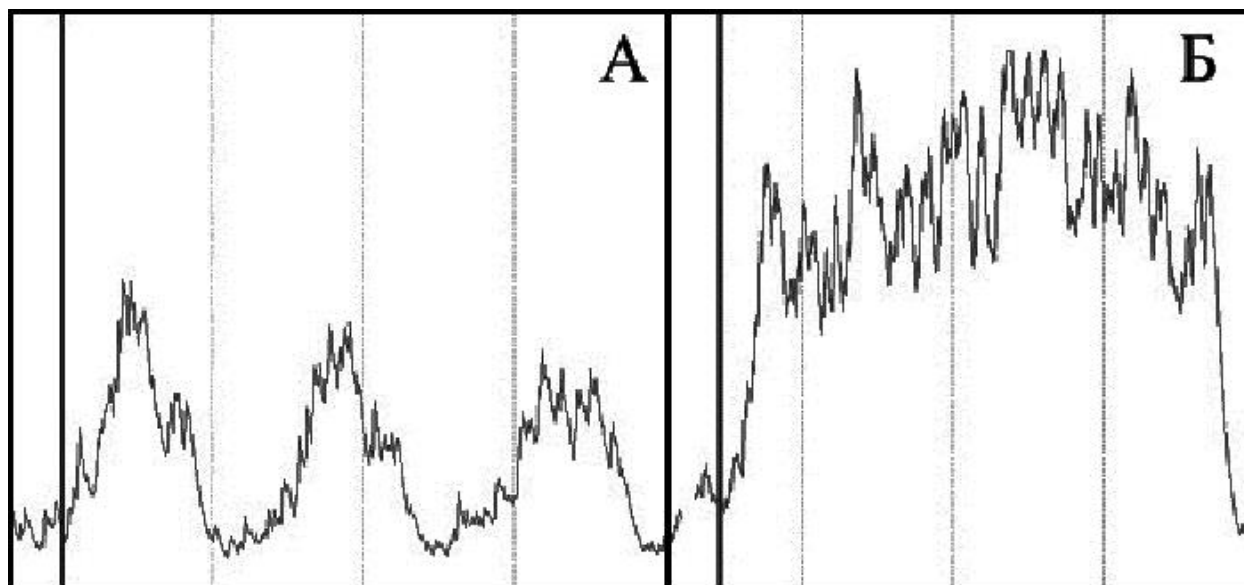


Рис. 5. Суммарная электрическая активность латеральной широкой м. бедра при выполнении 2, 3 и 4 повторения (А) и отказного повторения (Б) силового упражнения с отягощением в 40% от максимума в пятом подходе. Жирные вертикальные линии соответствуют началу второго (А) и отказного (Б) повторений упражнения (А.В. Самсонова, Е.А. Космина, 2011)

Рассмотрим для примера выполнение силового упражнения «жим штанги ногами лежа на тренажере» с отягощением, составляющим 80% от максимума. Физическая нагрузка состоит в выполнении 5 подходов методом «до отказа». В первом подходе на выполнение восьми повторений спортсмен затрачивает в среднем 20-30 с. К концу первого подхода в «отказном» повторении количество мышечных волокон, способных развивать необходимое усилие, резко уменьшается – из-за того, что к 30-45 с запасы креатинфосфата в мышце подходят к концу (Н.И. Волков, 2000). Поэтому

ЦНС в последних циклах движения «бросает в бой» свой резерв – самые большие и сильные ДЕ, которые еще не принимали участие в работе и потому сохранили достаточное количество этого энергетического вещества. Этим можно объяснить увеличение амплитуды ЭМГ в «отказном» повторении первого подхода. Однако падение уровня силы, которую способна развить мышца при «отказном» повторении первого подхода из-за истощения энергетических ресурсов мышечных волокон очень большое. Поэтому мышца уже не способна развить требуемый импульс силы (произведение силы мышцы на длительность ее активности), чтобы сообщить внешнему отягощению необходимую скорость после его остановки в нижнем положении. В связи с этим, выполнение упражнения в первом подходе прекращается.

Через несколько минут отдыха в части истощенных мышечных волокон запасы креатинфосфата частично восстанавливаются и мышца снова может развить достаточное усилие. Поэтому спортсмен способен выполнить следующий подход до «отказа». Но так как часть мышечных волокон уже истощена или повреждена, количество повторений в подходе «до отказа» уменьшается. Если спортсмен выполняет не более пяти подходов методом до «отказа», повреждение мышечных волокон невелико, о чем свидетельствует восстановление уровня максимальной изометрической силы через 24 часа после нагрузки.

Если спортсмен выполняет шесть и более подходов, уровень силы, развиваемый мышцей, резко падает, развитие необходимого импульса силы происходит за счет значительного увеличения длительности «отказного» подхода. При этом скорость сокращения мышцы в концентрическом режиме резко уменьшается, и мышца начинает функционировать практически в изометрическом режиме, который, по сравнению с концентрическим, обладает большим повреждающим воздействием на мышечные волокна. Поэтому при медленном выполнении последнего, «отказного» повторения в последнем подходе происходит значительное повреждение большого количества

мышечных волокон. К концу последнего подхода в «отказном» повторении оставшиеся активными ДЕ уже не способны развить необходимый импульс силы, чтобы сообщить внешнему отягощению (80% от максимума) необходимую скорость. Спортсмен прекращает выполнение упражнения.

Если работа до отказа выполняется с небольшим внешним отягощением, например, 40% от максимума, то к последнему, «отказному» повторению последнего подхода большая часть мышечных волокон отключается не из-за повреждения, а из-за истощения вследствие того, что в них исчерпались запасы энергии. Работа в таком режиме в большей степени ведет к развитию силовой выносливости, чем силы.

Таким образом, изложенная концепция позволяет объяснить большинство наблюдаемых эффектов в работе до «отказа», важным моментом которой является активация и повреждение больших ДЕ, в состав которых входят МВ II типа.

ВЫВОДЫ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложен системный подход для описания влияния различных средств и методов тренировки на гипертрофию скелетных мышц человека. Показано, что основной механизм гипертрофии скелетных мышц связан с повреждением мышечных волокон и их последующей регенерацией и гипертрофией. Во время выполнения силовых упражнений не все мышечные волокна активны. Если мышечное волокно не активно, оно не повреждается. Для того, чтобы активизировать мышечные волокна II типа, которые дают максимальный прирост площади поперечного сечения мышцы при выполнении силовых упражнений необходимо использовать или большие отягощения или метод «до отказа». Также сильно мышечные волокна II типа повреждаются при выполнении силовых упражнений в эксцентрическом (уступающем режиме). Гипотеза повреждения мышечных волокон и их последующей регенерации подтверждается фактами, полученными представителями спортивной медицины о наличии болезненных ощущений в

мышцах при выполнении силовых упражнений с большими отягощениями во время и после окончания тренировочного занятия (синдром DOMS).

ЛИТЕРАТУРА

1. Виноградов, Г.П. Атлетизм: Теория и методика тренировки: учебник для высших учебных заведений / Г.П. Виноградов. – М.: Советский спорт, 2009. – 328 с.
2. Волков, Н.И. Биохимия мышечной деятельности / Н.И. Волков, Э.Н. Несен, А.А. Осипенко, С.Н. Корсун. – Киев: Олимпийская литература, 2000. – 503с.
3. Воробьев, А.Н. Тяжелая атлетика / А.Н. Воробьев: Учебник для ин-тов физ. культуры. – М.: Физкультура и спорт, 1988. – 240 с.
4. Гурфинкель, В.С. Скелетная мышца: структура и функция / В.С. Гурфинкель, Ю.С. Левик. – М.: Наука, 1985. – 142 с.
5. Кондаленко, В.Ф. Электронно-микроскопическое исследование образования клеток-сателлитов в скелетной мышце в условиях физической нагрузки / В.Ф. Кондаленко, Ю.П. Сергеев // Бюллетень экспериментальной биологии, 1976. – Т. 82. – Вып. 11. – С. 1385-1388.
6. Курамшин, Ю.Ф. Силовые способности и методика их развития / Ю.Ф. Курамшин // В кн.: Теория и методика физической культуры: учебник / Под ред. Ю.Ф. Курамшина. – М.: Советский спорт, 2004. – С. 122-134.
7. Макарова, Г.А. Спортивная медицина: учебник для вузов / Г.А. Макарова. – М.: Советский спорт, 2008. – 480 с.
8. Минигалин, А.Д. Срочные и отдаленные биохимические и физиологические эффекты предельной силовой нагрузки / А.Д. Минигалин, А.Р. Шумаков, Т.И. Баранова, М.А. Данилова, М.И. Калинин, В.И. Морозов // Физиология человека, 2011. – Т.37. – № 2. – С. 86-91.
9. Морозов, В.И. Морфологические и биохимические аспекты повреждения и регенерации скелетных мышц при физических нагрузках и гиподинамии / В.И. Морозов, Г.А. Сакута, М.И. Калинин // Морфология, 2006. – Т. 129. – № 3. – С. 88-96.
10. Мякинченко, Е.Б. Развитие локальной мышечной выносливости в циклических видах спорта / Е.Б. Мякинченко, В.Н. Селуянов – М.: ТВТ Дивизион, 2005. – 338 с.
11. Прилуцкий, Б.И. Мышечные боли, вызванные непривычными физическими упражнениями / Б.И. Прилуцкий // Теория и практика физической культуры, 1989. – № 2. – С. 16-21.
12. Самсонова, А.В. Характеристика суммарной электрической активности мышц при выполнении силовых упражнений / А.В. Самсонова: Вісник Чернігівського державного педагогічного університету. – В. 81. – Чернігів, 2010. – С. 427-430.
13. Самсонова А.В. Гипертрофия скелетных мышц человека /А.В. Самсонова: Национальный гос. ун-т физ. культуры, спорта и здоровья им.

П.Ф. Лесгафта.– СПб,: 2011.– 2003 с.

14. Самсонова А.В. Срочные тренировочные эффекты применения силовых упражнений методом до «отказа» /А.В. Самсонова, Е.А. Косьмина //Труды кафедры биомеханики университета им. П.Ф. Лесгафта.– СПб, 2011.– С. 71-79.

15. Фельдман, А.Г. Центральные и рефлекторные механизмы управления движениями / А.Г. Фельдман. – М: Наука, 1979. – 184 с.

16. Уилмор, Дж. Физиология спорта и двигательной активности /Дж. Уилмор, Д.Л Костил. – Киев: Олимпийская литература, 1997.– 503 с.

17. Burke, R.E. On the central nervous system control of fast and slow twitch motor units / R.E. Burke // In: New developments in electromyography and clinical neurophysiology / Ed. E.J. Desmedt. – Basel: Karger, 1973. – V.3. – P. 69-94.

18. DeLorme, T.L. Restoration of muscle power by heavy resistance exercises / T.L. DeLorme // Journal of Bone and Joint Surgery, 1945. – V. 27. – P.645-667.

19. Eloranta, V. Function of the quadriceps femoris muscle under maximal concentric and eccentric contraction /V.Eloranta, P.W.Komi //Journal of Electromyography in Neurophysiol, 1980.– V. 20.– P. 159-174.

20. Ervasti, J.M. Costameres: the Achilles' Heel of Herculean Muscle [Text] / J.M. Ervasti, //Journal of Biological Chemistry, 2003.– V.278.– P.13591-13594.

21. Faulkner, J.A. Injury to skeletal muscle fibers during contractions: conditions of occurrence and prevention / J.A. Faulkner, S.V. Brooks, J.A. Opitck // Journal of Physical Therapy, 1993. – V. 73. – № 12. – P. 911–921.

22. Fowlers, J.R. The effect of acute passive stretch on muscle protein synthesis in humans / J.R. Fowlers, J.D. MacDougall, M.A. Tarnopolsky, D.G. Sale, B.D. Roy, K.E. Yarasheski // Canadian Journal of Applied Physiology, 2000. – V.25.– №. 3. – P.165–180.

23. Friedén, J. Myofibrillar damage following intense eccentric exercise in man / J. Friedén, M. Siöström, B. Ekblom // International Journal of Sport Medicine, 1983.– V.4.– N3.– P.170-176.

24. Fridén, J. Delayed muscle soreness and cytoskeletal alterations: an immunocytological study in man / J. Fridén, U. Kjorell, R.L. Lieber // International Journal of Sports Medicine. – 1984. – V.5. – №1. – P.15-18.

25. Fridén, J. Structural and mechanical basis of exercise-induced muscle injury / J. Fridén, R.L. Lieber // Medicine and Science in Sports and Exercise, 1992. – V. 24. – № 5. – P. 521-530.

26. Friedén, J., Eccentric exercise-induced injuries to contractile and cytoskeletal muscle fibre components / J. Friedén, R.L. Lieber // Acta Physiologica Scandinavica, 2001. – V.171. – P.321-326.

27. Gibala, M.J. Myofibrillar disruption following acute concentric and eccentric resistance exercise in strength-trained men / M.J. Gibala, A.S. Interisano, M.A. Tarnopolsky, B.D. Roy, J.R. MacDonald, K.E. Yarasheski, J.D. MacDougall // Can. Journal of Physiology and Pharmacology, 2000. – V.78.– № 8. – P 656–661.

28. Gibala, M.J. Changes in human skeletal muscle ultrastructure and force production after acute resistance exercise / M.J.Gibala, J. D. MacDougall, M.A.Tarnopolsky, W.T.Stauber, A.Elorriaga // *Journal of Applied Physiology*, 1995.– V.78.– P. 702-708.
29. Higbie, E.J. Effects of concentric and eccentric training on muscle strength, cross-sectional area, and neural activation / E.J. Higbie, K.J. Cureton, G.L. Warren III, B.M. Prior // *Journal of Applied Physiology*, 1996. – V.81. – № 5. – P. 2173-2181.
30. Henneman, E. Relations between structure and function in the design of skeletal muscle [Text] /E. Henneman, C.B. Olson // *J. Neurophysiology*, 1965. – V.28.– P.581–589.
31. Hoppeler, H. Exercise-induced ultrastructural changes in skeletal muscle /H. Hoppeler // *International Journal Sports Medicine*, 1986. – V.7. – P. 187-204.
32. Lavender, A.P. Changes in steadiness of isometric force following eccentric and concentric exercise / A.P. Lavender, K. Nosaka // *European Journal of Applied Physiology*, 2006.– V. 96.– P. 235-240.
33. Lindstedt, S.L. When Active muscles Lengthen: Properties and consequences of Eccentric Contractions / S.L. Lindstedt, P.C. LaStayo, T.E. Reich // *News in Physiological Sciences*, 2001. – V. 16. – N.6. – P. 256-261.
34. Nosaka, K. Muscle soreness and Damage and the Repeated-Bout Effect / K. Nosaka / In: *Skeletal Muscle Damage and Repair* / Ed. P.M. Tiidus, 2008: Human Kinetics. – P.59-76.
35. Rasch, P.J. Effect of Static and Dynamic Exercises on Muscular Strength and Hypertrophy / P.J. Rasch, L.J. Morehouse // *Journal of Applied Physiology*, 1957. – V.11. – P. 29–34.
36. Seger, J.Y. Specific effects of eccentric and concentric training on muscle strength and morphology in humans / J.Y. Seger, B. Arvidsson, A. Thorstensson // *European Journal of Applied Physiology*, 1998. – V. 79. – № 1. – P. 49-57.
37. Yu, J.G. Evidence for myofibril remodeling as opposed to miofibril damage in human muscle with DOMS: An ultrastructural and immunoelectron microscopic study [Text] / J.G.Yu, L.Carlsson, L.E. Thomell // *J. Histochem. Cell Biol.*, 2004. – 121 (3): 219-227.
38. Zatsiorsky, V.M. Science and Practice of Strength / V.M. Zatsiorsky, W.J. Kramer. – 2006: Human Kinetics. – 251 p.