

4510.0
3-389

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ЦЕНТРАЛЬНЫЙ
ОРДЕНА ЛЕНИНА ИНСТИТУТ ФИЗИЧЕСКОЙ
КУЛЬТУРЫ

В.М. Зацюрский, Б.И. Прилуцкий

БИОМЕХАНИКА ОТРИЦАТЕЛЬНОЙ
РАБОТЫ

Методические разработки
для студентов, аспирантов, слушателей
факультета усовершенствования и Высшей школы
тренеров ГЦОЛИФКа

Москва - 1986

Содержание

Введение	3
I. Отрицательная работа при локомоциях	4
I.1. Виды отрицательной работы	4
I.2. Отрицательная работа в суставе	4
I.3. Отрицательная работа мышц	10
I.4. Отрицательная работа над звеном тела	16
I.5. Взаимосвязь трех видов отрицательной работы	17
2. Влияние эксцентрических сокращений мышц на биомеханику движения и проявление двигательных качеств	18
2.1. Основные факты механики сокращения изолированной мышцы	18
2.2. Растягивание активной мышцы	21
2.3. Увеличение мощности (скоростно-силовых возможностей) после предварительного растягивания мышц у человека	38
2.4. Сила и слововая тренировка в эксцентрическом режиме	42
2.5. Влияние предварительного растягивания активных мышц на эффективность положительной работы	45
2.6. Электромеханическая задержка в эксцентрических сокращениях	47
Литература	48

371/4

БИОМЕХАНИКА ОТРИЦАТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ

Методические разработки для студентов, аспирантов,
слушателей факультета усовершенствования и Высшей
школы тренеров ГЦОЛИФКа

Редактор И.Дубнова. Корректор А.Домбровская.

Подписано к печати 14.10.86. Объем 3,4 уч.-изд.л.

Тираж 500 экз. Зак. 3487

Издание Редакционно-издательского отдела ГЦОЛИФКа.

Учебно-произв. типография Госкомспорта СССР.

Москва, Мичуринский проспект, 40.

БИБЛИОТЕКА
Львовского гос.
института физической культуры

ВВЕДЕНИЕ

Отрицательная работа выполняется человеком так же часто, как и положительная. Опускание груза, спуск по лестнице, противодействие силе, превышающей силу мышц, — все это примеры уступающего режима сокращения, при котором мышцы выполняют отрицательную работу. Первые исследования физиологических реакций организма, сопровождающих выполнение отрицательной работы, были проведены в конце прошлого века. С этого времени интерес к данной проблеме не ослабевает. Причиной является целый ряд интересных экспериментальных фактов, многие из которых далеки еще от окончательного объяснения. Перечислим некоторые из них.

1. Отрицательная работа мышц в несколько раз экономичней положительной (до 100).

2. Предварительное выполнение отрицательной работы повышает величину и экономичность следующей за ней положительной работы. Именно этим объясняется высокая экономичность бега человека и прыжков кенгуру, достигающая 70%. Эта величина кажется удивительно высокой, особенно если учесть, что эффективность положительной работы изолированной мышцы составляет порядка 25%.

3. Отставленные мышечные боли, длящиеся в течение многих дней, возникают преимущественно после выполнения отрицательной работы.

Перечисление интересных фактов можно было бы продолжить. К настоящему времени накоплено достаточно много результатов исследований по биомеханике и физиологии отрицательной работы. Однако практически все они рассеяны по многим, часто мало доступным, источникам. Научные же обзоры и учебники по данной проблеме отсутствуют. Настоящая работа призвана исправить эту ситуацию. В ней собрано и обобщено большое число экспериментальных фактов. Для лучшей ориентации читателя в большом объеме информации дана вся литература, использованная для подготовки обзора.

I. ОТРИЦАТЕЛЬНАЯ РАБОТА ПРИ ЛОКОМОЦИЯХ

I.1. Виды отрицательной работы

В механике под работой силы, выполненной за промежуток времени от T_1 до T_2 , понимается определенный интеграл

$$A = \int_{T_1}^{T_2} (F_x \dot{x} + F_y \dot{y} + F_z \dot{z}) dt,$$

где F_x, F_y, F_z - проекции вектора силы на оси координат, $\dot{x}, \dot{y}, \dot{z}$ - проекции производной радиуса-вектора точки приложения силы. Данное выражение принимает отрицательное значение лишь тогда, когда подинтегральная функция имеет знак минус, то есть когда направление действия силы противоположно скорости движения ее точки приложения.

В биомеханике различают три вида отрицательной работы (I2): отрицательная работа в суставе, отрицательная работа мышц и отрицательная работа над звеном тела.

I.2. Отрицательная работа в суставе

Данный вид отрицательной работы имеет место, когда направление действия управляющего момента в суставе противоположно суставной скорости. При этом возможны пять вариантов движения в суставе (227, I2) (табл. I). Как видно из таблицы, во всех случаях моменту, направленному на увеличение суставного угла ($M > 0$), соответствует уменьшение угла между звеньями ($\omega_2 - \omega_1 < 0$). Различия заключаются лишь в том, какое из двух звеньев теряет энергию, а какое приобретает. Таким образом, признаком выполнения отрицательной работы в суставе является отрицательный знак произведения управляющего момента на скорость изменения угла в суставе, которое равно суставной мощности (P_M):

$$P_M = M(t)(\omega_2(t) - \omega_1(t))$$

Тогда работа в суставе есть

$$A_1 = \int_{T_1}^{T_2} M(t)(\omega_2(t) - \omega_1(t)) dt$$

Таблица I
Возможные варианты отрицательной работы в суставе (по Robertson, Winter
1960 и Захаровский и др., 1982)

Диа- гностиче- ские сист. угла меня	Знаки угло- вых ско- ростей	Характер движения в суставе	Изменение энергии		Функции мышц
			1-го звена	2-го звена	
$\omega_2 > 0$ $\omega_1 > 0$		В одном направлении (против часовой стрелки), звено 1 догоняет звено 2	Отдает энергию	Получает энергию	Поглощает энергию со скоростью $ M\omega_1 - M\omega_2 $ и передает 2-му звену энергию, отобранную у 1-го, со скоростью $ M\omega_1 $
			$(-M)\omega_1 = - M\omega_1 $	$M\omega_2 = M\omega_2 $	
$\omega_2 = 0$ $\omega_1 > 0$		Звено 1 против часовой стрелки, звено 2 не вращается	Отдает энергию	Энергия не меняется	Поглощает энергию со скоростью $- M\omega_1 $
			$(-M)\omega_1 = - M\omega_1 $		
$\omega_2 < 0$ $\omega_1 > 0$		Навстречу друг другу	Отдает энергию со скоростью $(-M)\omega_1 = - M\omega_1 $	Отдает энергию со скоростью $(-M)\omega_2 = - M\omega_2 $	Поглощает энергию со скоростью $- (M\omega_1 + M\omega_2)$
$\omega_2 < 0$ $\omega_1 = 0$		Звено 2 по часовой стрелке, 1 - не вращается	Энергия не меняется	Отдает энергию со скоростью $M\omega_2 = - M\omega_2 $	Поглощает энергию со скоростью $- M\omega_2 $
$\omega_2 < 0$ $\omega_1 < 0$		В одном направлении (по часовой стрелке), звено 1 догоняет звено 2	$(-M)\omega_1 = M\omega_1 $	$(-M)\omega_2 = M\omega_2 $	Поглощает энергию со скоростью $ M\omega_1 - M\omega_2 $ и передает 1-му звену энергию, отобранную у 2-го, со скоростью $ M\omega_2 $

Направлено на увеличение углового угла $M > 0$
Уменьшается $(\omega_2 - \omega_1 < 0)$

То же относится к работе и мощности суставной силы (F^*)^х:

$$\tilde{A}_1 = \int_{T_1}^{T_2} P(t) dt, \quad P = F \cdot V,$$

где V — скорость точки приложения суставной силы (центра сустава). Однако, учитывая третий закон Ньютона, ясно, что мощности двух сил, действующих в одном суставе и приложенных к разным звеньям, одинаковы по модулю и обратны по знаку, то есть в сумме они равны нулю. То же можно сказать и о сумме мощностей суставных сил всех сочленений тела.

Рассмотрим типичное поведение мощностей управляющих моментов при локомоциях. На рис. 1 представлены мощности управляющих моментов в суставах нижних конечностей при нормальной ходьбе. Отрицательная мощность наблюдается главным образом в тазобедренном суставе во время опоры и в коленном суставе в начале и конце опорного периода и во второй половине фазы переноса ноги. В среднем за цикл отрицательная работа момента в этих суставах несколько превышает положительную. В голеностопном суставе выполняется в основном положительная работа.

В спортивной ходьбе картина аналогична, хотя абсолютные значения экстремумов отрицательных мощностей в коленном суставе значительно выше (-665 Вт в ходьбе с постановкой прямой ноги и -629 Вт — с постановкой согнутой ноги на опору) (18). Отметим также, что в отличие от нормальной ходьбы при спортивной ходьбе в коленном суставе выполняется больше отрицательной работы, а в тазобедренном — положительной (рис. 2).

При спринтерском беге наибольшие значения отрицательных мощностей наблюдаются в голеностопном суставе в первой половине опорного периода и могут достигать -8411 Вт (18). В данном суставе величина отрицательной работы примерно равна положительной (если судить по графику мощности) (рис. 3). В коленном суставе выполняется в основном отрицательная работа, причем наибольшие величины отрицательной мощности (порядка $2000-3000$ Вт) наблюдаются, когда нога находится в безопорном положении.

^х) Здесь и далее под суставной силой понимается осевая суставная сила, которая не учитывает давление на суставные поверхности, возникающие за счет напряжения мышц данного сустава.

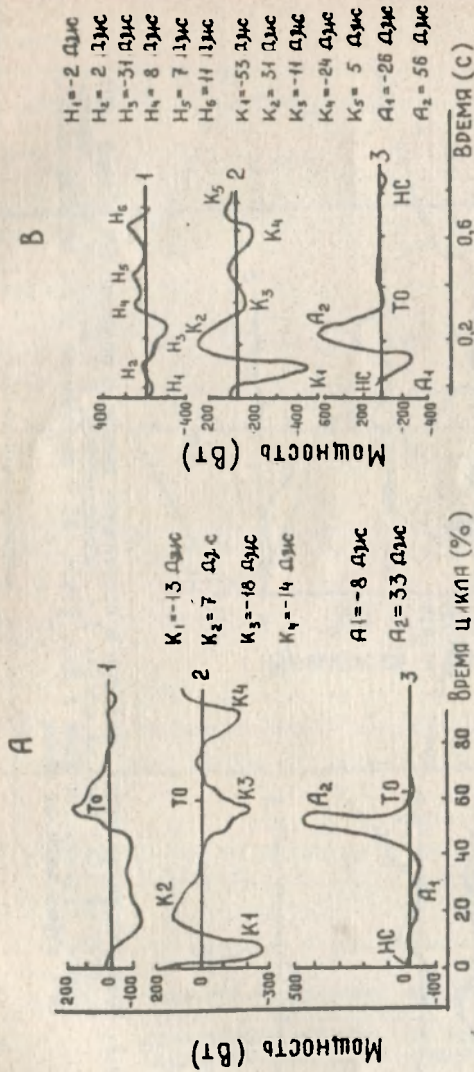


Рис. 1. Мощности управляющих моментов в ходьбе (А) и в беге трусцой (В):
 1 - тазобедренный, 2 - коленный, 3 - голеностопный суставы
 (П. В. Лещ, 1983). Т0 - отрыв ноги от опоры, HC - постановка
 ноги, А - массы принимаемого 80 кг, частота шагов 118 шаг/мин,
 В - масса 79 кг, частота 162 шаг/мин, скорость 2,72 м/с

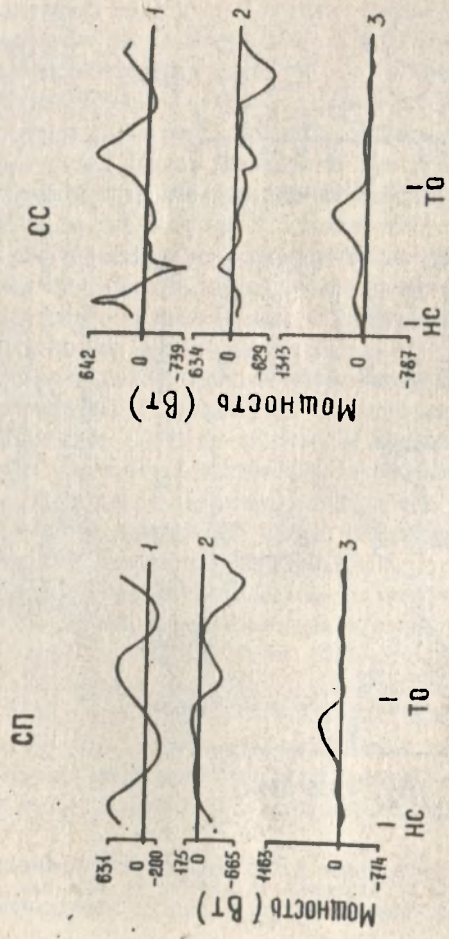


Рис.2. Мощности управляющих моментов в спортивной ходьбе с постановкой прямой (СП) и согнутой (СС) ноги на опору: 1 - тазобедренный, 2 - коленный, 3 - голеностопный суставы (п. Тула и др., 1980). НС - постановка левой ноги на опору, ТО - отрыв ноги от опоры

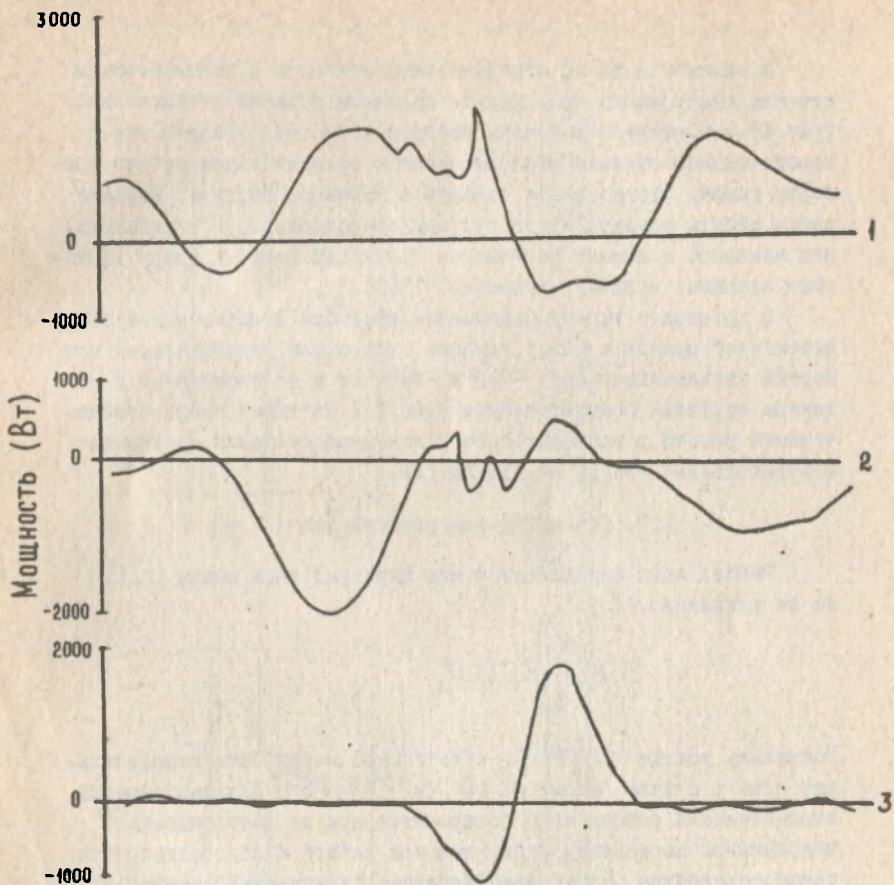


Рис. 3. Мощности управляющих моментов при спринтерском беге: 1 - тазобедренный, 2 - коленный, 3 - голеностопный суставы (по Wood et al., 1984).
Горизонтальная линия - период опоры

В прыжках в длину отрицательная мощность в голеностопном суставе имеет место чуть дольше половины времени отталкивания (рис.4) и достигает величины порядка -2000 Вт. Выполняемые в голеностопном суставе отрицательная и положительная работа примерно равны. Этого нельзя сказать о коленном суставе. Большая часть работы момента этого сустава отрицательна, а отрицательная мощность в момент постановки толчковой ноги на опору достигает огромных величин, примерно -15000 Вт.

В прыжках в высоту перекидным способом поведение мощности напоминает прыжок в длину. Однако экстремумы отрицательных мощностей значительно ниже: -780 и -3976 Вт в голеностопном и коленном суставах соответственно (рис.4). За время опоры отрицательная работа в голеностопном и коленном суставах составляет соответственно -36 Дж и -115 Дж (19).

1.3. Отрицательная работа мышц

Работа мышц определяется как интеграл тяги мышцы ($F_T(\ell)$) по ее удлинению (ℓ):

$$A_2 = \int_{L_1}^{L_2} F_T(\ell) d\ell$$

Поскольку всегда $F_T(\ell) > 0$, работа мышц может быть отрицательной лишь в случае, если $d\ell < 0$ и $\vec{F}_T(\ell) \neq \vec{0}$. Другими словами, отрицательная работа мышц совершается при их растягивании в напряженном состоянии. Отрицательной работе мышц соответствует режим сокращения, получивший название "уступающий" режим (иногда его называют плиометрическим или эксцентрическим).

Отрицательную работу мышц, выполняемую при локомоциях, вычислить довольно сложно (такие данные практически отсутствуют). Для этого необходимо знать, как меняется сила тяги мышц и их длина. Лишь в нескольких работах сила тяги мышц определялась прямым измерением на животных при помощи вживленных в сухожилия тензодатчиков (234,254,10). Если сопоставить эти данные с данными о длине соответствующих мышц в тех же локомоциях (122,254), то можно примерно оценить величину отрицательной работы. Точные значения работы можно получить при одновременной регистрации длины и силы мышцы (табл.2).

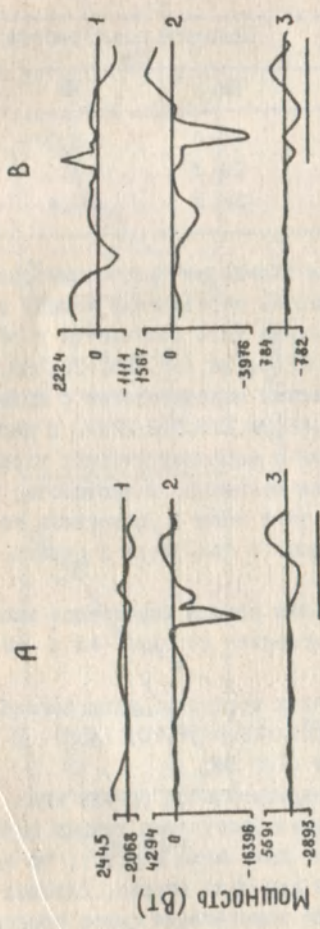


Рис. 4. Мощности управляющих моментов в прыжках в длину (А) и высоту (перекидной способ) (В): 1 - газосредный, 2 - коленный, 3 - голеностопный сустав. Горизонтальные линии - период отталкивания (по Топе и др., 1980, 1981)

Таблица 2.

Отрицательная и положительная работа камбаловидной (КМ) и икроножной (ИМ) мышц кошки (масса 3 кг) в цикле локомоции (по Writing et al., 1984)

Скорость, м/с	Отрицательная работа, мДж		Положительная работа, мДж	
	КМ	ИМ	КМ	ИМ
0,8	16,1	14,3	15,0	8,1
1,4	12,6	12,7	19,3	7,3
2,0	9,3	8,8	29,3	36,4

Силу тяги в движениях человека определяют расчетным способом. Это можно сделать, если известен управляющий момент и плечо тяги данной мышечной группы (сила тяги получается в результате деления первого на второе (216,194,196,225,126,266,252,206,207), либо используя математическое моделирование с применением оптимизационных процедур (233,86,34,125,218,229). В последнем случае также необходимы сведения о морфометрических характеристиках скелетно-мышечного аппарата человека, в частности, о плечах тяги мышц. Сопоставляя силу тяги мышц с изменением ее длины^{х)}, можно определить работу мышц, в том числе и отрицательную.

Так, в беге (рис.5) отрицательная работа икроножной мышцы и мышц задней поверхности бедра составляет порядка -43 и -37 Дж соответственно (107).

Для ходьбы отрицательная мышечная мощность, развиваемая в коленном суставе, была рассчитана Molisson (1970) (195). В частности, в сгибателях она достигает -102 Вт.

Если количественное изучение отрицательной работы мышц пока затруднено (главным образом из-за отсутствия точных морфометрических данных - плеч тяги мышц, длин мышц и т.п.), то качественное их изучение используется довольно широко. Главной целью подобных исследований является констатация факта совершения отрицательной работы. В этом случае можно рассматривать не силы и длины мышц, а управляющие моменты (или электрическую ак-

^{х)} Длинна мышцы определяется прямым измерением на трупах (124), обработкой рентгеновских снимков (195,209) либо с помощью тригонометрических расчетов (122,115).

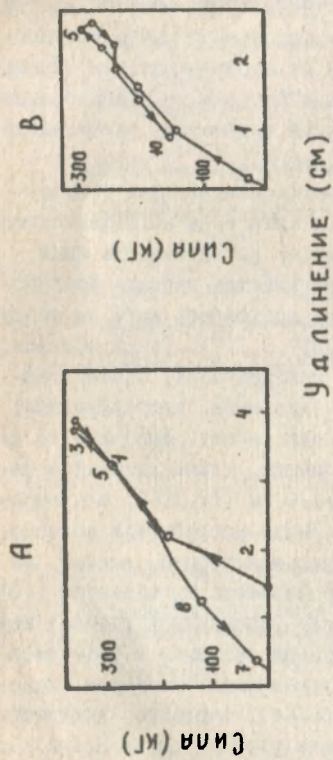


Рис. 5. Изменение силы и удлинение мышц при беге: А - икроножная мышца, В - мышцы задней поверхности бедра (по Effting, 1941)

тивность мышц) и изменение угла в суставе (если мышцы, обслуживающие его, являются односуставными). Используя различные комбинации данных показателей, проанализируем некоторые локомоции.

В нормальной ходьбе отрицательная работа выполняется в основном икроножной мышцей и в несколько меньшей степени камбаловидной (рис.6). Растягивание активных мышц происходит в течение $2/3$ опорного периода и составляет порядка 1,5 и 1,0 см для икроножной и камбаловидной мышц соответственно (I95, II5). С ростом скорости ходьбы отрицательная работа икроножной мышцы уменьшается (I24). В момент постановки ноги на опору некоторую отрицательную работу выполняют широкая мышца бедра и передняя большеберцовая мышца, работа которой, по всей видимости, значительно возрастает во время заднего толчка (рис.6).

В беге большой управляющий момент наблюдается в голеностопном суставе в опорном периоде. Он направлен на подошвенное сгибание стопы (I06, 20, 265). Это говорит об активности мышц задней поверхности голени, что подтверждается данными электромиографии (I6, I2I). В то же время при постановке ноги на опору происходит тыльное сгибание стопы (20, 7, 8, II7). Таким образом, есть все основания считать, что, по крайней мере, односуставные мышцы задней поверхности голени (например, камбаловидная) растягиваются и выполняют отрицательную работу. Впрочем, то же относится к двусуставной икроножной мышце, длина которой в фазе амортизации увеличивается на 3,0-4,0 см (I7, II6), а к середине фазы переноса - до 9 см (II6). Мышцы-разгибатели коленного сустава в опорном периоде отрицательной работы, видимо, не выполняют, так как угол в суставе практически не меняется (20).

При отталкивании в длину и высоту (перекидной способ) изменение углов в голеностопном и коленном суставах в фазе амортизации происходит против действия управляющих моментов. Односуставные мышцы (камбаловидная и широкие), очевидно, выполняют отрицательную работу. Икроножная мышца удлиняется на 3,4-2,6 см (I7) для двух видов локомоций. Данных об удлинении двусуставной прямой мышцы бедра найти не удалось.

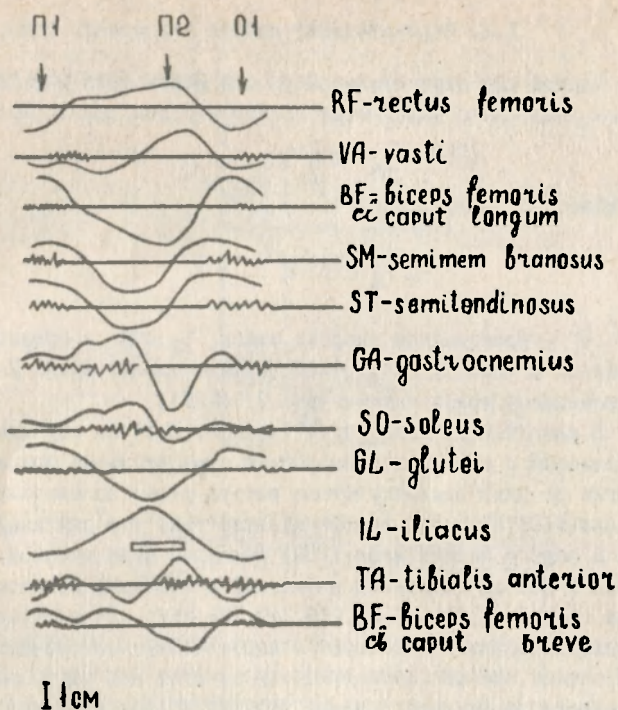


Рис. 6. Изменение длины мышц нижних конечностей и ЭМГ в цикле ходьбы. ЭМГ т. iliacus представлена схематично в виде четырехугольника. П1 и П2 - моменты постановки 1-й и 2-й ноги на стопу. О1 - момент отрыва 1-й ноги от опоры (по Pedotti, 1977)

1.4. Отрицательная работа над звеном тела

Данный вид отрицательной работы может быть определен как работа, вызвавшая уменьшение полной энергии звена (E):

$$A_3 = -\Delta E$$

Это можно записать иначе:

$$A_3 = \int_{T_1}^{T_2} \dot{E}(t) dt$$

где $\dot{E}(t)$ - производная энергии звена, T_1 и T_2 - границы периода движения, в котором $\dot{E}(t)$ имеет отрицательный знак. Иллюстрацией сказанному может служить рис.7 (230).

В циклических локомоциях (ходьба, бег) по горизонтальной поверхности с постоянной скоростью отрицательное приращение энергии за цикл при отсутствии потерь равно положительному приращению (185,12). Это подтверждается тем, что для каждого звена тела и общего центра масс (ОЦМ) значения кинетической, потенциальной и полной энергии в начальный и конечный моменты цикла равны (81,82,80,223,71,84,219,227,186,269). Отсутствие подобного равенства свидетельствует о методических погрешностях (22) либо о том, что под отрицательной работой над звеньями тела понимается нечто иное (иногда (176,177) отрицательной работой считается "псевдомеханическая" работа (208), выполняемая в фазу амортизации).

При ходьбе и беге по наклонной поверхности отрицательное и положительное приращение потенциальной энергии тела не равны. При движении под уклон больше выполняется отрицательной работы и, начиная с угла наклона поверхности -6° , положительная работа вообще не выполняется. И наоборот, ходьба и бег по поверхности с наклоном 13° и выше не требуют выполнения отрицательной работы (185).

В спринтерском беге со старта отрицательная работа по изменению полной энергии тела в каждом шаге увеличивается и становится равной положительной работе при стабилизации скорости бега (117,79).

Во время отталкивания в прыжках в длину уменьшение полной энергии тела превышает ее увеличение и составляет -317 Дж (21).

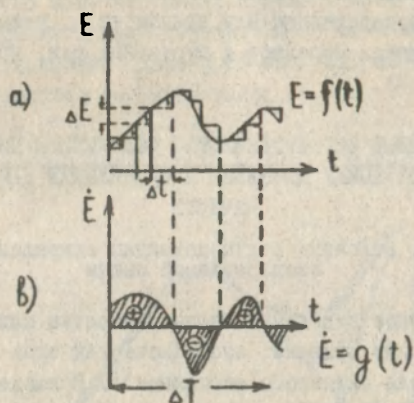


Рис. 7. Изменение энергии (E) и мощности (\dot{E}) во времени. Сумма \dot{E} соответствует площади под кривой $E(t)$ (по Saadat, 1979)

В прыжках в высоту перекидным способом потенциальная энергия тела практически все время отталкивания возрастает, а кинетическая энергия снижается, на что уходит примерно -650 Дж.

1.5. Взаимосвязь трех видов отрицательной работы

Если мышцы, обслуживающие данный сустав, односуставные, а зависимость между их длиной и углом в суставе линейная, то отрицательная работа в суставе пропорциональна отрицательной работе мышц.

Можно показать (12), что в случае пренебрежимо малых мощностей внешних сил сумма мощностей управляющих моментов во всех суставах равна скорости изменения полной энергии тела. Из этого вытекает, что отрицательная работа, связанная с уменьшением полной энергии тела равна сумме отрицательных работ во всех суставах. Некоторые различия, возникающие при сравнении этих величин, обусловлены ошибками измерения и частичным рас-

сеянием механической энергии при контакте с опорой. Отрицательная работа, произведенная над звеном тела, равна отрицательной работе управляющих моментов и суставных сил, приложенных к звену (106,221,227).

2. ВЛИЯНИЕ ЭКСЦЕНТРИЧЕСКИХ СОКРАЩЕНИИ МЫШЦ НА БИОМЕХАНИКУ ДВИЖЕНИЙ И ПРОЯВЛЕНИЕ ДВИГАТЕЛЬНЫХ КАЧЕСТВ

2.1. Основные факты механики сокращения изолированной мышцы

Механическое поведение мышцы полностью описывается ее характеристическими кривыми: изометрическая сила - длина, сила - скорость, кривая активного состояния^{X)}. Приведем краткое их описание (11,15,72,144).

2.1.1. Кривая максимальная изометрическая сила тетануса - длина мышцы

На рис.8 представлена зависимость изометрической силы мышцы при тетаническом возбуждении от ее длины (сплошная толстая линия). Сила имеет максимум (P_0) при некоторой средней длине, названной длиной "покоя" (L_0)^{XX)}. При уменьшении длины с этого момента сила монотонно падает и становится равной нулю при длине примерно $0,5 L_0$. Справа от L_0 изометрическая сила вначале несколько уменьшается, а затем снова возрастает. Если растягивать расслабленную мышцу и измерять силу на ее концах, то начиная с некоторой длины (равновесная длина - L_1) сила становится отличной от нуля и увеличивается примерно экспоненциально (рис.8, тонкая сплошная линия). После вычитания из толстой кривой на рис.8 тонкой получим кривую максимальной тетанической силы для контрактного материала (пунктирная линия). Поведение этой кривой определяется площадью перекрытия актиновых и миозиновых (тонких и толстых) нитей саркомера мышцы - чем больше поперечных мостиков может образоваться между этими филаментами, тем выше проявляемая сила (144). Сила контрактного

X) Кривая сила - удлинение последовательного упругого компонента будет рассмотрена позже.

XX) Длина покоя обычно несколько меньше или равна максимальной длине мышцы в организме животного или человека.

компонента увеличивается от нуля при длине саркомера $l, 27 \text{ мкм}$ ($1 \text{ микрон} = 10^{-6} \text{ м}$) до P_0 , при примерно $2,0 \text{ мкм}$ и остается постоянной до длины $2,25 \text{ мкм}$. Это плато соответствует участку максимального перекрытия миофиламентов. Затем сила линейно уменьшается до длины саркомера около $3,65 \text{ мкм}$, при которой толстые и тонкие нити перестают перекрываться.

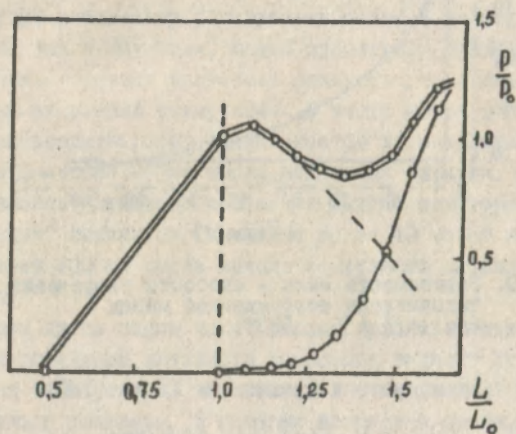


Рис. 8. Кривая изометрическая сила - длина мышцы *sartorius* лягушки (по Aubert et al., 1951)

Отметим, что хотя данная кривая получена на саркомере скелетной мышцы лягушки, однако многочисленные исследования говорят о том, что аналогичная картина наблюдается и на мышцах млекопитающих.

2.1.2. Зависимость сила - скорость укорочения

Если максимально активированной тетанической стимулирующей мышце предоставить возможность укорачиваться, поднимая разные грузы, то между величиной груза и скоростью укорочения мышцы будет наблюдаться зависимость, представленная на рис. 9.

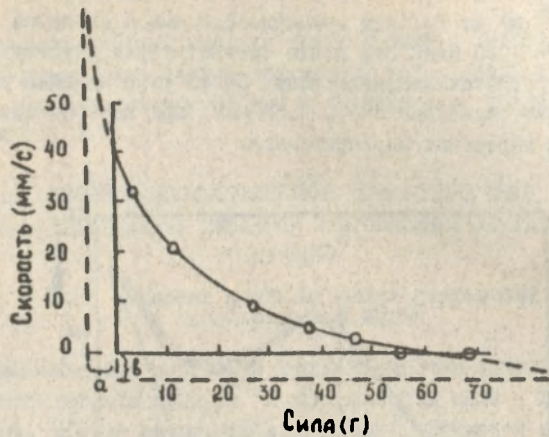


Рис.9. Зависимость сила - скорость укорочения тетанически возбужденной мышцы (по Hill A.V., 1936)

Эта зависимость описывается уравнением Хилла (1930):

$$(P+a)(V+b) = b(P_0+a) = \text{const}$$

где P - нагрузка, V - скорость укорочения мышцы, P_0 - максимальная изометрическая сила, a и b - константы. Константа "а" (см. рис.9) имеет размерность силы и численно равна количеству тепла, выделяющегося на единицу укорочения мышцы; "b" имеет размерность скорости и является коэффициентом пропорциональности, связывающим скорость выделения экстренной энергии ($E, E=W+Q$, где W мощность механической работы, Q - скорость выделения тепла, связанного с укорочением мышцы) и нагрузку.

Отметим, что приведенное уравнение справедливо для случая, когда $P < P_0$. Поведение мышцы при $P > P_0$ (эксцентрическое сокращение) будет описано позже.

2.1.3. Активное состояние мышцы

Активное состояние характеризует процесс развития силы контрактным аппаратом. Эта сила отличается от силы, регистрируемой на конце мышцы, из-за последовательной упругой компоненты, которая, растягиваясь при укорочении контрактного компонента, искажает картину изменения силы. Если последовательную упругую компоненту растягивать извне в разные моменты времени от начала стимуляции, можно проследить развитие активного состояния. Активное состояние начинает развиваться примерно после 3 мс от начала стимуляции. С этого момента сила контрактного компонента резко увеличивается до максимума, который достигается через 20 мс после нанесения стимула. Максимальная интенсивность активного состояния длится некоторое время, а затем начинает снижаться (примерно после 40 мс от начала стимуляции). Через 400 мс после начала стимуляции активное состояние исчезает.

Описанная здесь схема носит весьма приблизительный характер, так как поведение активного состояния зависит от типа мышц, внешней температуры, особенностей стимуляции, состава физиологического раствора, в котором находится мышца, и т.п.

2.2. Растягивание активной мышцы

2.2.1. Механическое поведение

При внезапном удлинении с умеренной скоростью тетанически возбужденной мышцы сила, регистрируемая на ее конце, вначале резко увеличивается (до 2-х раз и более – динамическое изменение силы), а затем постепенно уменьшается до величины, превышающей изометрическую силу при той же длине мышцы (статическое изменение силы или статический эксцесс силы) (рис.10) (24,46, 113,153). Похожее поведение наблюдается при растягивании отдельного волокна или пучка волокон (243,103-105,137), а также на интактной мышце животного (кошки) (154,140).

Характеристики кривой сила – время при растягивании мышцы не постоянны и зависят от многих факторов.

Влияние скорости растяжения. При низких скоростях растягивания (примерно до $10 L_0/c$ для пучка волокон (243) и до $14\% L_0/c$ для изолированной мышцы (46)) величина пика динамиче-

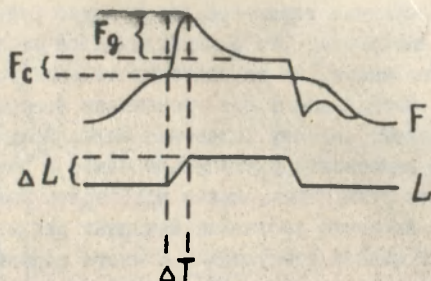
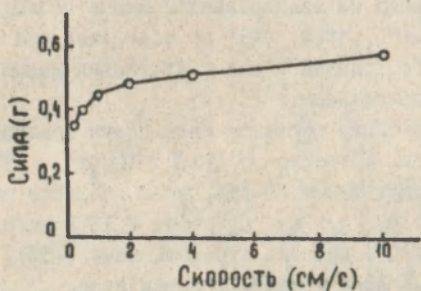


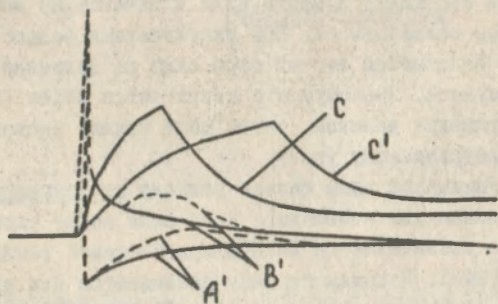
Рис.10. Изменение силы тетанически возбужденной мышцы (F) в ответ на растягивание (по Fowler, Slowe, 1976). F_d - динамический эксцесс силы, F_c - статический эксцесс силы, ΔL - величина удлинения, ΔT - время удлинения

ского увеличения силы растет со скоростью растягивания (рис.11а), причем вначале быстро, а затем медленней. Скорость нарастания и снижения силы связана со скоростью растягивания (рис.11б). Пик силы достигается в конце растягивания, после чего наступает экспоненциальное падение силы до уровня, превышающего изометрический максимум при той же длине мышцы. Этот статический эксцесс силы наблюдается в течение нескольких секунд (171,24,29, 154,243,46).

При более высоких скоростях растягивания волокна (20-50 L_0 /с) сила вначале растет, а затем начинает падать (но не ниже изометрического уровня), хотя растягивание продолжается (эффект "скольжения" контрактильных элементов (243). Еще острее проявляется данный эффект при скоростях растягивания 70-100 L_0 /с. В этом случае сила после резкого пика падает ниже изометрического уровня и затем примерно экспоненциально возвращается к нему (243) (рис.11б). Предположительно эффект "скольжения" связан с механическим нарушением связей между миофиламентами (разрыв поперечных мостиков). Однако, как только сила



А



Б

рис. II. А - зависимость динамического эксцесса силы от скорости растягивания, Б - изменение силы во время и после растягивания с различными скоростями: А' - скорость растягивания 70-100 L_0 /с, В' - скорость 20-50 L_0 /с, С и С' - средние скорости растягивания (менее 10 L_0 /с). Волокно мышцы лягушки (по Sugi, 1972)

снижается, процесс образования мостиков возобновляется, что подтверждается повторным увеличением силы тяги (см.рис.11б).

Эффект "скольжения" на изолированной мышце наблюдается редко. В работе Attewald, Crowe (46) он обнаружен при скорости удлинения $14,4\% L_0$ /с, однако к концу удлинения мышцы эксцесс силы был все же положительным.

Величина статического эксцесса силы также зависит от скорости удлинения мышцы. Согласно Joffard, Plaghki (153) эксцесс положителен и составляет 10-15%, если скорость растягивания мышцы лягушки от $0,9 L_0$ до L_0 равна $0,25-1$ см/с; если скорость $1,3-7,25$ см/с - эксцесс отрицательный (-5%), если скорость примерно $1,1$ см/с - эксцесс равен нулю.

Влияние величины удлинения подробно исследовано на пучке из 5-10 волокон полусухожильной мышцы лягушки при постоянной скорости растягивания (30-60 см/с) (243). При растяжении на $4-5\% L_0$ поведение кривой сила - время соответствует описанному ранее. При удлинении на $6-8\% L_0$ после окончания динамического изменения силы наблюдается плато силы в течение 20 мс перед экспоненциальным снижением ее. При растягивании больше $8\% L_0$ вместо плато появляется второй горб силы по величине значительно ниже первого. Максимум его достигается через 100 мс после начала растягивания волокон, затем сила падает экспоненциально к новому изометрическому уровню.

Динамическое изменение силы сильно зависит от температуры окружающей среды. Амплитуда начального пика силы после растягивания пучка волокон увеличивается на 50% при снижении температуры от 20 до 0°C (243). Похожая картина наблюдается для динамического эксцесса силы мышцы черепахи (рис.12,13) (113), хотя изометрическая сила уменьшается в 2-3 раза при изменении температуры от 20 до 5°C . Время роста и снижения силы также выше при низкой температуре (см.рис.13). Из рис.12 видно, что на статический эксцесс силы температура не оказывает влияния.

На рис.14 (46) показан эксцесс силы *m. sartorius* лягушки в различные моменты времени после окончания фазы растягивания в зависимости от общей длины мышцы. Эксцесс выше при большей мышечной длине (выше L_0) (24,103,46). Падение напряжения для больших длин мышцы происходит более медленно, чем для малых (46,104). Так, например, если длина саркомера мышечного волок-

$$D_{\text{жс}} = \frac{\text{Динамическ. эксцесс } F}{F_0} \cdot \frac{L}{\Delta H}$$

$$C_{\text{жс}} = \frac{\text{Статическ. эксцесс } F}{F_0} \cdot \frac{L}{\Delta H}$$

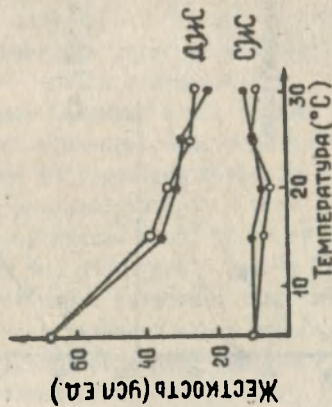


Рис. 13. Изменение динамической (Джс) и статической (Сжс) жесткости в зависимости от температуры (по Fowles, Slowe, 1976). L - длина мышцы, ΔH - амплитуда растяжения мышцы

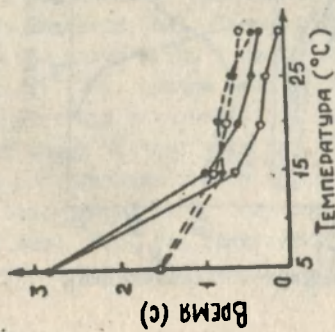


Рис. 12. Зависимость времени нарастания (сплошная линия) и снижения (пунктир) изометрической силы от температуры окружающей среды. 0 - изменение температуры от 30 до 5°; ● - от 5 до 30° (по Fowles, Slowe, 1976)

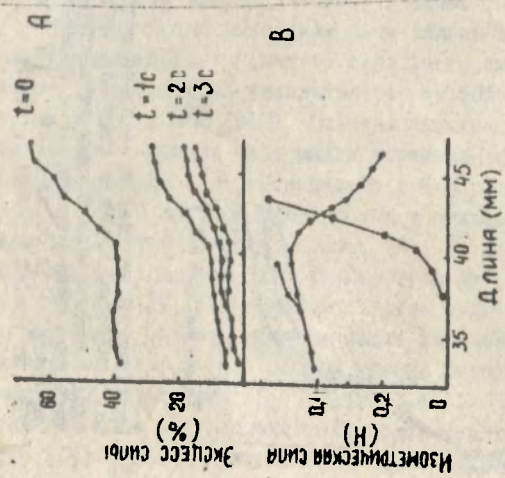


Рис. 14.

Привет изометрическая сила — длина мышц (B) и зависимость экспесс-силы от длины мышц (A), измеренная в различные моменты времени до окончания растягивания мышц (t=0, t=1, t=2, t=3 с). Мышца *A. Jocularis* лягушки, растягивание на 0,5 мм за 0,5 с (по Вал A. Jocularis, Lowe, 1980)

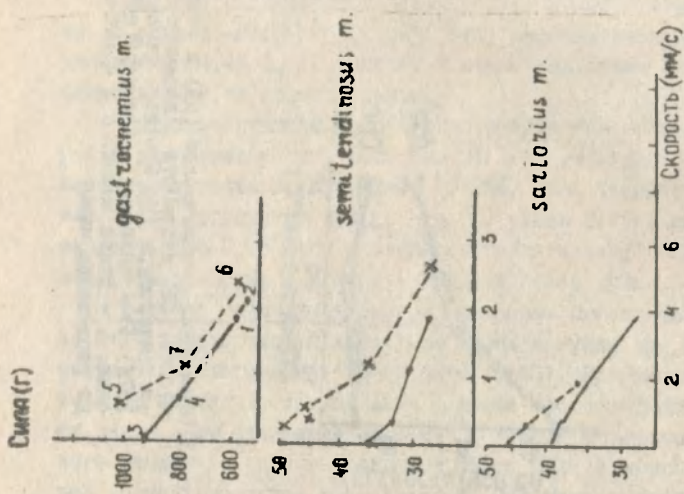


Рис. 15.

Зависимость силы — скорость мышц лягушки. — освобождение из состояния изометрического сокращения, - - - освобождение сразу после растягивания (по Самуэльс, Ciffelio, 1974)

на лягушки меньше 2,25 мкм, то статический эксцесс напряжения исчезает через 1,5 с, если больше - через 7 с (104).

Динамическое увеличение силы, состоящее из двух участков - крутого и пологого (см. рис. II), связывают в основном с натяжением последовательного упругого компонента мышцы (ПОУК) (147, 145) (см. далее). Природа статического эксцесса силы пока не ясна. Однако можно сказать, что он вызван изменением характеристик контрактильного аппарата. Если при статическом эксцессе силы дать мышце укоротиться и поднять груз, то вес груза, который мышца в состоянии поднять, будет больше, чем в случае укорочения из состояния обычного изометрического тетануса при той же длине мышц. Этот факт находит отражение в изменении кривой сила - скорость укорочения, которая в этом случае смещается вправо при неизменной максимальной скорости укорочения (103).

Похожий эффект был обнаружен в работе Cavagna, Citterio, 1974 (74), в которой мышце позволяли укорачиваться сразу после растягивания. При этих условиях мышца способна укорачиваться против нагрузки (P), равной и даже большей P_0 при той же длине. Когда сила, приложенная к мышце, меньше P_0 , скорость укорочения мышцы, освобожденной после растягивания, будет больше и кривая сила - скорость поэтому смещается вправо вдоль оси скорости, причем смещение максимально, когда P близка к P_0 , и быстро уменьшается с уменьшением P (рис. 15). Яд кураре не изменяет приведенных результатов, что свидетельствует о независимости их от нейромусcularной передачи (74).

Растягивание активной мышцы увеличивает также механическую работу, выполняемую ею при укорочении (83, 76, 75, 53), причем величина прироста тем выше, чем меньше длительность паузы между растягиванием и укорочением. Если пауза длится 5 с, то прироста работы не наблюдается (83). Прирост работы увеличивается в 2,5 раза с ростом длины мышцы и скорости растягивания и укорочения ее (рис. 16) (76), причем этот эффект наблюдается на мышцах живого человека при выполнении сгибания в локтевом суставе (76), прыжках вверх толчком двух ног (65). Эффект увеличения работы после растягивания сильно зависит от температуры - при увеличении температуры на 10°C прирост мощности сокращения возрастает в 4 раза (75). Это также свидетельствует в пользу того, что на увеличение механической работы после рас-

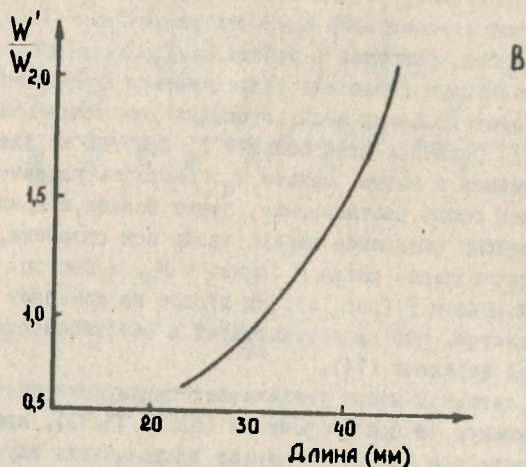
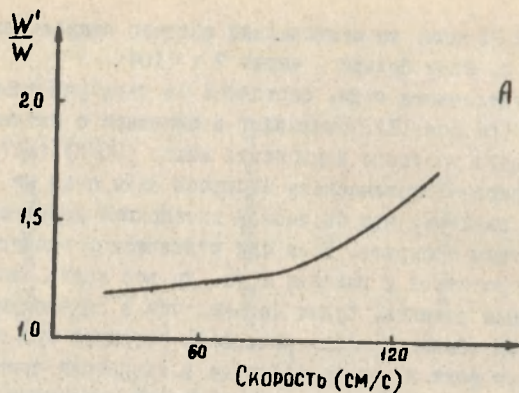


Рис.16. Отношение W'/W в зависимости от скорости растягивания мышц (А) и длины мышц. W - работа, совершаемая после освобождения мышцы из состояния изометрического сокращения, W' - работа, совершаемая после освобождения растянутой мышцы. А - сгибатели предплечья человека, В - изолированная мышца жабы ($L_0 = 37,2$ мм) (по Savagna et al., 1968)

тягивания оказывают значительные влияния изменения в контрактном аппарате.

2.2.2. Последовательный упругий компонент

При резком изменении механического состояния активной мышцы (растягивание с постоянной скоростью (см. рис. 10) или освобождение против постоянной нагрузки (рис. 17) мышечный ответ состоит из двух частей: вначале - быстрое изменение силы (длины), скорость которого (наклон графика) не зависит от противодействующей нагрузки (в случае укорочения, см. рис. 17), и пологая часть, зависящая от нагрузки и подчиняющаяся зависимости сила - скорость. На этом основании вторую часть ответа мышцы связывают с сокращением контрактного компонента, а первую - с компонентом, напоминающим по свойствам пружину (последовательный упругий компонент - ПОУК). Мышцу при описании ее механических свойств представляют в виде модели с тремя элементами (130, 144, 3) (см. рис. 17): контрактным, обладающим вязкостью; последовательным упругим (ПОУК) и параллельным упругим (ПАУК). ПАУК связывают с сарколеммой волокна, фасциями и другими соединительно-ткаными образованиями, окружающими волокна и мышцы. Вклад этой компоненты проявляется при длинах мышц, близких к L_0 , то есть она не дает существенного вклада в силу при естественных движениях животного и человека.

Локализация ПОУК пока окончательно не выяснена. По оценкам (147) примерно половина последовательной упругости находится в сухожилии мышцы, а остальная ее часть распределена вдоль мышечных волокон. Эти данные подтверждаются результатами работы (222), проведенной на камбаловидной мышце интактной кошки: 43% полного удлинения мышцы в фазу быстрого увеличения силы в результате растягивания происходит за счет сухожилия, 57% - за счет мышечных волокон. На вопрос о том, как распределена ПОУК в самих волокнах, окончательного ответа дать пока нельзя. Гипотеза Huxley, Simmons (1971) (145) о том, что ПОУК волокон локализовано в самих поперечных мостиках, находит подтверждение во многих экспериментах (145, 237, 120, 112, 111, 222 и др.). В частности, об этом свидетельствует зависимость жесткости ПОУК саркомера от площади перекрытия миофиламентов (рис. 18) (145). Жесткость (тангенс угла наклона графика на рис. 18)

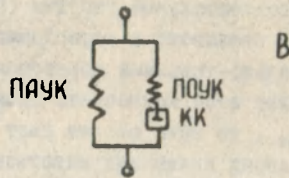
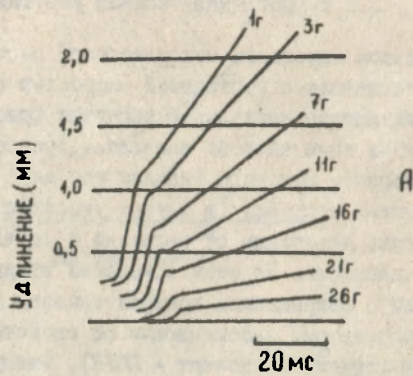


Рис.17. А - изменение длины изолированной мышцы после освобождения ее из состояния полного изометрического сокращения против различных нагрузок (по Jewell, Withie, 1958).
 Б - трехкомпонентная модель мышцы: ПАУК - параллельный упругий элемент, ПОУК - последовательная упругая компонента, КК - контрактальный компонент

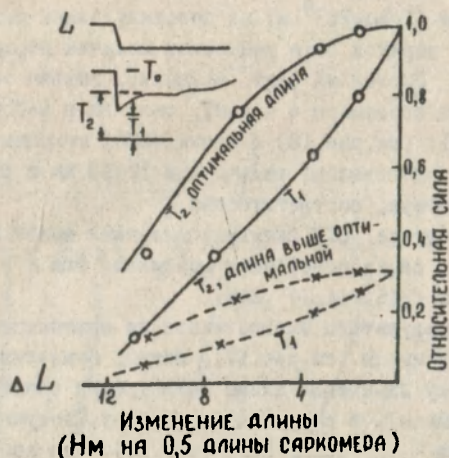


Рис.18. Изменение силы T_1 и T_2 изолированного волокна мышцы лягушки против величины укорочения ΔL . Две верхние кривые соответствуют оптимальной длине саркомера ($S=2,2$ мкм), нижние - длине выше оптимальной (3,2 мкм, 30% перекрытия миофиламентов) (по Huxley, Simmons, 1971)

наибольшая, когда длина саркомера близка к оптимальной (наибольшее число образовавшихся мостиков), и значительно уменьшается при длинах саркомера выше оптимальной, когда возможность образования мостиков сильно снижена. Однако есть факты, не согласующиеся с этой гипотезой. Во-первых, быстрое укорочение мышечного волокна после освобождения из тетануса происходит неравномерно по его длине - значительно быстрее укорачивается часть волокна, расположенная ближе к свободному концу. Это показано на сегменте волокна мышцы лягушки с помощью сверхскоростной киносъемки (40000-50000 кадров/с) (244). Во-вторых, максимальное удлинение ПСУК волокна мышцы рака составляет около

2% L_0 (248). Эта величина соответствует деформации поперечного мостика на 90 нм ($1 \text{ нм} = 10^{-9} \text{ м}$) на половину длины саркомера, что примерно на порядок выше возможных величин деформации поперечного мостика. Последний факт, возможно, вызван особенностью мышц рака (длина саркомера = 9 мкм), так как в работах на мышце лягушки (145, III) (см. рис. 18) и кошки (222) максимальное удлинение ПОУК при P_0 оценивалось величинами 12-13 нм и 35 нм на половину длины саркомера, соответственно.

Во всяком случае ПОУК активных мышечных волокон может локализоваться как в самих поперечных мостиках, так и в миофиламентах и Z - линиях (245, 244, 247, 248).

Используя результаты эксперимента по освобождению тетанически возбужденной мышцы (см. рис. 17), можно, откладывая, с одной стороны, величину изменения длины ПОУК (равна амплитуде быстрого укорочения мышцы), а с другой - нагрузку, получить график зависимости сила - удлинение ПОУК (рис. 19). Эта зависимость представляет собой экспоненту, крутизна которой определяется типом волокна или мышцы. Производная силы по удлинению (тангенс угла наклона касательной к графику) является жесткостью ПОУК. Как видно из рисунка, жесткость вначале небольшая, но по мере роста силы увеличивается. По данным большинства авторов, жесткость активной мышцы линейно связана с силой, развиваемой ей, в логарифмических координатах (рис. 20). Площадь под кривой сила - удлинение равна упругой энергии, запасаемой в ПОУК при заданном уровне силы. Эта энергия освобождается в начальный момент укорочения мышцы из состояния тетанического сокращения. Величина энергии упругой деформации зависит (см. рис. 19) от величины силы, которую может развить мышца, жесткости и максимального удлинения ПОУК. Максимальное удлинение ПОУК составляет в среднем от 2 до 7% L_0 для поперечно-полосатых мышц, 4-10% L_0 для сердечной мышцы, 1-2% для одиночного волокна (табл. 3). Значения жесткости ПОУК при фиксированной силе зависят, главным образом, от особенностей мышцы. Значения коэффициентов жесткости различных мышц можно найти в (II).

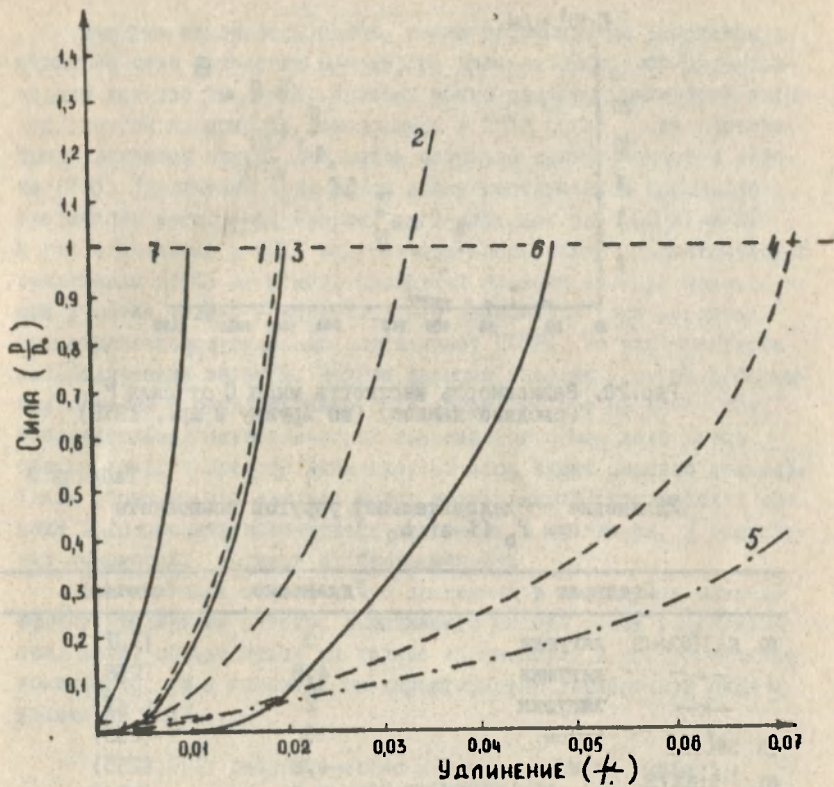


Рис.19. Зависимость сила - удлинение ПУК.

- 1 - волокно мышцы рака (по Tatemasa, Sugi, 1979),
 - 2 - *m. gastrocnemius* лягушки (по Savagna, 1970),
 - 3 - *m. sartorius* лягушки (по Jewell, Wilkie, 1958),
 - 4 - *m. gracilis* крысы (по Bahter, 1967),
 - 5 - сердечная мышца кошки (по Sonnenblick, 1964),
 - 6 - *m. sartorius* лягушки (по Wilkie, 1956),
 - 7 - волокно *m. semitendinosus* лягушки (по Huxley, Simmons, 1971).
- Значения кривой 2 выше изометрического максимума ($P/P_0=1$) получены сразу после растягивания мышцы

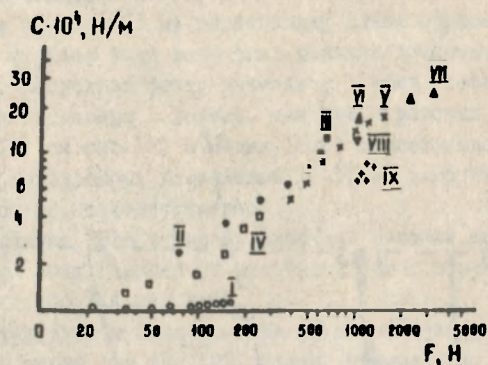


Рис.20. Зависимость жесткости мышц С от силы F (сводные данные) (по Аруину и др., 1978)

Таблица 3
Удлинение последовательной упругой компоненты при P_0 (% от L_0)

Препарат	Удлинение	Источник
<i>m. sartorius</i> лягушки	3	(131)
— — лягушки	4,8	(258)
— — лягушки	2	(147)
<i>m. soleus</i> крысы	3	(255)
<i>m. tibialis</i> крысы	4,8	(255)
<i>m. sartorius</i> лягушки	3-5	(220)
Сердечная мышца кошки	10	(242)
<i>m. tenuissimus</i> кошки	6	(190)
<i>m. gracilis</i> крысы	7	(49)
<i>m. gastrocnemius</i> лягушки	3,5	(73)
<i>m. soleus</i> крысы	6,5	(213)
Волокно лягушки	1	
<i>m. semitendinosus</i>	1	(145)
<i>m. sartorius</i> лягушки	4	(123)
Волокно мышцы рака	2	(248)

Как уже отмечалось ранее, после растягивания напряженной мышцы ее сила в течение некоторого времени превышает изометрическую при той же длине. Поэтому можно ожидать увеличения энергии упругой деформации, запасаемой в ПОУК сразу после растягивания активной мышцы. Эта мысль получила подтверждение в работе (73). Увеличение силы мышцы после растягивания приводило к увеличению запасаемой энергии дополнительно на $0,63 \text{ кГ}\cdot\text{м}/\text{кГ}$ к уже запасенной в ПОУК энергии при максимальном изометрическом сокращении ($0,55 \text{ кГ}\cdot\text{м}/\text{кГ}$). Последняя фракция энергии накоплена при участии только контрактильного компонента (при развяти изометрического усилия он растягивает ПОУК), на что требуются метаболические затраты. Другая фракция энергии упругой деформации связана с растягиванием ПОУК извне, на что не требуется дополнительной метаболической энергии (на самом деле мышца тратит энергию при растягивании; об этом будет сказано дальше). Таким образом, это явление может иметь важный практический аспект в локомоциях животного и человека, в частности, в спортивных локомоциях, повншая их экономичность.

В заключение отметим, что описанный в предыдущем разделе эффект увеличения работы, выполняемой мышцей после растягивания, может определяться не только изменениями в контрактильном компоненте, но и изменениями характеристик зависимости сила - удлинение ПОУК.

2.2.3. Энергетические затраты активной мышцы при растягивании

Метаболическая энергопродукция (M), обеспечивающая процесс мышечного сокращения, равна теплопродукции мышцы (H) плюс выполняемая мышцей работа (W):

$$M = H + W$$

В изометрическом сокращении механическая работа равна нулю и $M = H$. Если мышца укорачивается против нагрузки, то совершается положительная работа. В этом случае, как показали мю-термальные измерения, метаболическая энергопродукция выше, чем в изометрическом сокращении (109, 130, 25). При растягивании активной мышцы совершается отрицательная работа (W имеет знак минус) и, как показывают эксперименты, величина $M = H - W$

много ниже уровня изометрического сожжения (110, 130, 25, 23, 136, 260). Так, например, при растягивании активной мышцы в различные фазы развития изометрического напряжения теплопродукция может быть меньше выполняемой над мышцей работы, то есть метаболические энергозатраты отрицательны (176). Другими словами, в мышцу "входит" больше энергии, чем "выходит", то есть часть энергии остается в мышце. Экономия метаболической энергии при растягивании может быть вызвана, по крайней мере, тремя механизмами (25):

1. Если предположить, что при изометрическом сокращении и при растягивании активной мышцы протекают одинаковые химические процессы, то часть энергии, поступающей в мышцу в виде выполняемой над ней работы, используется в обратных химических реакциях, то есть в синтезе макроэргических соединений - АТФ и/или КрФ.

2. Возможно, что работа, выполняемая над мышцей, поглощается некоторыми неизвестными процессами.

3. Работа деградирует в тепло, а химические реакции, которые имеют место при изометрическом сокращении, угнетаются при растягивании.

Чистый синтез АТФ и КрФ (первая возможность) имеет место, если в процессе растягивания активной мышцы уровень содержания этих субстратов окисления станет выше или останется неизменным. Прямые измерения АТФ и КрФ показали следующее. Расход этих соединений был в основном ниже при растягивании активной мышцы, чем при изометрическом сокращении, однако не был нулевым (180, 181, 182, 146, 260, 93, 94, 183, 119). Расход АТФ и КрФ зависел от скорости. Он был наименьшим при низких скоростях. Критической скоростью, выше которой наблюдается повышенное расщепление КрФ по сравнению с изометрическим уровнем, является скорость растягивания, соответствующая отрицательной мощности, численно равной максимальной положительной мощности (181) (рис. 21). При скорости растягивания активной мышцы $\sim 0,2 L_0/\text{с}$ величина гидролиза АТФ может составлять 25% от уровня гидролиза в изометрическом сокращении (94). При более высоких скоростях интенсивность расщепления АТФ и КрФ в изометрическом сокращении и при растягивании мышцы сравнивается и становится большей в последнем случае (47, 181).

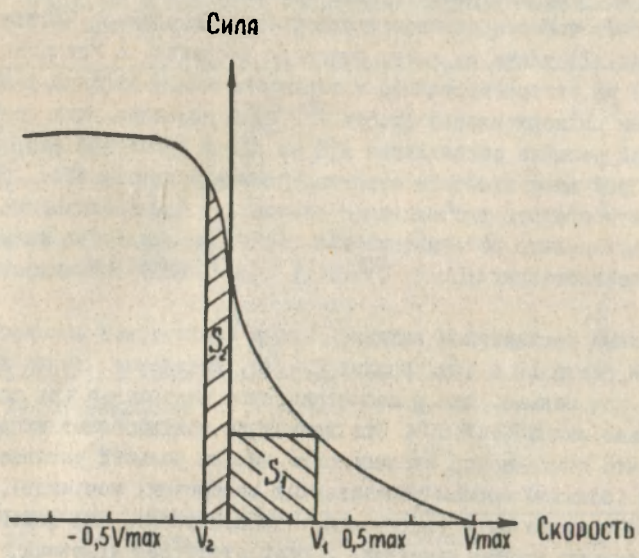


Рис. 2I. Зависимость сила - скорость (схема).
 V_{max} - максимальная скорость укорочения мышцы,
 $V_1 \sim 0,3-0,4V_{max}$ - скорость укорочения, при которой достигается максимальная положительная мощность (численно равна площади S_1), $S_2 = S_1$, V_2 - критическая скорость растягивания мышцы (подробнее см. текст)

Таким образом, есть основания считать, что экономия метаболической энергии при растягивании активной мышцы не осуществляется за счет чистого расщепления субстратов окисления. Частичный расщепление АТФ также не имеет большого значения. В исследовании (II9) на экстрагированной в глицерине мышце кролика с использованием радиоактивного фосфата ^{32}P было показано, что скорость прямой реакции расщепления АТФ на АДФ и свободный фосфат в 100-1000 раз выше скорости обратной реакции синтеза АТФ.

Скорее всего при растягивании активной мышцы происходит угнетение механизмов расщепления АТФ (I42). Не исключена также вторая из предложенных Abbott, Aubert, Hill (25) возможностей экономии.

Вызванный растяжением активной мышцы статический эксцесс силы длится около 10 с (см. раздел 2.2.1). Выделение тепла при этом равно или меньше, чем в изометрическом сокращении при одинаковой длине мышцы (I42,95). Эти данные не подтверждают гипотезу о том, что статический эксцесс силы вызван большей активностью мышцы (большим числом образованных поперечных мостиков), так как это привело бы к увеличению теплопродукции. Ряд фактов говорит в пользу другой гипотезы. В результате растягивания некоторые поперечные мостики "запираются" на тонких филаментах и разрываются относительно медленно (II9), что вызывает прирост силы.

2.3. Увеличение мощности (скоростно-силовых возможностей) после предварительного растягивания мышц у человека

В разделах 2.2.1 и 2.2.2 было показано, что растягивание активной мышцы изменяет как характеристики контрактильного аппарата (кривая сила - скорость смещается вправо), так и характеристики кривой сила - удлинение ПОВК (увеличивается площадь под кривой). Это может приводить к увеличению мощности, проявляемой в естественных движениях человека, в частности, спортивных.

В табл.4 приведены приросты в ряде скоростно-силовых показателей прыжков вверх с места, отжиманий, тяги и выталкивания груза в результате предварительного растягивания напряженных мышц. Увеличение мышечной производительности вызвано, кроме упомянутых ранее факторов, возможно, еще дополнительной активацией мышц по механизму стреч-рефлекса (69,101). Кроме того, у человека перед приземлением на опору (спрыгивание использу-

Таблица 4

Увеличение мышечной производительности человека после предварительного растягивания активных мышц

Испытуемые (число, возраст, пол)	Движение	Способ рас- тягивания мышц	Показатель	При- рост	Источ- ник
1	2	3	4	5	6
2 м, 1 ж	Тяга ручки динамометра	Тяга внешней силы в другую сторону со скоростями 9 см/с 15 " " 30 " "	Сила, %		(45)
				10 17 38	
8, 24 лет, м	Отжимание из упора лежа	Обратное движение	Время дости- жения макси- мума скорос- ти разгиба- ния рук, с	0,150	(158)
6, 22- 29 лет	Разгибание ног из по- ложения полуприсе- да	Обратное движение	Средняя мощность, %	29	(251)
19	Прыжок вверх с места	Приседание Спрыгивание: с 0,233 м 0,404 " " 0,690 " "	Высота, м	0,02 0,03 0,042 0,023	(41)
5	Прыжок вверх с места	Спрыгивание с высоты 0,4 м. Температура мышц ног: 37°C 32°C	Высота, м	0,017 0,0462	(43)
3	Сгибание предплечья	Обратное движение	Работа на единицу элек- трической ак- тивности, %	23	(92)
	Разгибание предплечья	" "		III	

Продолжение

1	2	3	4	5	6
34	Прыжок вверх с места	Приседание	Высота выпрыгивания, м Средняя сила, Н Импульс силы, Н·с Средняя мощность, Вт	0,057 м 289,2 15,9 1012,2	(66)
25, кг	Прыжок вверх с места	Спрыгивание с оптимальной высоты 0,48 м	Энергия тела в конце периода отталкивания, Дж	44,7	(162)
16, м		0,63 м	" "	35,5	
16, м, волейболисты		0,66 м	" "	31,9	
18, 18-25 лет	Выталкивание перевернутого маятника	Обратное движение маятника со скоростью:	Скорость движения, м/с		(59)
		0,91 м/с		0,14	
		1,37 -"-		0,19	
		1,82 -"-		0,21	
		2,27 -"-		0,22	
		2,72 -"-		0,24	
31	Прыжок вверх с места	Приседание	Высота выпрыгивания, м	0,037	(11)
1	Прыжок вверх с места	Приседание с дополнительным весом:	Высота выпрыгивания, м		(70)
		0 кг		0,034	
		10 -"-		0,051	
		16 -"-		0,042	
		20 -"-		0,022	
24, 17-26 лет, м	Прыжок вверх с места	Приседание	Высота выпрыгивания, м	0,033	(5)

ется для предварительного растягивания мышц) мышцы рефлекторно активируются (151). Эта активность может вызывать некоторое натяжение ПОУК, что должно приводить к более раннему и быстрому увеличению силы мышц при приземлении и последующем отталкивании, а также несколько увеличивает жесткость мышц из-за экспоненциальной формы зависимости сила - удлинение ПОУК. Однако можно утверждать, что рефлекторное увеличение активности мышц не играет ведущей роли в увеличении мышечной производительности (хотя и является необходимым условием для этого - растягиваются активные мышцы). Это подтверждается похожим поведением кривой сила - скорость, полученной в экспериментах на изолированной мышце, лишенной афферентации (74), и при выпрыгивании вверх у человека (67). Предварительное растягивание мышцы в обоих случаях приводит к смещению кривой сила - скорость влево (рис.22, сравн. рис.15).

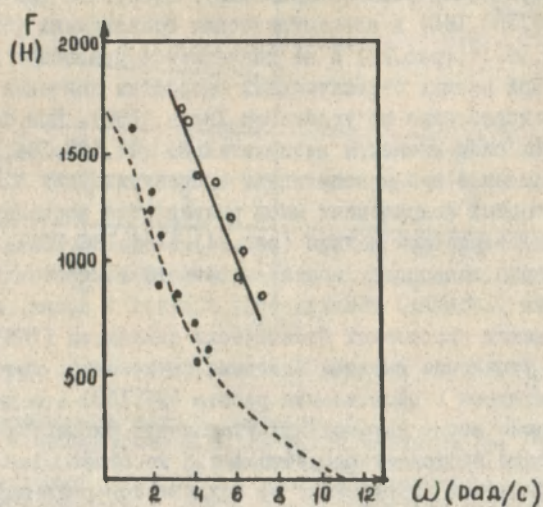


Рис.22. Зависимость между средней силой (\bar{F}) и угловой скоростью (ω) разгибания коленного сустава.
 ● - выполнение прыжка с паузой в фазе подседа,
 ○ - выпрыгивание без паузы
 (по Bosco, Komi, 1979)

Прирост мощности сокращения мышц после их предварительного растягивания зависит (см. табл. 4) от скорости растягивания (69, 41, 9, 59, 138), времени перехода от растягивания к началу основной фазы движения (69, 251), соотношения быстрых и медленных волокон в мышце (161, 253), ее механических свойств (5), температуры (43), пола (162, 68) и возраста человека (68).

Эффект увеличения мощности отталкивания после растягивания мышц опорной ноги при взаимодействии ее с грунтом наблюдается также в беге (79, 117, 178) и в прыжках в длину (178). В беге, например, вклад предварительного растягивания мышц начинает сказываться со скоростей 6-7 м/с (79, 117).

2.4. Сила и силовая тренировка в эксцентрическом режиме

Сила, проявляемая при растягивании активных мышц человека (эксцентрический режим сокращения), выше, чем при изометрических (235, 159, 160) и концентрических сокращениях (55, 108, 166, 209, 159, 161)¹⁾ (рис. 23) и не подчиняется уравнению сила - скорость. При низких отрицательных скоростях значения силы превышают предсказанные по уравнению Хилла (156). При более высоких скоростях сила меняется незначительно (44, 108, 154, 159, 160).

Утомление при максимальных эксцентрических и концентрических повторных сокращениях мышц развивается несколько быстрее при эксцентрическом режиме (рис. 24) (164, 166, 165), хотя текущее потребление кислорода, расход мышечного гликогена в медленных и быстрых волокнах, концентрация лактата в крови, параметры ЭМГ в двух видах упражнений практически одинаковы (165). Возможно, быстрое утомление вызвано болевыми ощущениями, которыми может сопровождаться отрицательная работа (97, 163) (см. далее). Восстановление после интенсивных утомляющих эксцентрических сокращений также протекает примерно с той же скоростью, что и после концентрических упражнений, за исключением ряда параметров ЭМГ.

¹⁾ Однако в некоторых ситуациях, например, во время приведения бедра при углах отведения 30-40° (209), разгибаниях предплечья при углах в локтевом суставе 100-140° (238), максимальная сила в эксцентрическом сокращении может быть равна и даже ниже изометрических и концентрических. Это в основном связано с особенностью методик измерения силы и геометрии суставов.

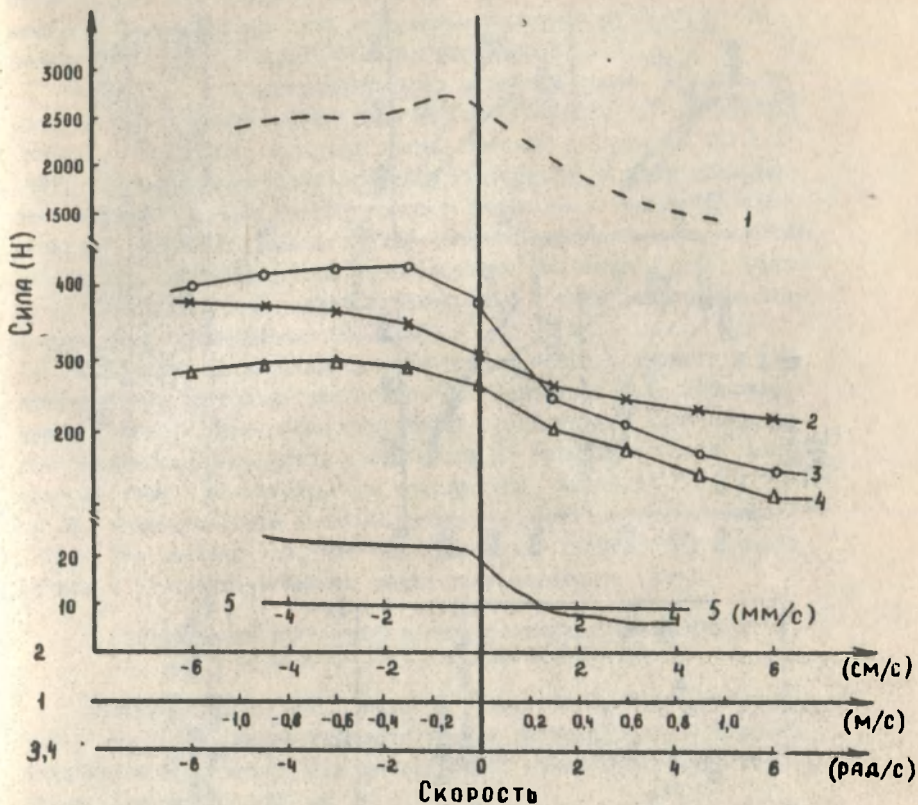


Рис.23. Зависимость сила - скорость.
 1 - четырехглавая мышца бедра человека (по Elcanta, Komi, 1980), 2 - сгибатели предплечья человека (по Komi, 1973), 3 - сгибатели предплечья человека (по Jorgensen, 1976), 4 - разгибатели предплечья человека (по Jorgensen, 1976), 5 - камбаловидная мышца кошки (по Joyce et al., 1969)

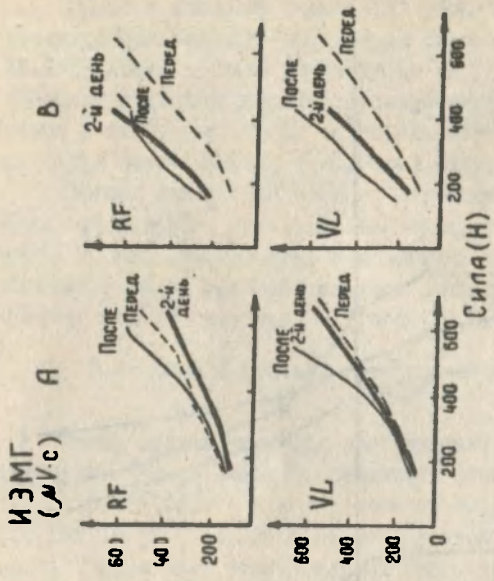


Рис.25. Зависимость между интегрированной электроческой активностью *sartorius femoris* (RF) и *vastus lateralis* (VL) перед, после и через 2 дня экспериментальной (B) и контрольной (A) работы (по Monti, Vinfanzato 1977)

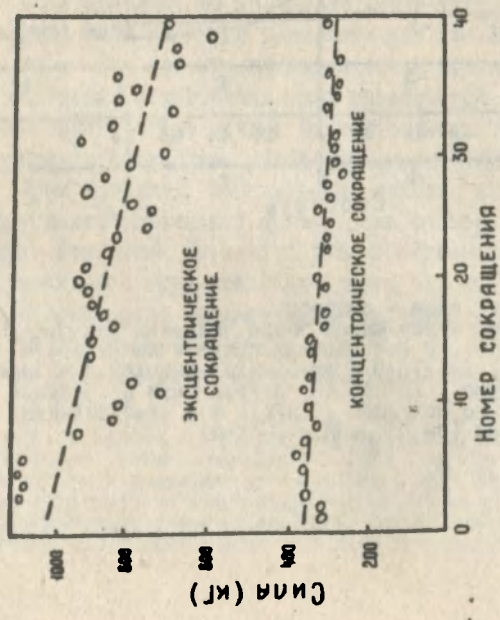


Рис.24. Уменьшение силы мышц во время 40 максимальных эксцентрических и концентрических сокращений (по Monti et al., 1974)

Так, величины интегрированной ЭМГ на единицу мышечной изометрической силы мышцы во второй день восстановления после эксцентрической нагрузки были значительно выше нормы (рис.25) в отличие от случая концентрических упражнений (165).

Возможность проявления больших мышечных усилий в эксцентрических сокращениях привлекала внимание исследователей к этому режиму, в частности, с точки зрения силовой тренировки (170, 149). Однако в большинстве случаев этот режим не дает преимущества в развитии силы по сравнению с концентрическим или изометрическим (табл.5). Даже в случае большего прироста силы эксцентрический режим вызывает побочные эффекты (мышечную боль), поэтому использование его должно сочетаться с концентрическим и изометрическим сокращениями (163).

Тренировка в эксцентрическом режиме может приводить к увеличению силы не только агонистов, но и антагонистов. Например, через 8 недель тренировки сгибателей предплечья в эксцентрическом режиме сила агонистов увеличилась (в концентрическом, эксцентрическом и изометрическом сокращениях) на 42,8; 22,9 и 40,3%, а антагонистов - на 30,9; 16,7 и 26,4% соответственно (238). Это вызвано тем, что при тренировке агонистов в эксцентрическом режиме антагонисты также были активными (238).

2.5. Влияние предварительного растягивания активных мышц на эффективность положительной работы

Учитывая факты, приведенные в разделе 2.2, можно предположить, что предварительное растягивание активной мышцы повышает механическую эффективность последующего концентрического сокращения. Действительно:

- 1) в ПОУК запасается дополнительное количество энергии упругой деформации, освобождаемой при укорочении;
- 2) статический эксцесс силы сдвигает кривую сила - скорость укорочения мышцы вправо, что позволяет выполнять большую механическую работу; причем на поддержание эксцесса силы требуется мало метаболических затрат (не больше, чем в изометрическом случае);
- 3) растягивание активной мышцы также не вызывает значительных метаболических затрат (см. разделы 2.2 и 3.2).

Таблица 5

Влияние тренировки в эксцентрическом (ЭКЦ), изометрическом (ИЗОМ) и концентрическом (КОНЦ) режимах на прирост изометрической силы

Испытуемые	Мышечная группа. Тренировка	ЭКЦ	КОНЦ	ИЗОМ	Источник
16, м	4-главая мышца бедра. 7 недель, 30 максимальных сокращений в день	9,2 кг	12,1 кг	-	(175)
6 м, 4 ж	Правый сгибатель предплечья. 36 дней, 10 максимальных сокращений в день (ИЗОМ и ЭКЦ), КОНЦ - педалирование на велоэргометре (мощность 926-1545 кДж/мин)	0% %	23% 12%	13% 0%	(60)
15, м	Разгибатели ног Разгибатели рук 13 недель, 2 раза в неделю по 2 часа	53,6 6,4 кг	51,9 8,8 кг	-	(236)
11, м	Сгибатели правого предплечья. 5 недель, 5 дней в неделю, максимальное число повторений	3,0%	-	3,2%	(141)
26, м	Трехглавая мышца плеча. 30 дней, 5 дней в неделю, 2 серии по 5 повторений в день	10,0 кг	8,7 кг	-	(179)
21, м и ж	Сгибатели кисти. 10 дней, 5 максимальных сокращений в день	34,5%	-	50,2%	(193)
9, м	Разгибатели ног. 8 недель, 3 раза в неделю, 10 повторения в тренировку, 80% от максимального усилия	24,7 кг	22,9 кг	-	(149)
31, м	Сгибатели предплечья. 7 недель, 4 раза в неделю, 6 максимальных сокращений в каждой тренировке	2,7 кг	1,96 кг	-	(163)

В ряде движений человека - беге (82,78,174,268,42 и др.), подпрыгиваниях на носках (250) механическая эффективность составляет 35-70%. Эти величины превышают максимальную эффективность положительной работы человека ~ 25% (185) - 29% (256) и изолированной мышцы ~ 20% (259). В большинстве случаев причину этого связывают с запасанием энергии упругой деформации в растянутых мышцах. По оценкам ряда авторов вклад ее в общие механические энергозатраты (W_{tot}) составляет 35-53% W_{tot} в беге (82,42), 40-65% в прыжках кенгуру (32,77), 27-34% в приседаниях (251,42,6), 30-54% в подскоках на месте (250,65), 23% в ходьбе (42). Прирост эффективности, вызванный предварительным растягиванием мышц, увеличивается с уменьшением паузы между эксцентрическим и concentрическим сокращениями (187,251,2), с увеличением амплитуды (δ), скорости движения (79,117,6) и активности мышц (δ).

2.6. Электромеханическая задержка в эксцентрических сокращениях

Электромеханическая задержка (ЭМЗ) (период времени от начала электрической активности мышцы до ее механического ответа) состоит из четырех частей: 1) распространения потенциала действия, 2) освобождения кальция из саркоплазматического ретикулума, 3) образования поперечных мостиков между актиновыми и миозиновыми филаментами и развития силы контракционным элементом, 4) растягивания последовательной упругой компоненты. Последняя фаза, очевидно, наиболее продолжительна.

ЭМЗ для разных типов сокращений неодинакова. Например, для сгибателей предплечья она составляет: 49,4 мс в эксцентрическом сокращении, 53,9 мс - в изометрическом, 55,4 мс - в concentрическом (85). Более короткая ЭМЗ в эксцентрическом сокращении вызвана, видимо, тем, что ПСУК растягивается с двух сторон - внешней силой и контракционным компонентом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Амар Е. Человеческая машина. - М., 1932.
2. Аруин А.С., Юлков Н.И., Защорский В.М., Райцин Л.М., Ширковец Е.А. Физиология человека, 1977, т.3, с.519.
3. Аруин А.С., Защорский В.М. Биомеханические свойства мышц и сухожилий. - М.: ГЮЛИК, 1981.
4. Аруин А.С., Защорский В.М., Пановко Г.Я., Райцин Л.М. Физиология человека, 1978, т.4, с.1072-1079.
5. Аруин А.С., Прилуцкий Б.И. Физиология человека, 1985, т.11, с.12-17.
6. Аруин А.С., Прилуцкий Б.И., Райцин Л.М., Савельев И.А. Физиология человека, 1979, т.5, с.589-599.
7. Гальсевич В.К. Исследование основных параметров движений в беге на скорость и некоторые пути совершенствования в технике бегунов на короткие дистанции. Дис. ... канд.пед. наук. Л., 1963.
8. Берштейн Н.А. Исследования по биодинамике локомоции. - М.-Л., 1935.
9. Верхованский Ю.В. - Теория и практика физической культуры, 1970, № 12, с.8.
10. Гуринкель В.С., Оганов В.С., Рахманов А.С., Козлова В.Г., Магедов В.С. - В кн.: Тезисы докладов 2-й Всесоюзной конференции по проблемам биомеханики, 1979, с.161-163.
11. Защорский В.М., Аруин А.С., Седуянов В.Н. Биомеханика двигательного аппарата человека. - М.: ФИС, 1981.
12. Защорский В.М. и др. Биомеханические основы выносливости. - М.: ФИС, 1982.
13. Звизгин Н.В., Коробков А.В., Лехман Я.Б., Эголинский И.А., Яроцкий А.И. Физиологические основы физической культуры и спорта. - М.: ФИС, 1955.
14. Козлов И.М. Биомеханические факторы организации движений у человека. Автореф. докт.дис. - Л., 1984.
15. Райцин Л.М. Влияние положения тела на проявление и тренировку силовых качеств. Автореф. канд.дис. - М., 1972.
16. Ратов И.П. Исследование спортивных движений и возможностей управления изменением их характеристик с использованием технических средств. Автореф. докт.дис. - М., 1972.

17. Тьпа В.В. и др. - В кн.: Биомеханические основы технического мастерства в легкой атлетике. - М.: ГЦОЛИФК, 1980, с.38-44.

18. Тьпа В.В. и др. - В кн.: Биомеханические основы технического мастерства в легкой атлетике. - М.: ГЦОЛИФК, 1980, с.4-28.

19. Тьпа В.В. и др. - Теория и практика физической культуры, 1981, к 4, с.14-16.

20. Тьпа В.В. и др. Биомеханика спринтерского бега. - М.: ГЦОЛИФК, 1981.

21. Тьпа В.В. и др. - Теория и практика физической культуры, 1982, к 2, с.11-14.

22. Тьпа В.В., Травин Е.Г., Гусейнов Ф.А., Рябищев Ф.П. Теория и практика физической культуры, 1982, к 4, с.20-23.

23. Abbott B.C., Aubert X.M. - Proc. Roy. Soc., 1951, B, V.139, 104-117.
24. Abbott B.C., Aubert X.M. - J. Physiol., 1952, V.117, 77-86.
25. Abbott B.C., Aubert X.M., Hill A.V. - Proc. Roy. Soc., 1951, B, V. 139, 86-104.
26. Abbott B.C., Bigland B. - J. Physiol., 1952, V.117, N 3, pp. 17-18.
27. Abbott B.C., Bigland B. - J. Physiol., 1953, V.120, 319-325.
28. Abbott B.C., Bigland B., Ritchie I.M. - J. Physiol., 1952, V.117, 380-390.
29. Abbott B.C., Lowy I. - Proc. Roy. Soc., 1956, B, V.146, 281-288.
30. Abreham W.M. - Med. Sci Sports, 1977, V.9, 11-20.
31. Abramson E. - Arbeitsphysiol., 1928; 29, V.1, 480-502.
32. Alexander R. McN, Vernon A. - J.Zool. (Lond.), 1975, V.177, 265-303.
33. D'Angelo E., Torelli G. - J.Appl. Physiol., 1971, V.30, 116-121.
34. Arcan M., Brull M.A., Scholten R., Rohrle H. - S.African Mech. Eng., 1978, V.28, 231-237.
35. Armstrong B.W., Holcombe H.H., Workman J.M. - Am. J. Physiol., 1966, V.211, N 5, 1264-1268.
36. Ashton T.E., Singh M. - Res. Q.. 1975, V.46, N 3, 282-286.
37. Asmussen E. - Acta Physiol. Scand., 1953, V.28, N 4, 364-382.
38. Asmussen E. In: Ergonomics Society Symposium on Fatigue (eds. W.F.Floyd and A.T.Welford). London: Levis, 1953, 77-83.
39. Asmussen E. - Acta Rheum Scand., 1956, V.2, 109-116.
40. Asmussen E. - Circulat. Res. Suppl., 1967, V.20, 132-145.

41. Asmussen E., Bonde-Petersen F. - Acta Physiol.Scand., 1974, V.91, 385-392.
42. Asmussen E., Bonde-Petersen F. - Acta Physiol. Scand., 1974, V.92, 537-545.
43. Asmussen E., Bonde-Petersen F., Jørgensen K. - Acta Physiol. Scand., 1976, V.96, 83-93.
44. Asmussen E., Hansen O., Lammert O. - Communications from the testing and observation institute of Danish National Association for Infantile Paralysis, 1965, N 20.
45. Asmussen E., Sorensen. - Trav.Hum., 1971, t.34, N 1. 147-156
46. van Atteveldt H., Crowe A. - J.Biomech., 1980, V.13, 323-331
47. Aubert X, Marechal G. - J. Physiol. (Paris), 1963, V.55, 186-187.
48. Aubert X., Roquet M.L., Van der Elst I. - Arch Internationales de Physiol., 1951, V.LIX, Fasc. 2, 239-241.
49. Bahler A.S. - Am. J. Physiol., 1967, V.213, N 6, 1560-1564.
50. Benedict F.G., Parmenter H.S. - Am. J.Physiol., 1928, V.84, 675-698.
51. Banerjee S., Barua A., Chosh A. - J. Appl. Physiol., 1971, V.16, 164-166.
52. Banerjee S., Sen R.N., Acharya K.N. - J. Appl. Physiol., 1959, V.14, 625-628.
53. Bergsl D.H., Brown M.C., Butler R.G., Zacks R.M. - J. Physiol 1972, V.225, 21-22 pp.
54. Basmajian J.V. Muscles Alive their functions revealed by electromyography. Baltimore, 1962, p.221.
55. Bethe A. - Pflügers Archiv f.d. dee Physiol., 1929. Bd.222, 334-349.

56. Bigland B., Lippold O.C.J. - J. Physiol., 1954, V.123, 214-224.
57. Bigland-Ritchie B., Graichen H., Woods J.J. - J. Appl. Physiol., 1973, V.35, N 5, 739-740.
58. Bigland-Ritchie B., Woods J.J. - J. Physiol., 1976, V.260, N 2, 267-277.
59. Bobst T., Jaskolski E., Nowacki Z. - J. Biomech., 1980, V.13, 135-138.
60. Bonde-Petersen F. - Acta Physiol. Scand., 1960, V.48, 406-416.
61. Bonde-Petersen F. - Int. Z. angew. Physiol., 1969, V.27, 133-137.
62. Bonde-Petersen F., Henriksson J., Knuttgen H.G. - Acta Physiol. Scand., 1973, V.88, 564-570.
63. Bonde-Petersen F., Knuttgen H.G., Henriksson J. - J. Appl. Physiol., 1972, V.33, 792-795.
64. Bonde-Petersen F., Nielsen B., Nielsen S.L., Vanggaard L. - Acta Physiol. Scand., 1970, V.79, 10A.
65. Bosco C. - Studies in sport, physical education and health, 1982, V.15, 1-64.
66. Bosco C., Komi P.V. - Eur. J. Appl. Physiol., 1979, V.41, 275-284.
67. Bosco C., Komi P.V. - Acta Physiol Scand., 1979, V.106, 467-472.
68. Bosco C., Komi P.V. - Eur. J. Appl. Physiol., 1980, V.45, 209-219.
69. Bosco C., Komi P.V., Ito A. - Acta Physiol. Scand., 1981, V.111, 135-140.
70. Bosco C., Pittera C. - Leistungssport, 1982, v.12, 36-39.

71. Gajazzo A., Figura F., Lso T., Marchetti M. - In: Biomechanics VI-A (Eds. by E.Asmussen, K.Jørgensen). University Park Press, Baltimore, 1978, 272-279.
72. Carlson F.D., Wilkie D.R. Muscle physiology. Englewood, Prentice Hall, 1974.
73. Cavagna G.A. - J. Physiol., 1970, V.206, 257-262.
74. Cavagna G.A., Citterio G. - J. Physiol., 1974, V.239, 1-14.
75. Cavagna G.A., Citterio G., Jacini P. - J. Physiol., 1975, V.251, pp.65-66.
76. Cavagna G.A., Dusman B., Margaria R. - J. Appl. Physiol., 1968, V.24, 21-32.
77. Cavagna G.A., Heglund N.C., Taylor C.R. - Am. J. Physiol., 1977, V.233, N 5, R243-R261.
78. Cavagna G.A., Kaneko M. - J. Physiol, 1977, V.268, 467-481.
79. Cavagna G.A., Komarek L., Mazzoleni S. - J. Physiol., 1971, V.217, 709-721.
80. Cavagna G.A., Margaria R. - J. Appl. Physiol., 1966, V.21, 271-278.
81. Cavagna G.A., Saibene F.P., Margaria R. - J. Appl. Physiol., 1963, V.18, 1-9.
82. Cavagna G.A., Saibene F.P., Margaria R. - J. Appl. Physiol., 1964, V.19, 249-256.
83. Cavagna G.A., Saibene F.P., Margaria R. - J. Appl. Physiol., 1965, V.20, 157-158.
84. Cavagna G.A., Thys H., Zamboni A. - J. Physiol., 1976, V.262, 639-657.
85. Cavanagh P.R., Komi P.V. - Eur. J. Appl. Physiol., 1979, V.42, 159-163.

86. Chao E.Y., An K.N. - J. Eng. Mech. Div. Proc. Amer. Soc. Civ. Eng., 1978, V.104, 255-272.
87. Chauveau M.A. - Compt. Rend. des seances de l'acad. des Sciences, 1896, t.122, 58-64.
88. Chauveau M.A. - Compt. Rend. des seances de l'acad. des Sciences, 1896, t.122, 113-120.
89. Chauveau M.A. L'energie depensee par le travail interieur des muscles dans leurs divers modes de contraction. Gauthier-Villars edit, Paris, 1904, V.1, 52 p.
90. Chauveau M.A. - Compt. Rend. des seances de l'acad. des Sciences, 1901, t.132, 194-201.
91. Close R.I. - Physiol. Rev., 1972, V.3, 129-197.
92. Chockaert J.C. - Eur. J. Appl. Physiol., 1978, V.39, 181-189.
93. Curtin N.A., Davies R.E. - Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol., 1972, V.37, 619-626.
94. Curtin N.A., Davies R.E. - J. Mechanochem. Cell Motility, 1975, V.3, 147-154.
95. Curtin N.A., Woledge R.C. - J. Physiol., 1979, V.297, 539-550.
96. Davies C.T.M. - J. Appl. Physiol., 1980, V.48, N 4, 702-709.
97. Davies C.T.M., Barnes C. - Ergonomics, 1972, V.15, 3-14.
98. Davies C.T., Barnes C. - Ergonomics, 1972, V.15, 121-131.
99. Davies C.T.M., Sargeant A.J., Smith B. - Eur. J. Appl. Physiol., 1974, V.32, N 3, 187-194.
100. Davies C.T.M., White M.J. - Pflügers Arch., 1981, V.392, 168-171.
101. Dietz V., Schmidtbleicher D., Noth J. - J. Neurophysiol., 1979, V.49, 1212-1222.
102. Doss W.S., Karpovich P.V. - J. Appl. Physiol., 1965, V.20, 351-353.

103. Edman K.A.P., Elzinga G., Noble M.I.M. - J. Physiol., 1976, V.258, 95p-96p.
104. Edman K.A.P., Elzinga G., Noble M.I.M. - J. Physiol., 1978, V.280, 35p-36p.
105. Edman K.A.P., Elzinga G., Noble M.I.M. - J. Physiol., 1978, V.281, 139-155.
106. Elftman H. - Am. J. Physiol., 1939, V.125, 339-356.
107. Elftman H. - Biol. Symp., 1941, V.3, 191-209.
108. Eloranta V., Komi P.V. - Electromyogr. and Clin. Neurophysiol., 1980, V.20, 159-174.
109. Fenn W.O. - J. Physiol., 1923, V.58, 175-203.
110. Fenn W.O. - J. Physiol., 1924, V.58, 373-395.
111. Flitney F.W., Hirst D.G. - J. Physiol., 1975, V.251, 66p-68p.
112. Ford L.E., Huxley A.F., Simmons R.M. - J. Physiol., 1974, V.240, 42p-43p.
113. Fowler W.S., Crowe A. - Am. J. Physiol., 1976, N 5, 1349-1355.
114. Friden J. - Int. J. Sport. Med., 1984, V.5, 57-66.
115. Frigo C., Pedotti A. - In: Biomechanics VI-A (Eds. by E. Assmusen, K. Jørgensen) University Park Press, Baltimore, 1978, 355-360.
116. Frigo C., Pedotti G.C. - In: Proc. Int. Cong. of Sport Sciences, Edmonton, 1978.
117. Fukunaga T., Matsuo A. - Ergonomics, 1981, V.24, 765-772.
118. Gaesser G.A., Brooks G.A. - J. Appl. Physiol., 1975, V.38, 1132-1139.
119. Gillis J.M., Maréchal G. - J. Mechanochem. Cell Motility, 1974, V.3, 55-68.
120. Goldman Y.E., Simmons R.M. - J. Physiol., 1977, V.269, 55p-57 p.
121. Gollhofer A., Schidtbleicher D., Dietz V. - Int. J. Sports Med., 1984, V.5, 19-22.

122. Goslow G.E., Reinking R.M., Stuart D.G. - J. Morphol., 1973, V.141, 1-42.
123. Goubel F. - J. Physiol. (Paris), 1978, V.7#, 609-614.
124. Grieve D.W., Pheasant S., Cavanagh P.R. -/ In: Biomechanics VI-A (Eds. by E.Asmussen, K.Jorgensen). University Park Press, Baltimore, 1978, 405-412.
125. Growninshield R.D., Johnston R.C., Andrews J.G., Brand R.A. - J. Biomech., 1978, V.11, 75-85.
126. Harrington I.J. - Biomed. Engl., 1976, V.5, 167-172.
127. Hecckathorne G.W., Childress D.I. - Am. J. Phys. Med., 1981, V.60, 1-19.
128. Henriksson J., Knuttgen H.G., Bonde-Petersen F. - Ergonomics, 1972, V.15, 537-544.
129. Hesser G.M., Linnarsson D., Bjurstedt H. - Respir. Physiol., 1977, v.30, 51-67.
130. Hill A.V. - Proc. Roy. Soc., 1938, B, V.126, 136-195.
131. Hill A.V. - Proc. Roy. Soc., 1950, B, V.137, 273-280.
132. Hill A.V. - Lancet, 1951, V.2, 947-951.
133. Hill A.V. - The Time Review of the progress of Science, 1951, V.1, N 1, 13.
134. Hill A.V. - Science, 1960, V.131, 897-903.
135. Hill A.V. Trails and Trials in Physiology. London: E. Arnold, 1965.
136. Hill A.V., Howarth J.V. - Proc. Roy. Soc., 1959, B., V.151, 169-193.
137. Hill L. - J. Physiol., 1977, V.266, 677-685.
138. Hochmuth G. In: Biomechanics I. 1st Int. Seminar, Zurich, 1967, Karger, Basel/New York, 1968, 155-160.
139. Hof A.L., Geelen B.A., Van den Berg J.W. - J. Biomech., 1983, V.16, 523-537.

140. Hoffer J.A., Andreassen A. - J. Neurophysiol., 1981, V.45, 267-285.
141. Hollmann V.W., Hettinger T.H. - Sportarzt und Sportmedizin, 1969, V.20, 344-348.
142. Homsher E., Kean C.J. - Ann. Rev. Physiol., 1978, V.40, 93-131.
143. Hulsbosch M.A.M., Binkhorst R.A., Fothering H.T. - Eur. J. Appl. Physiol., 1981, V.47, 77-81.
144. Huxley A.F. - J. Physiol., 1974, V.243, 1-43.
145. Huxley A.F., Simmons R.M. - J. Physiol., 1971, V.218, pp59-69.
146. Infante A.A., Klaupik D., Davies R.E. - Science, 1964, V. 144, N 3626, 1577-1578.
147. Jewell B.R., Wilkie D.R. - J. Physiol., 1958, V.143, 515-540.
148. Johansson J. - Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz), 1901, V.11, 273.
149. Johnson B.L. - Med. Sci. Sports., 1972, V.4, 111-115.
150. Jones A. - Iron Man, 1973, V.34, 36.
151. Jones M., Watt D.G.D. - J. Physiol., 1971, V.219, 709-727.
152. Jørgensen K. - In: Biomechanica V-A (Ed. Komi P.V.). University Park Press, Baltimore, London, Tokyo, 1976, 145-151.
153. Jottard M., Flahgi L. - Arch Int. Physiol. Biochim., 1976, V.84, 892-894.
154. Joyce G.C., Rack M.H., Westbury D.R. - J. Physiol., 1969, V.204, 461-474.
155. Kamon E. - J. Appl. Physiol., 1970, V.29, 1-5.
156. Katz B. - J. Physiol., 1939, V.96, 45-64.
157. Klausen K., Knuttgen H.G. - Acta Physiol. Scand., 1971, V.83, 319-323.

158. Komarek L. - *Cs.fysiol.*, 1971, V.20, 483-486.
159. Komi P.V. - In: *Medicine and Sport*, V.8: *Biomechanics III* (Ed. E.Jokl), 224-229 (Karger, Basel, 1973).
160. Komi P.V. - In: *New developments in electromyography and Clinical neurophysiology*, ed. J.E. Desmedt, V.1, 596-606 (Karger, Basel, 1973).
161. Komi P.V., Bosco C. - In: *Biomechanics*, VI-A (Eds. by E. Assmusen, K.Jørgensen), University Park Press, Baltimore, 1978, 79-85.
162. Komi P.V., Bosco C. - *Med. Sci. Sports*, 1978, V.10, 261-265.
163. Komi P.V., Buskirk E.R. - *Ergonomics*, 1972, V.4, 417-434.
164. Komi P.V., Rusko H. - *Scand. J. Rehab. Med.*, 1974, Suppl.3, 121-126.
165. Komi P.V., Viitasalo J.T. - *Acta Physiol. Scand.*, 1977, V.100, 246-254.
166. Komi P.V., Viitasalo J.T., Vihko V., Rusko H. - *Research report from the department of biology of physical activity. University of Jyväskylä. Finland*, N 4, 1974.
167. Knuttgen H.G., Bonde-Petersen F., Klausen K. - *Med. Sci. Sports*, 1971, V.3, 1-5.
168. Knuttgen H.G., Klausen K. - *J.Appl.Physiol.*, 1971, V.30, 632-635.
169. Knuttgen H.G., Petersen F.B., Klausen K. - *Acta Paediat. Scand.*, 1971, Suppl., V.217, 42-46.
170. Kressley W.N. - *J. Am. Phys. Ther. Ass.*, 1963, V.43, 263-264.
171. Lewin A., Wyman J. - *Proc. Roy. Soc.*, 1927, B, V.101, 218-243.

172. Lichtneckert S.J.A., Thomson D.A., Akesson S.L. - Scand. J. Clin. Lab. Invest., 1969, V.24, 373-375.
173. Lichtneckert S.J.A., Thomson D.A., Colliander Y. - Scand. J. Clin. Lab. Invest., 1971, V.27, 201-205.
174. Lloyd B.B., Zacks. - J. Physiol., 1972, V.223, 355-363.
175. Logan G.A. - M.S. thesis. University of Illinois, 1952 (ЦИТ.ПО Rasch P.J., 1974).
176. Luntaner P. - Studies in sport physical education and health (University of Jyvaskyla, Jyvaskyla), 1980, N 13, 1-58.
177. Luhtanen P., Komi P.V. - Eur. J. Appl. Physiol., 1978, V.38, 41-48.
178. Luhtanen P., Komi P.V. - Eur. J. Appl. Physiol., 1980, V.44, 279-289.
179. Mannheimer J.S. - Physiol. Ther., 1969, V.49, 1201-1207.
180. Marechal G. - Arch. Int. Physiol Biochim., 1964, V.72, 306-309.
181. Marechal G., Le Metabolisme de la Phosphorylcreatine et de l'Adenosine Triphosphate durant la Contraction Musculaire. Brussels: Editions Arsica, 1964, 1-184.
182. Maréchal C., Backers - Bleux G. - J. Physiol. (Paris), 1965, V.57, 652-653.
183. Marechal G., Mommaerts W.F.H., Serayadarian K. - J. Mechanochem. Cell. Motility, 1974, V.3, 39-51.
184. Margaria R. - Atti Reale Acc. Naz. Lincei, 1938, V.7, 299-368.
185. Margaria R. - Int. Z. Angew. Physiol., 1968, V.25, 339-351.
186. Margaria R. - Biomechanics and energetics of muscular exercise. Clarendon Press Oxford, 1976.

187. Margaria R.G., Cavague G.A., Saibene F.P. - *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, 1963, V.34, 1815-1816.
188. Maxwell J.H., Bloor C.M.- *Enzyme*, 1981, V.26, 171-181.
189. McGlynn G.H., Laughlin N.T., Vivienne B.S. - *Am. J. Phys. Med.*, 1979, V.58, 139-148.
190. McCrorey H.L., Gale H.H., Alpert N.R. - *Am. J. Physiol.*, 1966, V.210, 114-120.
191. Miyamura M., Folgering H.T., Binkhorst R.A., Smoldors F.D.J., Kreuzer F. - *Pflugers Arch.*, 1976, V.364, 7-15.
192. Mohod H., Scherrer J. - In: *Medicine and Sport, Vol.8: Biomechanics III*, Karger, Basel, 1973, 261-267.
193. Moore J.C. - *Arch. Phys. Med. Rehab.*, 1971, V.52, 264-269.
194. Morrison J.B. - *Biomed. Engng.*, 1968, V.4, 164-170.
195. Morrison J.B. - *J. Biomech.*, 1970, V.3, 431-451.
196. Morrison J.B. - *J. Biomech.*, 1970, V.3, 51-61.
197. Müller E.M. - *Arbeitsphysiol.*, 1953, V.15, 196-200.
198. Müller E., Hettinger T. - *Ztschr. Orthop.*, 1952, V.83, 132-137.
199. Müller E., Hettinger T. - *Z. Orthop.*, 1952, V.81, 525.
200. Nadel E.R., Bergh H., Saltin B. - *J. Appl. Physiol.*, 1972, V.33, 553-558.
201. Nagle F.J., Balke B., Naughton J.P.- *J. Appl. Physiol.*, 1965, V.20, 745-748.
202. Newham D.J., Mills K.R., Quigley B.M., Edwards R.H.T. - *Clin. Sci.*, 1983, V.64, 55-62.
203. Nielsen B. - *Acta Physiol. Scand.*, 1966, V.68, 215-227.
204. Nielsen B. - *Acta Physiol. Scand., Suppl.*, 1969, V.323, 1-74.
205. Nielsen B., Nielsen S.L., Bonde-Petersen F. - *Acta Physiol., Scand.*, 1972, V.85, 249-257.

206. Nissan M. - J. Biomech., 1980, 375-381.
207. Nissan M. - Engng. Med., 1981, V.10, 39-43.
208. Norman R.W., Sharratt M.T., Pezzack J.C., Noble E.G. - In: Biomechanics V-B (Ed. P.V.Komi). University Park Press, Baltimore. London. Tokyo, 1975, 87-93.
209. Olson V.L., Smidt G.L., Johnston R.C. - Phys. Ther., 1972, V.52, 149-157.
210. Orsini D., Passmore R. - J. Physiol., 1951, V.115, 95-100.
211. Pahud P., Ravussin E., Acheson K.J., Jequier E. - J. Appl. Physiol., 1980, V.49, 16-21.
212. Pandolf K.B., Kamon E., Noble B.J. - J. Sports Med., 1978, V.18, 227-236.
213. Parmley W.W., Yeatman L.A., Sonnenblick E.H. - Am. J. Physiol., 1970, V.219, 546-550.
214. Pasquier P.E., Monod H. - Trav.Hum., 1966, V.22, 323-328.
215. Passmore R., Durnin J.V.G.A. - Physiol. Rev., 1955, V.35, 801-840.
216. Paul J.P. Biomechanics and related bioengineering topics. Pergamon. Edinburgh, 1965.
217. Pedotti A. - Biol. Cybernetics, 1977, V.26, 53-62.
218. Pedotti A., Krishnan V.V., Stark L. - Math. Biosc., 1978, V.38, 57-76.
219. Pierrynowski M.R., Winter D.A., Norman R.W. - Ergonomics, 1980, V.23, 147-156.
220. Pennycook C.J. - J. Exptl. Biol., 1964, V.41, 113-118.
221. Quanbury A.O., Winter D.A., Reimer G.D. - J. Hum. Movement Studies, 1975, V.1, 59-69.
222. Back M.H., Westbury D.R. - J. Physiol., 1974, V.240, 331-350.

223. Ralston H.J., Lukin L. - Ergonomics, 1969, V.12, 39-46.
224. Resch P.J. - Amer. Corr. Ther. J., 1974, V.28, 77-78, 90-94.
225. Reilly D.T., Martens M. - Acta orthop. Scandinav., 1972, V.43, 126-137.
226. Richardson M. - J. Appl. Physiol., 1966, V.21, 1078-1082.
227. Robertson G.E., Winter D.E. - J. Biomech., 1980, V.13, 845-854.
228. Rodgers K.L., Berger R.A. - Med. Sci. Sports., 1974, V.6, 253-259.
229. Röhrle H., Scholten R., Sigolotto C., Sollbach W., Kellner H. - J. Biomech., 1984, V.17, 409-424.
230. Seadat M.M. Diss. Dokt. Maschinenw., Hannover, 1979, 1-110.
231. Scherrer J., Bourguignon A, Marty K. - J. Physiol.(Paris), 1957, v.49, N 1.
232. Schwane J.A., Jobinson S.R., Vandenaeker C.B., Armstrong R. B. - Med. Sci. Sports Exer., 1983, V.15, 51-56.
233. Seirec A., Arvikar R.J. - J. Biomech, 1975, V.8, 89-102.
234. Seireg A., Gray W. - J. Bioeng., 1978, V.2, 159-166.
235. Seliger V., Dolejs L., Karas V. - Eur. J. Appl. Physiol., 1980, V.45, 235-244.
236. Seliger V., Dolejs L., Karas V., Pachlopnikova I. Int. Z. angew. Physiol., 1968, V.26, 227-234.
237. Siefman M.J., Butler T.M., Mooers S., Davies R.E. - Science, 1976, V.191, 383-385.
238. Sing M., Karpovich P.V. - J. Appl. Physiol., 1966, V.21, 1435-1437.
239. Sing M., Karpovich P.V. - J. Appl. Physiol., 1967, V.23, 742-745.

240. Smiles K.A., Robinson L. - *J. Appl. Physiol.*, 1971, V.30, 409-412.
241. Snellen J.W. - *Acta Physiol. Pharmacol. Neerl.*, 1967, V.14, 363.
242. Sonnenblick E.H. - *Am. J. Physiol.*, 1964, V.207, 1330-1338.
243. Sugi H. - *J. Physiol.*, 1972, V.225, 237-253.
244. Sugi H., Tameyasu T. - *Experientia*, 1979, V.35, 227-228.
245. Sugi H., Tsuchiya T. - *J. Physiol.*, 1979, V.288, 635-648.
246. Talag T.S. - *Res. Q.*, 1973, V.44, 458-469.
247. Tameyasu T., Sugi H. - *J. Exp. Biol.*, 1976, V.64, 497-510.
248. Tameyasu T., Sugi H. - *Experientia*, 1979, V.35, N 2, 210-211.
249. Thomson D.A. - *Scand. J. Clin. Lab. Invest.*, 1971, V.27, 193-200.
250. Thys H., Cavagna G.A., Margaria R. - *Pflügers Arch.*, 1975, V.354, N 3, 281-286.
251. Thys H., Faraggiana T., Margaria R. - *J. Appl. Physiol.*, 1972, V.32, N 4, 491-494.
252. Toft R., Berme N. - *J. Biomech.*, 1980, V.13, 353-360.
253. Viitasalo J.T., Bosco C. - *Eur. J. Appl. Physiol.*, 1982, V.48, 253-261.
254. Walmsley B., Hodgson J.A., Burke R.E. - *J. Neurophysiol.*, 1978, V.41, 1203-1216.
255. Wells J.B. - *J. Physiol.*, 1963, V.178, 252-269.
256. Whipp B.J., Wasserman K. - *J. Appl. Physiol.*, 1969, V.26, 644-648.
257. Whiting W.C., Gregor R.J., Roy R.R., Edgerton V.R. - *J. Biomech.*, 1984, V.17, 685-694.

258. Wilkie D.R. - J. Physiol., 1956, V.134, 527-530.
259. Wilkie D.R. - Prog.Biophys. Chem., 1960, V.10, 259-298.
260. Wilkie D.R. - J. Physiol., 1968, V.195, 157-183.
261. Winter D.A. - Clin. Orthop. Relat.Pas., 1983, V.175, 147-154.
262. Winter D.A. - J. Biomech., 1983, V.16, N 1, 91-97.
263. Winter D.A., Quanbury A.O., Reimer G.D. - In: Biomechanics V+A (Ed. P.V.Komi). Baltimore, London, Tokyo, 1975, 334-340.
264. Winter D.A., Quanbury A.O., Reimer G.D. - J. Biomech., 1976, V.9, 253-257.
265. Wood G.A., Marshall R.N., Anglim J., Strauss G.R. - In: IV Meeting of the European Society of Biomechanics. Davos, Switzerland. September, 1984, 1-10.
266. Yamazaki N., Ishida H., Kimura T., Okada M. - J. Hum. Evol., 1979, V.8, 337-349.
267. Yousef M.K., Dill D.B., Freeland D.V. - J.Appl. Physiol., 1972, V.33, 337-340.
268. Zacks R.M. - Int. Z. angew. Physiol., 1973, V.31, 249-258.
269. Zarrugh M.Y. - J. Biomech., 1981, V.14, 157-165.