

Vpliv ekscentrične vadbe na strukturne spremembe človeške skeletne mišice

Effect of eccentric exercise of structural changes in human skeletal muscle

Jana Hočevar¹, Alan Kacin¹

IZVLEČEK

Uvod: Telesna vadba s prevladujočim deležem ekscentričnih mišičnih kontrakcij (ekscentrična vadba) naj bi spodbudila večji prirast mišične mase in jakosti kot običajna vadba proti upor. Mehanizmi delovanja ekscentrične vadbe še niso v celoti pojasnjeni; predvideva se, da imajo pomembno vlogo mikropoškodbe, ki izzovejo naknadno ojačitev tkiva. Namen članka je pregledati objavljene dokaze o vplivu ekscentrične vadbe na spremembo strukture skeletnih mišic pri ljudeh. **Metode:** Literaturo smo iskali v podatkovnih zbirkah PubMed in Cochrane Library z uporabo kombinacije ključnih besed v angleškem jeziku. Vključili smo raziskave, ki so proučevale zdrave odrasle ljudi. **Rezultati:** V pregled literature je bilo vključenih devet poročil o raziskavah, ki so proučevale strukturne spremembe po enkratni vadbeni enoti ali po nekajtedenski ekscentrični vadbi. Ugotovljene so bile pomembne spremembe prečnega preseka in debeline mišice, dolžine in kota fasciklov, prostornine in vsebnosti vode v mišici, anabolizma mišičnih proteinov ter strukture T-tubulov. **Zaključki:** Enkratna ekscentrična preobremenitev mišice povzroči mikro poškodbe celic, dlje časa trajajoča ekscentrična vadba pa povzroči trajne izboljšave mišične strukture in hipertrofijo skeletne mišice. Za oblikovanje trdnih zaključkov je potrebno več metodološko primerljivih raziskav, narejenih na večjih vzorcih.

Ključne besede: telesna vadba, ekscentrična mišična kontrakcija, presek mišičnih vlaken, mikrostruktura skeletne mišice, zapoznela mišična bolečina.

ABSTRACT

Introduction: Exercise training comprised of predominantly eccentric muscle contractions (eccentric exercise) is supposed to elicit higher gains in muscle mass and strength than standard resistance training. Mechanisms of eccentric exercise are not yet fully understood; it is assumed that microtrauma plays a key role in triggering subsequent reinforcement of tissue. The purpose is to review published evidence on the influence of eccentric exercise on skeletal muscle structure in humans. **Methods:** We searched for research reports published in English language in PubMed and Cochrane Library databases. The review was limited to studies performed on healthy adult human subjects. **Results:** Nine articles reporting structural changes of skeletal muscles after either a single bout of eccentric exercise or prolonged training programme were included in the review. Significant changes in muscle cross-section area, thickness, fascicle length and angle, oedema, anabolism of muscle proteins and changes in T-system structure were reported. **Conclusions:** A single bout of eccentric muscle overload causes microtrauma to the cells, whereas prolonged eccentric training leads to lasting improvements in skeletal muscle structure and hypertrophy. More methodologically comparable studies conducted on larger samples are needed to draw definite conclusions in this regard.

Key words: physical exercise, eccentric muscle contraction, cross section of muscle fibers, skeletal muscle microstructure, effect of exercise.

¹ Univerza v Ljubljani, Zdravstvena fakulteta Ljubljana

Korespondenca/Correspondence: izr. prof. dr. Alan Kacin, dipl. fiziot.; e-pošta: alan.kacin@zf.uni-lj.si

Prispelo: 7.10.2021
Sprejeto: 22.11.2021

UVOD

Ekscentrična kontrakcija skeletne mišice nastane, ko zunanja sila na mišico preseže silo zavestne kontrakcije v danem trenutku. To ima za posledico podaljševanje mišice ob hkratni aktivnosti motoričnih enot in s tem povečano absorpcijo mehanske energije v tkivu (1). Funkciji ekscentričnih kontrakcij sta predvsem amortizacija sile teže in nadzorovano upočasnjevanje gibajočih se telesnih segmentov. Ekscentrična vadba je vrsta strukturirane telesne vadbe, pri kateri vadeči izvaja pretežno ali izključno ekscentrične kontrakcije. Zaradi dokazanih pozitivnih vplivov, ki jih ima na mišično kontraktibilnost in natezno trdnost vezivnega tkiva (2, 3), jo vse pogostejše vključujemo v programe fizioterapije po poškodbah in kirurških posegih na mišično-skeletnem sistemu. Mehanizmi prilagoditve skeletne mišice na ekscentrično vadbo še niso popolnoma pojasnjeni. Kot kaže, je pojav zapoznele mišične bolečine tesno povezan z obsegom ekscentrične (pre)obremenitve tkiva. Zapoznala mišična bolečina je po ekscentrični vadbi namreč intenzivnejša kot po koncentrični vadbi (4). To je najverjetneje pokazatelj procesa celjenja mikropoškodb mišične strukture, ki v vnetni fazi povzroča zapoznelo mišično bolečino in poslabša kontraktibilnost (5), v nadaljevanju pa okrepi strukturo mišičnih celic in jih naredi odpornejše na prihodnje obremenitve (6). Z razvojem merilnih metod imamo danes več možnosti za proučevanje makroskopske in mikroskopske strukture človeške skeletne mišice. Za ocenjevanje makroskopskih sprememb v velikosti mišice se uporabljajo zlasti neinvazivne slikovne tehnike, in sicer najpogostejše jedrska magnetna resonanca (angl. nuclear magnetic resonance imaging – MRI) in ultrazvok, za proučevanje mikrostrukturnih sprememb pa igelna biopsija mišice in naknadne *ex-vitro* metode analize celičnih in molekularnih sprememb (7). Namen članka je pregledati in analizirati objavljene dokaze o spremembah makro in mikro strukture človeške skeletne mišice po intenzivni ekscentrični vadbi.

METODE

Iskanje literature je potekalo septembra, oktobra in novembra 2020. Iskani so bili članki v podatkovnih zbirkah PubMed in Cochrane Library. Uporabljene so bile naslednje angleške ključne besede oziroma

njihova kombinacija: »muscle OR muscle fibre OR muscle bundle OR sarcomere« AND »architectural changes OR mechanical changes OR structure changes OR morphologic changes« AND »eccentric exercise OR eccentric training OR eccentric contraction«.

Merila za vključitev v pregled so bili kontrolirani poskusi, izvedeni na zdravih odraslih. Intervencija je morala vključevati enkratno ali ponavljajočo se ekscentrično vadbo, poročane so morale biti strukturne spremembe mišičnega tkiva, izmerjene z uveljavljeno znanstveno metodologijo. Pregledali smo ustreznost vsebine glede na naslov in izvleček ter dostopnost do celotnega članka. Izključene so bile raziskave, ki so v vzorec vključile odrasle osebe, mlajše od 18 let in starejše od 65 let.

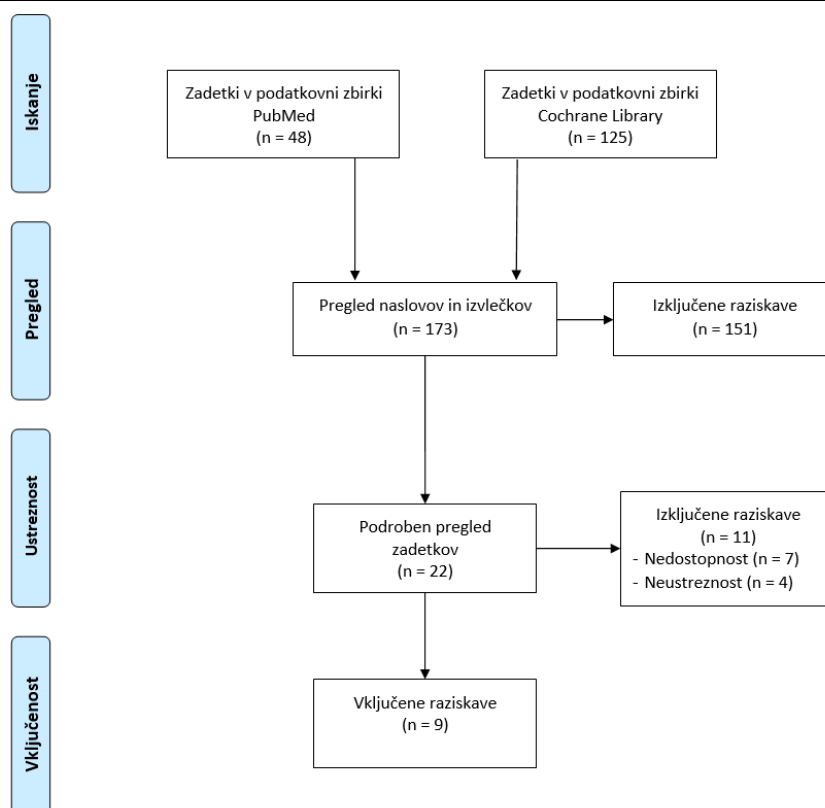
REZULTATI

Potek izbora literature je predstavljen z diagramom poteka PRISMA (8) na sliki 1. Najdenih je bilo 476 raziskav, po izključitvi dvojnikov in ob upoštevanju vključitvenih meril je bilo v pregled literature vključenih devet raziskav, objavljenih med letoma 1998 in 2017.

Pregled metodoloških lastnosti vključenih raziskav je prikazan v preglednici 1. Raziskave so obsegale od 12 (9) do 33 (10) preiskovancev. Povprečna starost preiskovancev v raziskavah se je gibala od 21 (12) do 29 let (13). Od pregledanih devetih raziskav so tri proučevale učinke enkratne vadbe (11, 13, 17), pet učinke večtedenskega vadbenega programa (9, 10, 12, 15, 16) in ena raziskava učinke obojega (14). Šest raziskav je vključevalo samo moške preiskovance (9, 11, 12, 14, 15, 16).

Morfološke spremembe skeletne mišice

Najpomembnejši rezultati raziskav o makroskopskih morfoloških spremembah mišic po ekscentrični vadbi so povzeti v preglednici 2. V treh raziskavah (12, 14, 16,) so hipertrofijo mišice ocenili s prečnim presekom mišice. Dve od teh raziskav sta pokazali statistično pomembno povečanje prečnega preseka mišice po večtedenski vadbi, izmerjen je bil z MRI (12, 14), v eni raziskavi pa niso zaznali spremembe prečnega preseka, sicer izmerjenega z ultrazvokom (16). Hipertrofijo so v dveh raziskavah (10, 15) ocenili iz debeline mišice, izmerjene z ultrazvokom. Blazevid in sodelavci (10) so izmerili statistično



Slika 1: Diagram poteka PRISMA za izbor literature

pomembno povečanje debeline m. vastus lateralis (distalni del) po petem tednu in v m. vastus medialis po desetem tednu vadbe (10). Timmins in sodelavci (15) po šesttedenski vadbi niso zaznali statistično pomembne razlike v debelini m. biceps femoris.

Dolžino in kot fasciklov so merili v treh vključenih raziskavah (10, 15, 16), in sicer v vseh treh z ultrazvokom. Timmins in sodelavci (15) so po šestih tednih vadbe ugotovili statistično pomembno povečanje dolžine fasciklov v m. biceps femoris. Tudi Blazevid in sodelavci (10) so po petih tednih vadbe zaznali tendenco povečanja dolžine fasciklov v m. vastus lateralis, vendar z nadaljevanjem vadbe sprememba ni bila več statistično pomembna. Nasprotno pa Foure in sodelavci (16) po štirinajsttedenski vadbi v m. triceps surae niso izmerili statistično pomembnega povečanja dolžine fasciklov. Podobno nekonstantne so tudi ugotovitve glede spremembe kota mišičnih fasciklov. Timmins in sodelavci (15) so po štirinajstih dneh vadbe izmerili statistično pomembno zmanjšanje kota fasciklov, ki je bila prisotna vse do konca

vadbenega programa. Nasprotno so Blazevid in sodelavci (10) po desetih tednih vadbe izmerili statistično pomembno povečanje kota fasciklov, vendar le pri m. vastus lateralis. Foure in sodelavci (16) statistično pomembne spremembe kota fasciklov niso zaznali.

Spremembe v T₂ relaksacijskem času magnetne resonance, ki je kazalec vsebnosti vode oziroma prisotnosti otekline v tkivu, so merili v dveh raziskavah (13, 17). Statistično pomembno podaljšanje T₂ relaksacijskih časov prvih 24 do 72 ur po vadbi so zaznali tako Sesto in sodelavci (13) kot tudi Black in McCully (17).

Spremembe celičnega skeleta

Najpomembnejši rezultati raziskav o mikrostrukturnih in molekularnih spremembah mišičnih vlaken po ekscentrični vadbi so povzeti v preglednici 2. Vse raziskave mišičnega citoskeleta (9, 11, 14) so proučevale biopsične vzorce mišice quadriceps femoris, ki so jih preiskovancem odvzeli pred vadbo in po njej. Cully in sodelavci (11) so s tridimenzionalnim modeliranjem fluorescentnih posnetkov mišičnih celic, narejenih

Preglednica 1: Metodološke značilnosti pregledanih raziskav

Avtorji	Mišična skupina	Velikost vzorca (n)	Intervencija	Meritve strukture mišice	Čas ocenjevanja
Cully et al. (11)	m. vastus lateralis	ES = 9 KS = 7	enkratna vadbena enota	struktura T-tubulov	pred, 24 h, 48 h in 6 dni po vadbi
Timmins et al. (15)	m. biceps femoris (dolga glava)	ES = 14, KS = 14	6-tedenski vadbeni program (3-krat na teden)	debelina mišice, dolžina in kot fasciklov	pred, 14., 21. in 42. dan vadbe in 28 dni po vadbi
Vissing et al. (14)	m. quadriceps femoris	ES = 19 (eksperimentalni in kontrolni spodnji ud)	enkratna vadbena enota in 12-tedenski vadbeni program (3-krat na teden) Z enim spodnjim udom so izvajali ekscentrično vadbo in z drugim koncentrično.	prečni presek, STARS protein, STARS mRNA	pred, 3 dni po spoznavni vadbi, 1, 3 in 5 h po enkratni vadbeni enoti in 1 dan po vadbenem programu
Foure et al. (16)	m. triceps surae	ES = 11 KS = 13	14-tedenski vadbeni program (2- do 3-krat natečen)	prečni presek, dolžina in kot fasciklov	pred vadbo in 1 teden po njej
Parcell et al. (9)	m. vastus lateralis	ES = 6 KS = 6	12-tedenski vadbeni program (3-krat na teden)	vsebnost desmina in distrofina	pred vadbo in po njej
Black, McCully (17)	m. quadriceps femoris	ES = 9 KS = 7	enkratna vadbena enota	oteklina mišice, T_2 relaksacijski čas MRI	pred vadbo in po njej
Sesto et al. (13)	supinatorji podlahti	ES = 9 KS = 8	enkratna vadbena enota	T_2 relaksacijski čas MRI	pred vadbo, 1 h in 24 h po njej
Blazevich et al. (10)	m. vastus medialis, m. vastus lateralis	ES = 11 KS = 19	10-tedenski vadbeni program (3-krat na teden)	prečni presek, debelina, dolžina in kot fasciklov, volumen mišice	pred vadbo, v 5. in 10. tednu vadbe ter 14 tednov po njej
Walker et al. (12)	m. gastrocnemius	ES = 8 KS = 8	5-tedenski vadbeni program (2-krat na teden)	prečni presek	pred vadbo in po njej

STARS – aktivator signalnih poti Rho v prečno progastih mišicah (angl. striated muscle activator of Rho signalling pathway), mRNA – informacijska ribonukleinska kislina (angl. messenger ribonucleic acid), MRI – magnetno resonančno slikanje, ES – eksperimentalna skupina, KS – kontrolna skupina.

s konfokalnim mikroskopom, proučevali spremembe v obliki T-tubulov v mišičnih vlaknih po ekscentrični vadbi. Opazovane spremembe v oblik T-tubulov so pokazatelj sprememb v regulaciji znotrajcelične kinetike kalcijevih ionov (Ca^{2+}), ki je pomemben mehanizem za zagotavljanje optimalne usklajenosti depolarizacije notranjosti mišične celice in drsenja miofilamentov (11). V obdobju od 24 do 48 ur po ekscentrični vadbi so zaznali statistično pomembno večkratno povečanje količine in volumna vakuol, ki nastanejo iz T-tubulov zato, da iz citoplazme ujamejo proste Ca^{2+} (11).

Preostali dve raziskavi (9, 14) sta primerjali spremembe v nastajanju ključnih proteinov mišičnega citoskeleta po koncentrični in ekscentrični vadbi. Parcel in sodelavci (9) so proučevali vpliv dvanajsttedenske vadbe na količino desmina in distrofina, ki sta ključna proteina stabilnosti notranjega citoskeleta. V odvzetih mišičnih vzorcih so z analizo odtisa western (angl. western blot) določili vsebnost desmina in distrofina. Izmerili so statistično pomembno povečanje količine desmina z vadbo, vsebnost distrofina pa je ostala nespremenjena. Vissing in sodelavci (14) so z analizo mišičnih

Preglednica 2: Povzetek učinkov ekscentrične vadbe na strukturo skeletne mišice

Uporabljena metodologija	Avtorji	Statistična pomembnost ($p < 0,05$)	Delež spremembe
prečni presek z MRI	Vissing et al. (14)	da	2,7-% povečanje
prečni presek z UZ	Foure et al. (16)	ne	/
prečni presek z MRI	Walker et al. (12)	da	7,1-% povečanje
debelina mišice z UZ	Timmins et al. (15)	ne	/
debelina mišice z UZ	Blazevich et al. (10)	da	povečanje
dolžina fasciklov z UZ	Timmins et al. (15)	da	9,3–16,5-% povečanje
dolžina fasciklov z UZ	Foure et al. (16)	ne	/
dolžina fasciklov z UZ	Blazevich et al. (10)	tendenca ($p = 0,056$)	3,1-% povečanje
kot fasciklov z UZ	Timmins et al. (15)	da	7,5–8,7-% zmanjšanje
kot fasciklov z UZ	Foure et al. (16)	ne	/
kot fasciklov z UZ	Blazevich et al. (10)	da	21,4-% povečanje
T ₂ relaksacijski čas MRI (oteklina)	Sesto et al. (13)	da	17-% povečanje
T ₂ relaksacijski čas MRI (oteklina)	Black, McCully (17)	da	3,9-% oz. 2,9-% povečanje
volumen vakuol t-tubulov s konfokalnim mikroskopom	Cully et al. (11)	da	povečanje
vsebnost desmina z western odtisom	Parcell et al. (9)	da	82-% povečanje
vsebnost distrofina z western odtisom	Parcell et al. (9)	ne	/
vsebnost mRNA STARS proteinov s qPCR	Vissing et al. (14)	da	1000-% povečanje po enkratni vadbi
vsebnost proteinov STARS s qPCR	Vissing et al. (14)	ne	/

STARS – aktivator signalnih poti Rho v prečno progastih mišicah (angl. striated muscle activator of Rho signalling pathway), mRNA – informacijska ribonukleinska kislina (angl. messenger ribonucleic acid), MRI – slikanje z jedrsko magnetno resonanco (angl. nuclear magnetic resonance imaging), UZ – ultrazvok, qPCR – verižna reakcija s polimerazo v realnem času (angl. real-time polymerase chain reaction).

vzorcev z metodo verižnega reakcije s polimerazo v realnem času (angl. real-time polymerase chain reaction; qPCR) proučevali aktivacijo signalne poti STARS in nastajanje ključnih tarčnih proteinov. Mišične biopsije so prav tako odvzeli iz m. quadriceps femoris, in sicer pri preiskovancih, ki so z eno nogo izvajali koncentrično in z drugo ekscentrično vadbo. Signalna pot STARS je zaporedje medsebojno povezanih mRNA molekul, ki odraža prepisovanje številnih genov, vključenih v ohranjanje strukture in integritete mišičnega citoskeleta (18). Po prvih štirih vadbenih enotah se je količina mRNA molekul in tarčnih proteinov signalne poti STARS statistično pomembno bolj povečala po ekscentrični kot koncentrični vadbi. Po dvanajsttedenskem programu vadbe je aktivacija signalne poti STARS zelo upadla po obeh oblikah vadbe; statistično pomembno povišane vrednosti so bile zaznane le še po ekscentrični vadbi, vendar le za posamezne proteine STARS.

RAZPRAVA

Rezultati pregledanih raziskav so pokazali, da se po ekscentrični vadbi statistično pomembno povečata volumen in oteklina mišice ter dolžina mišičnih fasciklov. Nakazuje se tudi poseben vpliv ekscentrične vadbe na spremembo strukture T-tubulov, povečanje vsebnosti desmina in intenzivnejša aktivacija signalne poti STARS. Glede sprememb kota mišičnih fasciklov, debeline mišice in velikosti anatomskega prečnega preseka so rezultati raziskav nekonsistentni, zato so potrebne nadaljnje raziskave.

Dve raziskavi (13, 17), ki sta proučevali otekanje po ekscentrični vadbi, kažeta, da je to največje od 24 do 72 ur po vadbi. To časovno sovпада s pojavom zapoznele mišične bolečine, zato je

verjetno eden od sicer posrednih, a zelo jasnih dokazov, da je bolečina posledica mikroskopskih poškodb in posledičnega vnetja v mišici (19). Mikropoškodbe mišice po ekscentrični vadbi verjetno nastajajo na različnih delih zunajceličnega matriksa (endo-, peri- in epimizij), sarkoleme in notranjega citoskeleta, kontraktilnih proteinov, kot tudi celičnih organelov (2, 3). Rezultate edine v pregled vključene raziskave, ki je proučevala spremembe strukture T-tubulov (11), lahko primerjamo z rezultati raziskav, ki so tovrstne spremembe opazovale na živalskih skeletnih mišicah in so prav tako opisale nastanek in longitudinalno orientacijo vakuol T-tubulov po ekscentrični vadbi (20, 21). Avtorji predvidevajo, da gre za pomemben mehanizem nevtralizacije nekontroliranega naraščanja koncentracije Ca^{2+} v sarkoplazmi zaradi poškodb T-tubulov, ki se kaže v prehodnem poslabšanju kontraktilnosti mišice po vadbi. Naraščanje koncentracije Ca^{2+} v sarkoplazmi povzroči lokalne poškodbe, zaradi katerih posamezni deli ali celotna mišična vlakna propadejo, naknadno odstranjevanje odmrlih celic pa povzroči vnetni odgovor (22–24). Pospešeno nastajanje vakuol iz T-tubulov je zaščitni mehanizem, saj vakuole akumulirajo viške Ca^{2+} (21). Značilno zmanjšanje pojava zapoznele mišične bolečine, ki nastopi že po prvi vadbeni enoti, torej preden pride do jasnih strukturnih prilagoditev, verjetno kaže na veliko kapaciteto celičnih mehanizmov za omejevanje škode neposredno po vadbi.

Povečanje vsebnosti desmina ob nespremenjeni količini distrofina Franchi in sodelavci (25) povezujejo z vzdolžnim dodajanjem sarkomer (podaljšanje mišice), ki je sicer značilna dolgotrajna prilagoditev na ekscentrično vadbo. Desmin je namreč stabilizator ureditve miofibril, zato se mora njegova količina povečati tako z vzdolžnim kot vzporednim (povečanje preseka mišice oz. hipertrofija) dodajanjem sarkomer. Količina distrofina pri zaporednem dodajanju sarkomer ostane nespremenjen, saj je njegova funkcija vzpostavljanje povezav med sarkomerami in sarkolemo; število teh povezav se pri zaporednem dodajanju sarkomer bistveno ne spremeni. Franchi in sodelavci (25) zato sklepajo, da je prav ekscentrična kontrakcija odločilnega pomena za dolgotrajno remodelacijo citoskeleta. Povečanje količine desmina je sicer zaznati tudi po

le enkratni vadbeni enoti, vendar v manjšem obsegu. Yu in sodelavci (26) so ugotovili, da so spremembe Z-diskov in povišanje količine desmina večji od dva do tri dni in od sedem do osem dni po vadbi kot le eno uro po vadbi. Ravno obraten časovni vzorec pa je bil zaznan za aktivacijo signalne poti STARS in posledično količino mRNA in proteinov iz te skupine (14). Po prvih štirih vadbenih enotah se je količina proteinov in mRNA molekul signalne poti STARS statistično pomembno bolj povečala po ekscentrični kot koncentrični vadbi. Po dvanajsttedenskem programu vadbe pa je aktivacija signalne poti STARS precej upadla, neodvisno od vrste mišičnih kontrakcij med vadbo. Kaže torej, da je signalna pot STARS pomembna predvsem za sproženje celičnega odziva na vadbo, v poznejšem obdobju vadbe pa se njena vloga zmanjšuje. Glede na to, da je bila aktivacija signalne poti STARS izrazitejša po ekscentrični vadbi, lahko sklepamo, da predstavlja intenzivnejši vadbeni dražljaj. Kaže, da signalna pot STARS sodeluje tako pri akutni prilagoditvi in obnovi poškodovanega mišičnega tkiva po vadbeni enoti kot tudi pri dolgoročni adaptaciji in remodelaciji. Signalna pot STARS naj bi sprožila tudi zaščitni mehanizem pred kontraktilnimi poškodbami mišične celice (14, 18).

Znano je tudi, da se mišice na intenzivno vadbo proti uporabi odzovejo s hipertrofijo (27), iz česar bi sklepali, da se po maksimalni ekscentrični vadbi jasno povečata tudi debelina oziroma prečni presek mišice. Toda rezultati pregledanih raziskav o makroskopskih spremembah strukture skeletne mišice so precej nekonsistentni (10, 12, 14–16). Razlike v rezultatih lahko pripišemo predvsem razlikam v uporabljenih metodoloških pristopih in merilnih metodah. Bolj zanesljive in občutljive meritve velikosti mišic z MRI namreč jasno potrjujejo povečanje preseka mišice po ekscentrični vadbi, medtem ko so manj zanesljive meritve debeline mišice z ultrazvokom nekonsistentne (preglednica 2). Poleg tega so avtorji proučevali različne mišične skupine, ki se verjetno različno odzivajo na vadbo. Da se obseg, lokacija in časovni potek hipertrofije različnih mišičnih skupin med ekscentrično vadbo lahko razlikujejo, kaže ugotovljena razlika v spremembi debeline mišic vastus lateralis in vastus medialis (10). Na izide je sicer lahko vplivala tudi

anatomska lokacija meritev v mišici. Zaradi prevladujočega vzdolžnega dodajanja sarkomer, kot odziv na raztezanje mišice med ekscentrično vadbo, je verjetno spreminjanje mišice izrazitejše na njenem distalnem delu (28, 29). Na obseg in časovni potek sprememb so zelo verjetno vplivali tudi sestava, frekvenca in trajanje vadbene programa, ki so se v pregledanih raziskavah precej razlikovali (preglednica 1), zato bi pogostejše izvajanje meritev med vadbenim programom dalo boljši vpogled v časovno sosledje in medsebojno odvisnost opazovanih sprememb.

Z ekscentrično vadbo je tesno povezan nastanek zapoznele mišične bolečine. Mehanizmi njenega nastanka še niso povsem znani, med morebitne vzroke pa se prištevajo zlasti strukturne spremembe mišic. Da se v obdobju najintenzivnejše zapoznele mišične bolečine, torej v času od 24 do 72 ur po vadbi, izrazito aktivira signalna pot STARS (14), okvari struktura T-tubulov (11) in razvije makroskopska oteklina mišice (13, 17), potrjuje teorijo, da so mikropoškodbe mišice bistvene za razvoj bolečine. Z nadaljnjim proučevanjem strukturnih sprememb, ki se v mišici zgodijo v času prvih 72 ur po ekscentrični vadbi, bi morda lahko dokončno potrdili fiziološki mehanizem nastanka zapoznele mišične bolečine.

ZAKLJUČEK

S pregledom literature smo ugotovili, da enkratna ekscentrična preobremenitev skeletne mišice povzroči mikropoškodbe celic, dlje časa trajajoča ekscentrična vadba pa vodi v trajne izboljšave mišične strukture in velikosti. V zgodnjem obdobju po vadbi se aktivirajo zaščitni mehanizmi, ki omejujejo nadaljnjo poškodbo celice zaradi nekontroliranega iztekanja Ca^{2+} ionov iz mehansko poškodovanih notranjih struktur celice, čemur sledi anabolizem poškodovanih strukturnih proteinov, ki postopno okrepijo strukturo mišice in omogočijo povečanje preseka in dolžine mišice. Tako ekscentrična vadba izboljša delovanje skeletne mišice in jo naredi odpornejšo na ponovne ekscentrične obremenitve. Zato svetujemo, da se v fizioterapevtske programe, katerih cilj sta hipertrofija in krepitev skeletnih mišic, vključijo vaje, ki vključujejo večji delež ekscentričnih kontrakcij. Ker ekscentrične kontrakcije v večji meri povzročajo mikropoškodbe mišice kot

koncentrične, moramo njihovo intenzivnost in pogostnost povečevati postopno. Na podlagi tega pregleda literature sicer ne moremo podati dokončnih ugotovitev glede mehanizmov vpliva ekscentrične vadbe na strukturo skeletne mišice. Prihodnje raziskave bi morale bolj poenotiti merilne protokole in vadbene intervencije, s čimer bi se izboljšala primerljivost rezultatov.

LITERATURA

1. Lindstedt SL, LaStayo PC, Reich TE (2001). When active muscles lengthen: properties and consequences of eccentric contractions. *News Physiol Sci*. 16: 256–61.
2. Mackey AL, Kjaer M. Connective tissue regeneration in skeletal muscle after eccentric contraction-induced injury. *Journal of Applied Physiology* 2016; 122 (3): 533–40.
3. Dueweke JJ, Awan TM, Mendias CL. Regeneration of Skeletal Muscle After Eccentric Injury. *Journal of sport rehabilitation* 2017; 26 (2):171–9.
4. Black CD, Elder CP, Gorgey A, Dudley GA (2008). High specific torque is related to lengthening contraction-induced skeletal muscle injury. *J Appl Physiol* (1985). 104: 639–47.
5. Ingalls CP, Warren GL, Williams JH, Ward CW, Armstrong RB (1998). E-C coupling failure in mouse EDL muscle after in vivo eccentric contractions. *J Appl Physiol* (1985). 85: 58–67.
6. Chen TC, Chen HL, Pearce AJ, Nosaka K (2012). Attenuation of eccentric exercise-induced muscle damage by preconditioning exercises. *Med Sci Sports Exerc*. 44: 2090–8.
7. Noseworthy MD, Davis AD, Elzibak AH (2010). Advanced MR imaging techniques for skeletal muscle evaluation. *Semin Musculoskelet Radiol* 14 (2): 257–68.
8. Moher D, Liberati A, Tetzlaff J, Altman DG, The PRISMA Group (2009). Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: The PRISMA statement. *Ann Intern Med*. 151 (4): 264–9.
9. Parcell AC, Woolstenhulme MT, Sawyer RD (2009). Structural protein alterations to resistance and endurance cycling exercise training. *J Strength Cond Res* 23 (2): 359–65.
10. Blazevich AJ, Cannavan D, Coleman DR, Horne S (2007). Influence of concentric and eccentric resistance training on architectural adaptation in human quadriceps muscles. *J Appl Physiol* (1985) 103 (5): 1565–75.
11. Cully T, Murphy R, Roberts L. et al. (2017). Human skeletal muscle plasmalemma alters its structure to change its Ca^{2+} -handling following

- heavy-load resistance exercise. *Nat Commun* 8 (14266).
12. Walker PM, Brunotte F, Rouhier-Marcet I et al. (1998). Nuclear magnetic resonance evidence of different muscular adaptations after resistance training. *Arch Phys Med Rehabil* 79 (11): 1391–8.
13. Sesto ME, Chourasia AO, Block WF, Radwin RG (2008). Mechanical and magnetic resonance imaging changes following eccentric or concentric exertions. *Clin Biomech* 23 (7): 961–8.
14. Vissing K, Rahbek SK, Lamon S et al. (2013). Effect of resistance exercise contraction mode and protein supplementation on members of the STARS signalling pathway. *J Physiol* 591 (15): 3749–63.
15. Timmins RG, Ruddy JD, Presland J (2016). Architectural changes of the biceps femoris long head after concentric or eccentric training. *Med Sci Sports Exerc* 48 (3): 499–508.
16. Fouré A, Nordez A, Cornu C (2013). Effects of eccentric training on mechanical properties of the plantar flexor muscle-tendon complex. *J Appl Physiol* (1985). 114 (5): 523–37.
17. Black CD, McCully KK (2008). Muscle injury after repeated bouts of voluntary and electrically stimulated exercise. *Med Sci Sports Exerc* 40 (9): 1605–15.
18. Lamon S, Wallace MA, Russell AP (2014). The STARS signaling pathway: a key regulator of skeletal muscle function. *Pflugers Arch* 466 (9): 1659–71.
19. Hotfiel T, Freiwald J, Hoppe MW et al. (2018). Advances in delayed-onset muscle soreness (DOMS): Part I: Pathogenesis and diagnostics. *Sportverletz Sportschaden* 32 (4): 243–50.
20. Takekura H, Fujinami N, Nishizawa T, Ogasawara H, Kasuga N (2001). Eccentric exercise-induced morphological changes in the membrane systems involved in excitation-contraction coupling in rat skeletal muscle. *J Physiol* 533 (Pt 2): 571–83.
21. Yeung EW, Balnave CD, Ballard H, Bourreau JP, Allen D (2002). Development of T-tubular vacuoles in eccentrically damaged mouse fibres. *The Journal of physiology*. 540. 581–92.
22. Gissel H, Clausen T (2001). Excitation-induced Ca²⁺ influx and skeletal muscle cell damage. *Acta Physiol Scand* 171 (3): 327–34.
23. Proske U, Morgan DL (2001). Muscle damage from eccentric exercise: mechanism, mechanical signs, adaptation and clinical applications. *J Physiol* 537 (Pt 2): 333–45.
24. Whitehead NP, Allen TJ, Morgan DL, Proske U (1998). Damage to human muscle from eccentric exercise after training with concentric exercise. *J Physiol* 512 (Pt 2): 615–20.
25. Franchi MV, Atheron PJ, Reeves ND et al. (2014). Architectural, functional and molecular responses to concentric and eccentric loading in human skeletal muscle. *Acta Physiol* 2010: 642–54.
26. Yu JG, Carlsson L, Thornell LE (2004). Evidence for myofibril remodeling as opposed to myofibril damage in human muscles with DOMS: an ultrastructural and immunoelectron microscopic study. *Histochem Cell Biol* 121 (3): 219–27.
27. Martel GF, Roth SM, Ivey FM et al. (2006). Age and sex affect human muscle fibre adaptations to heavy-resistance strength training. *Experimental Physiology* 91: 457–64.
28. Benford J, Hughes J, Waldron, M, Theis N (2020). Concentric versus eccentric training: effect on muscle strength, regional morphology and architecture. *Translational Sports Medicine* 0 : 1–10.
29. Franchi MV, Reeves ND, Narici MV (2017). Skeletal muscle remodeling in response to eccentric vs. concentric loading: morphological, molecular, and metabolic adaptations. *Front Physiol* 8: 447.