

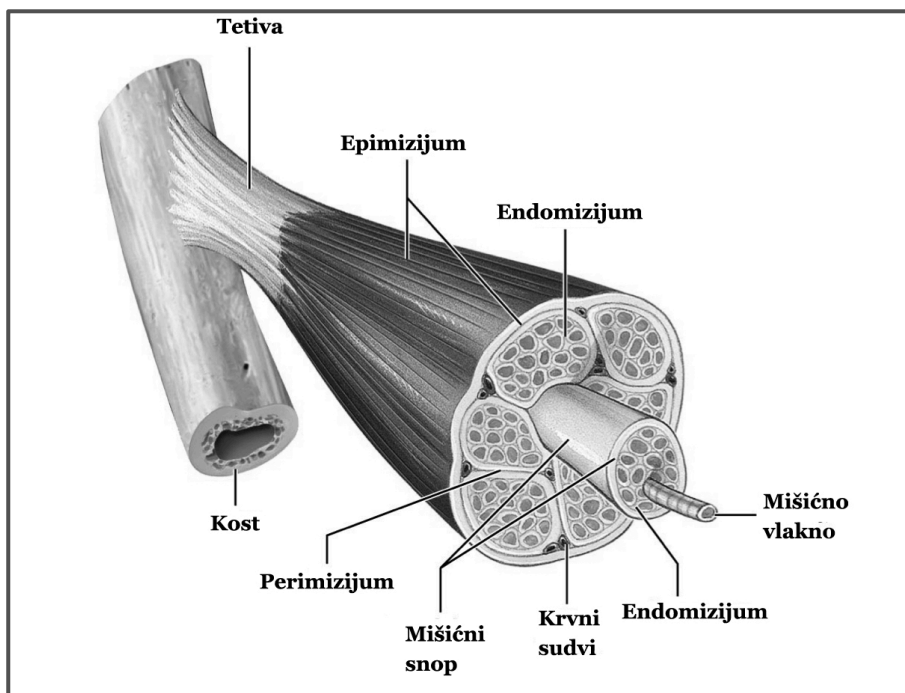
1. GRAĐA I FUNKCIJA SKELETNIH MIŠIĆA

Osnovna funkcija skeletnih mišića je da tokom kontrakcije generišu silu pretvarajući hemijsku energiju u mehanički rad (Frontera & Ochala 2015). Veličina generisane sile u mišiću zavisi od različitih fizioloških, neuralnih, morfoloških i mehaničkih faktora (Fitts et al. 1991). Da bi se lakše razumeo uticaj različitih faktora na veličinu generisane sile u mišiću, potrebno je na samom početku objasniti građu skeletnih mišića.

1.1 Građa skeletnih mišića

U građi skeletnih mišića razlikujemo mišićno i vezivno tkivo. Mišićno tkivo gradi mišićna vlakna od kojih je sastavljen svaki skeletni mišić. Mišićna vlakna su obavijena tankim slojem vezivnog tkiva. Ovaj tanki omotač se naziva *endomizijum*. Veći broj mišićnih vlakana grupisani su u mišićne snopove, koje takođe obavlja vezivno tkivo. Vezivni omotač oko mišićnih snopova naziva se *perimizijum*. Kroz perimizijum prolaze krvni sudovi koji ishranjuju mišić i nervna vlakna koja ga inervišu. Konačno, celi mišić obavlja nešto deblji sloj vezivnog tkiva, koji ga odvaja i obezbeđuje od ostalih tkiva organizma i naziva se *epimizijum* (McComas 1996). Celokupno vezivno tkivo mišića se na njegovim krajevima produžava u tetivu koja se pripaja na kostima (za detalje videti Sliku 1.1). Sila koja se tokom kontrakcije generiše u mišićnim vlaknima se preko tetive prenosi na kost, što može dovesti do

njenog pokretanja u odgovarajućem zglobu. Da li će doći do pokretanja kosti i u kom smeru, zavisi od odnosa između mišićne i spoljašnje sile, odnosno od odnosa njihovih momenata (za detalje videti poglavlje: 1.5 Uticaj mehaničkih faktora na silu mišića). Ukoliko dođe do pokretanja kosti u zglobu, doći će do pokretanja određenog segmenta tela. Istovremeno pokretanje više različitih segmenata tela dovešće do kretanja tela ili delova tela u prostoru.



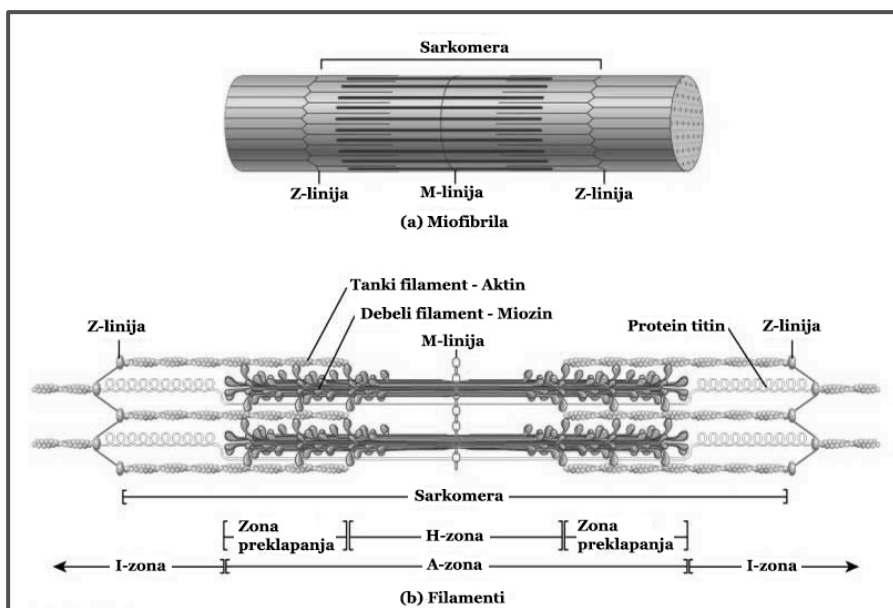
Slika 1.1: Šematski prikaz građe skeletnog mišića.

1.2. Fiziologija rada skeletnih mišića

Sila se generiše u mišićnim vlaknima od kojih su sastavljeni skeletni mišići. Mišićno vlakno je sastavljeno iz većeg broja kontraktilnih organela koje se nazivaju *miofibrile*. Osnovnu strukturalnu i funkcionalnu jedinicu miofibrila čine *sarkomere*. Mehanizam generisanja sile u sarkomeri objašnjen je **teorijom klizajućih filamenata** (Huxley 1957; Huxley & Simmons 1971). Po ovoj teoriji, glavnu ulogu u generisanju sile imaju kontraktilni proteini, tzv. *filamenti*. Razlikujemo tanke i debele filamente. U sastav tankih filamenata ulazi prvenstveno protein aktin. Tanki filamenti su svojim spoljašnjim krajem pričvršćeni za krajeve sarkomere, tzv. *Z-linije*. Njihov unutrašnji kraj je slobodan i završava se u središnjem delu sarkomere. Okolo aktina nalaze se raspoređeni proteini troponina i tropomiozina, čineći tako sastavne delove tankih filamenata. Slobodni unutrašnji krajevi tankih filamenata okruženi su sa šest strana debelim filamentima u čiji sastav ulazi

protein miozin. Debeli filamenti miozina su svojim unutrašnjim krajem pričvršćeni za središnji deo sarkomere koji se naziva *M-linija*. Na slobodnim spoljašnjim krajevima debelih filamenata miozina nalaze se mali kuglasti izdanci, tzv. *glavice*, koje imaju sposobnost vezivanja za tanke filamente aktina (Geeves et al. 2005). Pored pomenutih proteina koji ulaze u sastav tankih i debelih filamenata u sarkomeri je prisutan i protein titin. Ovaj protein povezuje Z-liniju sa središnjom M-linijom, zbog čega se opire povećanju dužine sarkomere generisanjem pasivne sile (Monroy et al. 2012).

Središnji deo sarkomere u kojem se nalaze samo filamenti miozina naziva se *H-zona*. Deo sarkomere u kojem su preklapljeni filament aktina i miozina naziva se *anizotropna zona* ili samo *A-zona*. Ovaj deo obuhvata i prethodno pomenutu H-zonu i tamnije je boje. Krajnji deo sarkomere u kojem se nalaze samo filament aktina naziva se *izotropna zona* ili samo *I-zona* i svetlije je boje. Tačnije, I-zonu čine krajnji delovi susednih sarkomera između kojih se nalazi Z-linija, jer su sarkomere unutar miofibrile postavljene redno u vidu ponavljanih segmenata (za detalje videti Sliku 1.2). Ovakav raspored sarkomera sa tamnijim A-zonama i svetlijim I-zonama daje karakterističan poprečno-prugast izgled skeletnih mišića.



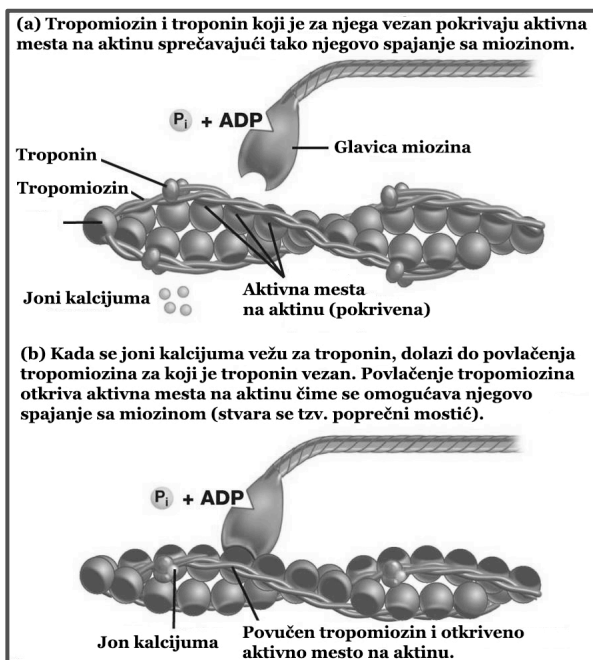
Slika 1.2: Šematski prikaz građe sarkomere.

Svako mišićno vlakno obavića ćelijska membrana koja se naziva *sarkolema*. Sarkolema sadrži *sarkoplazmastični retikulum* u čijim cisternama se skladišti *kalcijum* (*Ca*). Na sarkolemi se razlikuju još i nabori koji se nazivaju *T-tubuli*. T-tubuli provode nervni signal duž celog mišićnog vlakna (Sorrentino & Gerli 2003). Nervne signale za rad skeletnih mišića generišu *alfa-motoneuroni*. Alfa-motoneuroni su sastavljeni iz tela (*some*) koje se

nalazi u odgovarajućim delovima kičmene moždine i eferentnog nervnog vlakna (aksona) koje se pruža do mišića.

Skeletni mišić generiše silu na sledeći način:

1. Nervni signal koji putem eferentnog nervnog vlakna stiže do membrane mišića (sarkoleme) u vidu akcionog potencijala širi se kroz T-tubule duž celog mišićnog vlakna.
2. Širenje akcionog potencijala duž mišićnog vlakna dovodi do oslobađanja jona kalcijuma (Ca^{2+}) iz cisterni sarkoplazmatičnog retikuluma i njegovog ulaska u unutrašnjost sarkomere, tzv. *citoplazmu* (Gehlert et al. 2015).
3. Joni kalcijuma (Ca^{2+}) vezuju se za protein troponin menjajući njegov oblik, što dovodi do povlačenja proteina tropomiozina za koji je protein troponin vezan.
4. Povlačenjem proteina tropomiozina otkrivaju se aktivna mesta na aktinu na kojima su mogući spojevi sa glavicama miozina.
5. Korišćenjem energije dobijene hidrolizom *adenozintrifosfata* (ATP) glavica miozina se spaja sa aktinom stvarajući tzv. *poprečni mostić* (za detalje videti Sliku 1.3).
6. Daljim korišćenjem energije dobijene hidrolizom *adenozintrifosfata* (ATP) glavice miozina povlače slobodne unutrašnje krajeve aktina ka sredini sarkomere (za detalje videti Sliku 1.4). Na taj način se smanjuje dužina svake sarkomere, a time i celog mišića, odnosno mišić se kontrahuje i generiše silu.



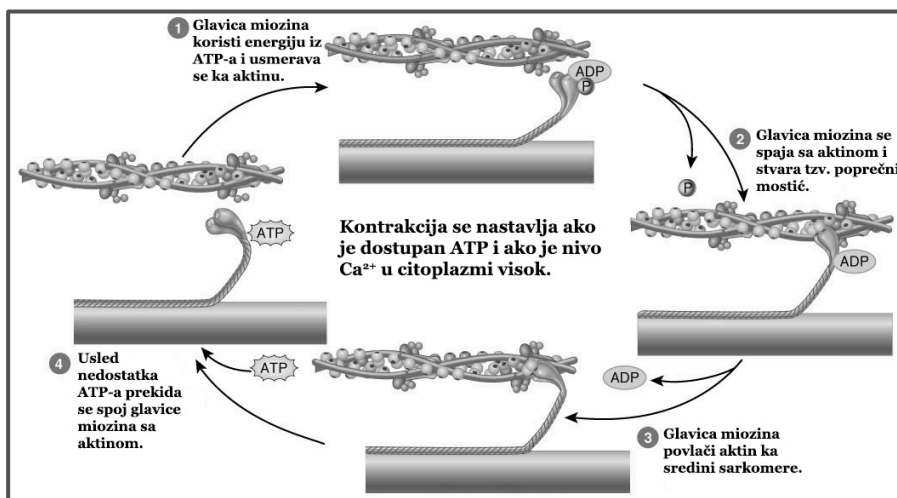
Slika 1.3: Šematski prikaz stvaranja poprečnog mostića.

7. Nakon prolaska akcionog potencijala, joni kalcijuma (Ca^{2+}) se aktivnošću kalcijumske pumpe vraćaju u cisterne sarkoplazmatičnog retikuluma. Protein troponin vraća svoj normalni oblik, a protein tropomiozin ponovo prekriva aktivna mesta na aktinu čime se prekidaju spojevi sa glavicama miozina.

8. Do sledećeg nervnog impulsa koji će pokrenuti novi ciklus, mišićno vlakno se relaksira.

Veličina sile koja se generiše unutar svake sarkomere zavisi direktno od broja stvorenih poprečnih mostića (Fitts 2008). Sa druge strane, broj stvorenih poprečnih mostića zavisi direktno od koncentracije jona kalcijuma (Ca^{2+}) u citoplazmi. Konačno, koncentracija jona kalcijuma (Ca^{2+}) u citoplazmi zavisi direktno od učestalosti nervnih signala koji iz alfa-motoneurona putem eferentnog nervnog vlakna pristižu u mišićno vlakno (Gehlert et al. 2015). Tačnije, da bi se generisala veća sila, učestalost treba da je takva da novi signal, odnosno novi akcioni potencijal, pristigne pre nego što dejstvo prethodnog prestane. Na taj način se obezbeđuje dovoljna koncentracija jona kalcijuma (Ca^{2+}) u citoplazmi, čime se omogućava ne samo stvaranje većeg broja poprečnih mostića, već i njihovo duže trajanje, od čega direktno zavisi veličina generisane sile po svakom poprečnom mostiću.

Unutar mišićne kontrakcije, hemijska energija dobijena hidrolizom adenzinotrifosfata (ATP) pretvara se u mehanički rad, pri čemu se 30 – 50 % oslobođene energije troši na toplotu (Westerblad et al. 2010).

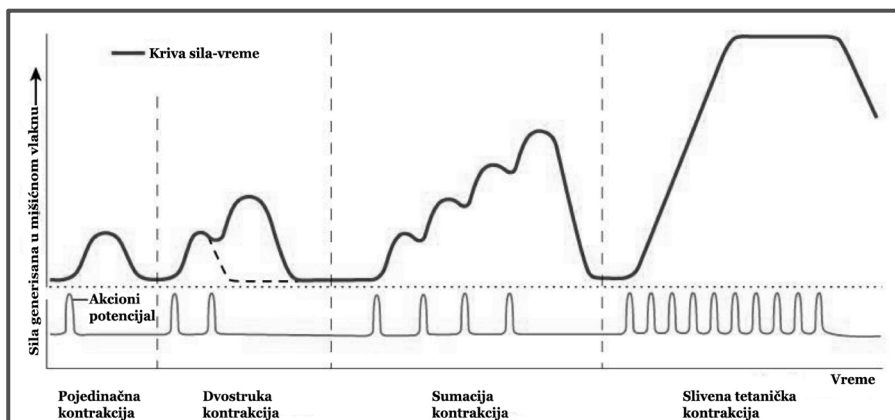


Slika 1.4: Šematski prikaz klizanja filamenata aktina i miozina.

1.3. Uticaj neuralnih faktora na silu mišića

Na Slici 1.5 šematski je prikazan uticaj učestalosti nervnih signala (stepena aktivacije) na nivo generisane sile u mišićnom vlaknu. Jasno se uočava da sa povećanjem učestalosti nervnih signala nivo generisane sile raste (Cormie et al. 2011a). Tačnije, jedan nervni signal dovodi do generisanja uvek istog nivoa sile. Međutim, ukoliko u mišićno vlakno pristigne novi nervni signal pre nego što se nivo generisane sile vratio na početnu vrednost, mišićno vlakno kao odgovor na novopristigli nervni signal

generiše novi nivo sile koji se dodaje na postojeći. Dovoljno velika učestalost nervnih signala dovešće do slivanja kontrakcija u jednu složenu kontrakciju koja se naziva *tetanička kontrakcija* (McMahon 1984). U okviru tetaničke kontrakcije mišićno vlakno generiše maksimalnu silu. Učestalost nervnih signala se pri generisanju maksimalne sile unutar različitih mišića kreće u intervalu između 50 i 200 Hz (Enoka 1995). Zavisnost mišićne sile od učestalosti nervnih signala određuje neuralnu komponentu mišićne sile.



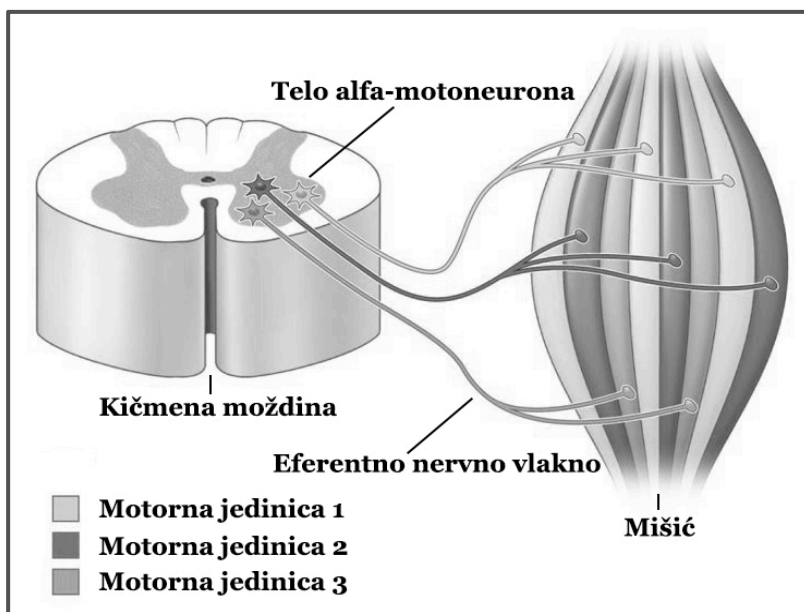
Slika 1.5: Uticaj učestalosti nervnih signala (akcionih potencijala) na nivo generisane sile u mišićnom vlaknu.

Jedan alfa-motoneuron istovremeno inervira veći broj mišićnih vlakana. Alfa-motoneuron i sva mišićna vlakna koja inervira čine *motornu jedinicu* (za detalje videti Sliku 1.6). U jednom mišiću postoji veći broj motornih jedinica. U zavisnosti od opterećenja, motorne jedinice jednog mišića mogu se tokom rada naizmenično uključivati i isključivati, odnosno mogu naizmenično generisati silu (Heckman & Enoka 2012). Poznat je tzv. princip veličine po kome se u radu sa manjim opterećenjima prvo uključuju spore motorne jedinice, dok se brze motorne jedinice uključuju tek pri većim opterećenjima (videti poglavlje 1.4.2: Tipovi mišićnih vlakana). Sve motorne jedinice jednog mišića su uključene samo ukoliko je opterećenje maksimalno.

Na osnovu navedenog, može se zaključiti da skeletni mišić generiše maksimalnu silu samo ukoliko su zadovoljena sledeća tri uslova :

1. Regrutacija svih motornih jedinica u jednom mišiću.
2. Sinhronizacija u radu motornih jedinica, odnosno njihova istovremena kontrakcija (Semmler 2002).
3. Maksimalna učestalost nervnih signala koji u mišić pristižu kao posledica visoke frekvencije pražnjenja alfa-motoneurona.

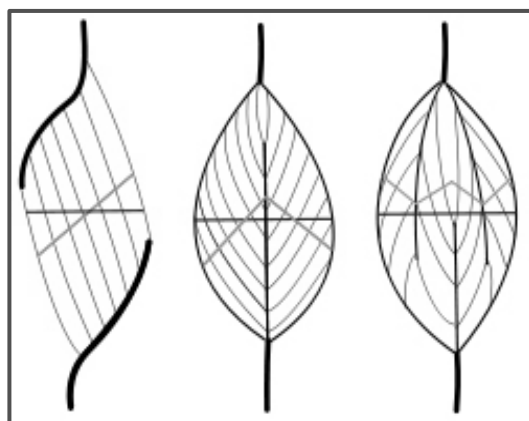
Sva tri uslova moguće je zadovoljiti samo u uslovima delovanja nasuprot maksimalnih opterećenja (Cormie et al. 2011a).



Slika 1.6: Šematski prikaz motorne jedinice.

1.4. Uticaj morfoloških faktora na silu mišića

Veličina sile koja se u mišiću generiše zavisi, između ostalog, i od njegovih morfoloških karakteristika. Tačnije, zavisi od veličine mišića, ili konkretnije, od površine njegovog fiziološkog preseka. Naime, mišić generiše silu po jedinici površine fiziološkog preseka. Shodno tome, što je površina fiziološkog preseka mišića veća, veća će biti i ukupno generisana sila (Jones et al. 2008). Fiziološki posmatrano, veća površina fiziološkog preseka mišića obezbeđuje veći broj paralelno postavljenih sarkomera, koje istovremeno generišu silu i ostvaruju njen viši nivo. Ovde je važno istaći da fiziološki presek mišića ne predstavlja prosti poprečni presek, jer se vlakna u nekim mišićima pružaju pod određenim uglom u odnosu na njegovu uzdužnu osu (videti Sliku 1.7, kao i poglavlje: 1.4.1 Arhitektura skeletnih mišića).



Slika 1.7: Fiziološki presek mišića ilustriran kosim linijama upravnim u odnosu na mišićna vlakna.

Iz ovog sledi da površina fiziološkog preseka mišića predstavlja sumu površina poprečnih preseka svih mišićnih vlakana unutar istog mišića. Zavisnost mišićne sile od veličine površine fiziološkog preseka određuje mišićnu komponentu mišićne sile.

1.4.1. Arhitektura skeletnih mišića

Pod arhitekturom mišića se podrazumeva ugao pružanja mišićnih vlakana u odnosu na njegovu uzdužnu osu (Cormie et al. 2011a). Arhitektura mišića u značajnoj meri utiče na funkciju skeletnih mišića (Gans 1982). Svi skeletni mišići se po kriterijumu njihove arhitekture mogu podeliti na četiri osnovne grupe: *vretenasti*, *perasti*, *lepezasti* i *četvrtasti* mišići.

Vretenasti mišići se karakterišu mišićnim vlaknima koja se pružaju paralelno u odnosu na njihovu uzdužnu osu. Pripoji na kostima su svedeni na najmanju površinu. Mišićna vlakna vretenastih mišića su relativno duga sa velikim brojem redno postavljenih sarkomera, čime se omogućava velika brzina skraćanja vretenastih mišića. Sa druge strane, zbog paralelnog rasporeda mišićnih vlakana njihov ukupan broj je manji, pa je manji i broj sarkomera po jedinici površine fiziološkog preseka. Shodno tome, maksimalna sila koju vretenasti mišići mogu da generišu je relativno mala u odnosu na njihovu veličinu. Tipičan primer vretenastog mišića je *m. Biceps brachii*.

Perasti mišići se karakterišu mišićnim vlaknima koja se pružaju pod određenim uglom u odnosu na njihovu uzdužnu osu. Kao i kod vretenastih mišića i kod perastih mišića su pripoji svedeni na najmanju površinu. Razlika je u činjenici da se tetiva perastih mišića uvlači duboko u njegov centralni deo, tako da se mišićna vlakna svojim unutrašnjim krajem pripajaju pod određenim uglom na uraslu tetivu i pružaju se koso upolje. Zbog ovakvog rasporeda mišićnih vlakana njihov broj je znatno veći nego kod vretenastih mišića, ali su zato i znatno kraća. Shodno tome, broj sarkomera po jedinici površine fiziološkog preseka je veći pa je veća i maksimalna silu koju perasti mišići mogu da generišu. Sa druge strane, broj sarkomera redno postavljenih je manji što posledično dovodi do manje brzine skraćanja perastih mišića. U odnosu na broj uraslih tetiva za koje se pripajaju mišićna vlakna perastih mišića, razlikuju se: jednoperasti (*m. Tibialis posterior*), dvoperasti (*m. Rectus femoris*) i višeperasti (*m. Deltoideus*) mišići.

Lepezasti mišići se karakterišu mišićnim vlaknima koja se lepezasto šire od jednog pripoja koji je sveden na najmanju površinu, ka drugom pripoju koji je razvučen. Zbog ovakvog rasporeda mišićnih vlakana, lepezasti mišići se po pitanju generisane sile i brzine skraćanja nalaze između vretenastih i perastih mišića. Tipičan primer lepezastog mišića je *m. Gluteus medius*.

Četvrtasti mišići se karakterišu mišićnim vlaknima koja se pružaju paralelno između dva pripoja koja su razvučena. Otuda i njihov četvrtasti oblik. Zbog paralelnog rasporeda mišićnih vlakana, kinetičke i kinematičke karakteristike četvrtastih mišića najbližije su vretenastim mišićima. Tipičan primer četvrtastih mišića je *m. Rectus abdominis*.

Lepezasti i četvrtasti mišići imaju pljosnat oblik i njihova funkcija je, između ostalog, i da zatvaraju telesne šupljine u slučajevima kada to ne čine odgovarajuće kosti.

1.4.2. Tipovi mišićnih vlakana

U odnosu na njihove histohemijske, biohemijske, morfološke i fiziološke karakteristike razlikuju se sledeći tipovi mišićnih vlakana (Cormie et al. 2011a):

- spora oksidativna mišićna vlakna (Tip I),
- brza oksidativna mišićna vlakna (Tip IIa), i
- brza glikolitička mišićna vlakna (Tip IIb).

U literaturi se spominju i mišićna vlakna Tip IIc, koja se po svojim karakteristikama mogu klasifikovati između Tipova IIa i IIb (Schiaffino & Reggiani 2011). Osnovna podela na spora i brza mišićna vlakna pravi se u odnosu na brzinu skraćanja mišića. Veća brzina skraćanja javlja se kao posledica veće koncentracije enzima Miozinske ATPaze usled čega je i brzina hidrolize ATP veća (Hoh 1992). Morfološki posmatrano, spora mišićna vlakna se od brzih razlikuju po boji, gde su spora crvene, a brza mišićna vlakna bele boje. Crvena boja sporih mišićnih vlakana javlja se kao posledica velike prokrvljenosti, odnosno velikog broja kapilara u njima, ali i kao posledica prisustva veće koncentracija mioglobina. Shodno tome, oksidativni kapacitet sporih mišićnih vlakana je visok te su ona u odnosu na brza mišićna vlakna otpornija na zamor. Pored toga, spora mišićna vlakna u odnosu na brza sadrže i veći broj mitohondrija koje predstavljaju glavne ćelijske “energane” u kojima se vrši resinteza ATP-a, što dodatno povećava otpornost na zamor, odnosno povećava sposobnost za vršenje dugotrajnog rada (Barnard et al. 1971).

Sa druge strane, brza mišićna vlakna imaju veći sadržaj glikogena i brži glikolitički metabolizam, zahvaljujući, pre svega, većoj koncentraciji glikolitičkih enzima (za detalj videti Tabelu 1.1). Brži glikolitički metabolizam omogućava vršenje rada visokog intenziteta. Tačnije, sila se u brzim mišićnim vlaknima brže generiše, iako se njene maksimalne vrednosti ne razlikuju značajno od sile koja se generiše u sporim mišićnim vlaknima. Ipak, brže generisanje sile direktno za posledicu ima ispoljavanje veće snage u brzim mišićnim vlaknima. Važno je istaći da se u jednom skeletnom mišiću

nalaze u različitom odnosu i spora i brza mišićna vlakna. Takođe je važno napomenuti da je taj odnos najvećim delom genetski determinisan i ne može se značajnije menjati. Ipak, određene promene u tipu mišićnih vlakana moguće je ostvariti dugogodišnjom primenom usko usmerenih treninga (za pregled videti Wilson et al. 2012).

Tabela 1.1: Poređenje izabranih karakteristika različitih tipova mišićnih vlakana.

	Spora oksidativna Tip I	Brza oksidativna Tip IIa	Brza glikolitička Tip IIb
Dijametar	mali	srednji	veliki
Brzina skraćenja	sporo	brzo	brzo
Koncentracija miozinske ATPaze	niska	visoka	visoka
Boja	crvena	crvena	bela
Broj kapilara	veliki	veliki	mali
Koncentracija mioglobina	velika	velika	mala
Oksidativni kapacitet	visok	visok	nizak
Otpornost na zamor	visoka	srednja	niska
Broj mitohondrija	veliki	srednji	mali
Sadržaj glikogena	nizak	srednji	visok
Glikolitički metabolizam	spor	srednji	brz

(prema Beachle & Earle 2008)

1.5. Uticaj mehaničkih faktora na silu mišića

Do sada je funkcija skeletnih mišića objašnjavana isključivo sa aspekta generisanja sile tokom kontrakcije. Kao što je već prethodno objašnjeno, na nivo generisane sile utiču fiziološki, neuralni i morfološki faktori. Međutim, sila koju skeletni mišići generišu ispoljava se u sistemu poluga koji sačinjava koštano-zglobni aparat. To znači da se odnos između nivoa generisane i ispoljene sile može značajno razlikovati u različitim pokretima. Pored toga, na nivo ispoljene sile mogu uticati i različiti mehanički faktori, kao što su: režim rada mišića, dužina mišića i brzina skraćenja mišića.

1.5.1 Rad skeletnih mišića u sistemu poluga

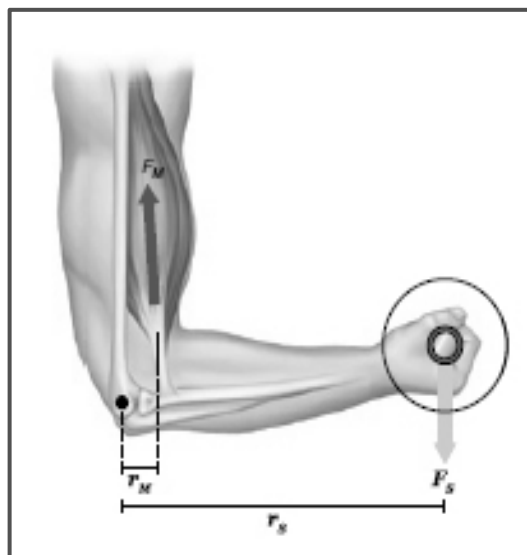
Osnovna funkcija skeletnih mišića je da: (1) generisanjem sile pokreću segmente tela, što u krajnjem može dovesti do uspostavljanja kretanja; (2) održavaju stabilnost željenih položaja tela i njegovih segmenata. Naime,

skeletni mišići se preko tetiva pripajaju za dve susedne kosti koje su međusobno spojene zglobovima. Kontrakcija skeletnih mišića pokreće kost u zglobu, koja se u ovom slučaju ponaša kao poluga. Pokrećući kost mišić savladava otpor koji se javlja kao posledica delovanja gravitacione sile na masu samog segmenta i često na masu dodatnog spoljašnjeg opterećenja. Ovde je važno istaći da ova spoljašnja sila deluje u centru mase pokretanog sistema (npr. segmenta i dodatnog spoljašnjeg opterećenja), koji se nalazi na određenom rastojanju od centra rotacije, odnosno centra zgloba. To znači da spoljašnja sila deluje na određenom kraku. Krak sile u ovom slučaju predstavlja najkraće rastojanje između pravca delovanja sile i centra rotacije. Ukupni intenzitet spoljašnje sile u skalarinom obliku predstavljen je, stoga, momentom sile, odnosno proizvodom spoljašnje sile i kraka na kojem deluje (Knudson 2007).

$$M = F \times r \quad (1.1)$$

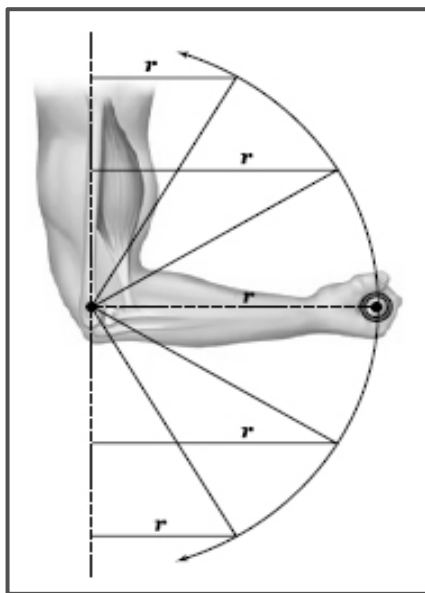
gde je M – moment sile (Nm), F – sila (N) i r – krak sile (m).

Na osnovu navedenog, zaključuje se da sila koju generišu skeletni mišići mora da savlada moment ukupne sile spoljašnjeg otpora, koji ne zavisi samo od intenziteta spoljašnje sile već i od kraka na kojem deluje. Međutim, ne deluje samo spoljašnja sila na određenom kraku, već to čini i mišićna sila. Naime, pravac delovanja mišićne sile prolazi kroz tačke pripoja i ne poklapa se sa centrom rotacije, već se u odnosu na njega nalazi na određenom rastojanju. Konačno, može se zaključiti da se pokret vrši u uslovima suprotstavljenog delovanja dva momenta sile: momenta spoljašnje sile i momenta mišićne sile (za detalje videti Sliku 1.8).

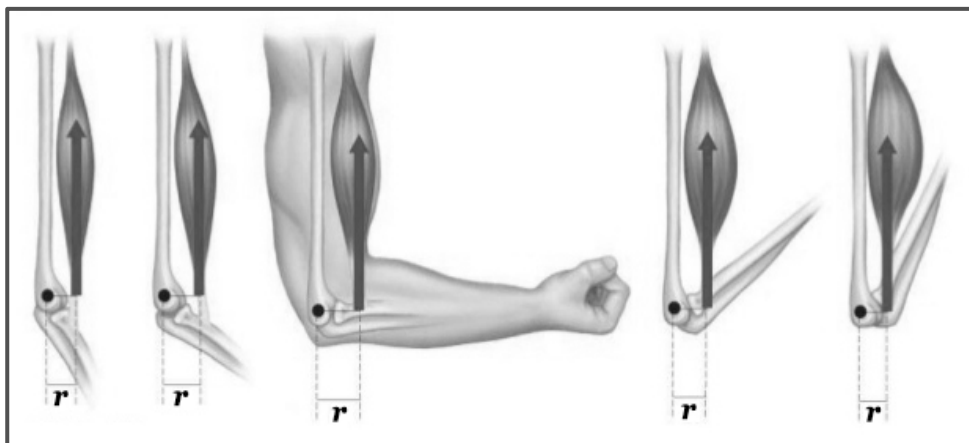


Slika 1.8: Suprotstavljeno delovanje momenata spoljašnje i mišićne sile.

Od međusobnog odnosa ova dva momenta zavisi ne samo smer izvođenja pokreta (za detalje videti poglavlje: 1.5.2 Režim rada skeletnih mišića), već i njegova brzina. Na primer, kada je moment mišićne sile značajno veći od momenta spoljašnje sile brzina pokreta će biti veća.



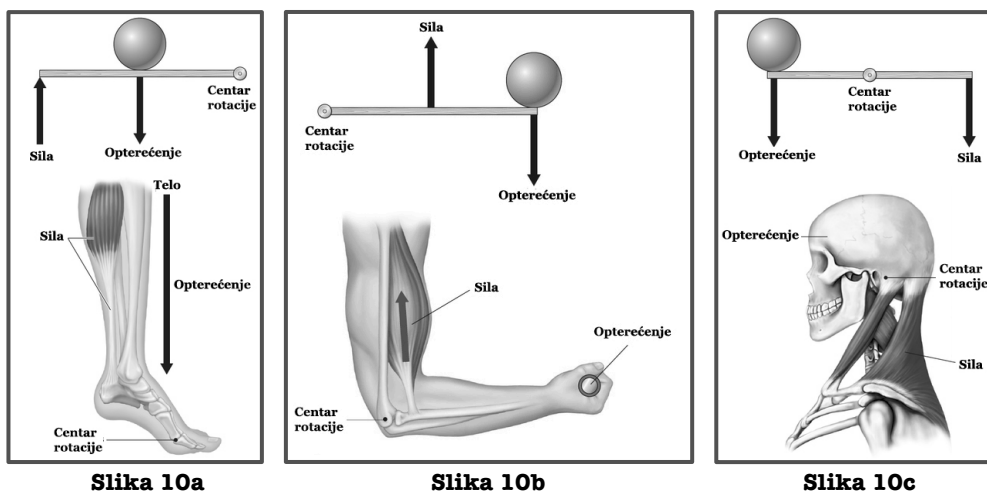
Slika 1.9a: Promena dužine kraka spoljašnje sile tokom izvođenja pokreta



Slika 1.9b: Promena dužine kraka mišićne sile tokom izvođenja pokreta

Važno je još istaći da se prilikom izvođenja pokreta krakovi oba momenta menjaju. Kako je intenzitet spoljašnje sile konstantan jasno je da će se pri konstantnoj brzini izvođenja pokreta menjati intenzitet mišićne sile, odnosno da će se pri konstantnom intenzitetu mišićne sile menjati brzina izvođenja pokreta (za detalje videti Slike 1.9a i 1.9b).

Kosti kao poluge se dejstvom mišića pokreću u zglobovima kao centrima rotacije. U zavisnosti od položaja zgloba u odnosu na pravce delovanja mišićne i spoljašnje sile razlikujemo dva karakteristična slučaja: (1) **jednokraka poluga** - pravci delovanja mišićne i spoljašnje sile se nalaze sa iste strane zgloba. (2) **dvokraka poluga** - pravci delovanja mišićne i spoljašnje sile se nalaze sa suprotnih strana zgloba (za detalje videti Sliku 1.10c).



Slika 1.10: Jednokraka poluga sile (a), jednokraka poluga brzine (b), dvokraka poluga (c)

U slučaju jednokrake poluge, raspored pravaca delovanja mišićne i spoljašnje sile u odnosu na zglob može biti različit. Po osnovu ovog kriterijuma mogu se razlikovati dva nova karakteristična slučaja: (1a) **jednokraka poluga sile** - pravac delovanja mišićne sile je u odnosu na pravac delovanja spoljašnje sile dalji od zgloba, zbog čega je krak mišićne sile duži od kraka spoljašnje sile (za detalje videti sliku 1.10a). (1b) **jednokraka poluga brzine** - pravac delovanja mišićne sile je u odnosu na pravac delovanja spoljašnje sile bliži zglobu, zbog čega je krak mišićne sile kraći od kraka spoljašnje sile (za detalje videti Sliku 1.10b).

1.5.2 Režim rada skeletnih mišića

Skeletni mišići mogu generisati silu u različitim režimima rada (Knuttgen & Kreamer 1987). Režim rada mišića direktno je određen odnosom između momenata mišićne i spoljašnje sile (videti Sliku 1.11).

Izometrijski režim rada podrazumeva uslove u kojima su momenti mišićne i spoljašnje sile jednaki. Mišić pri generisanju sile ne menja svoju dužinu, već samo povećava tonus. Tačnije, kontraktilni delovi mišića (miofibrile) se

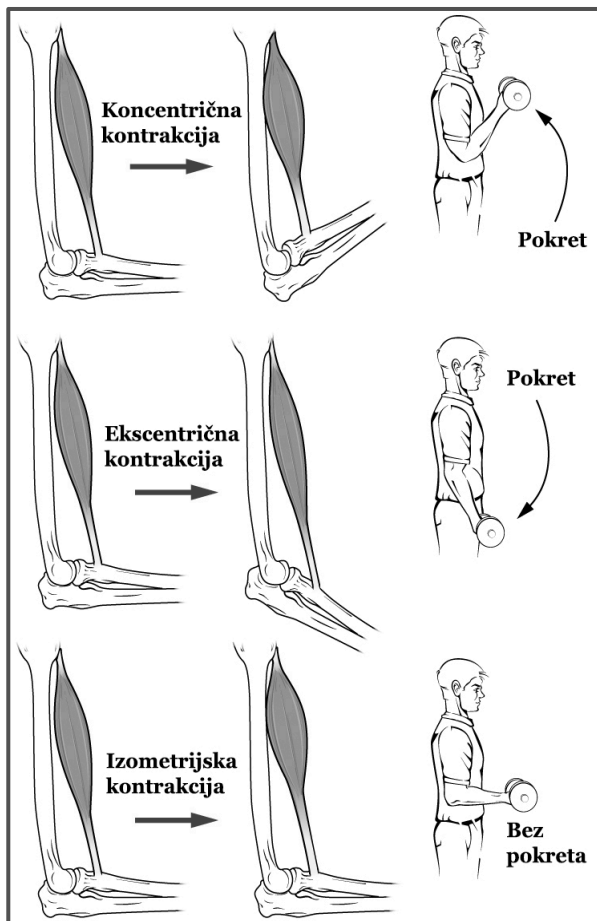
skraćuju, ali se u istoj meri izdužuju njegovi vezivni delovi (tetine), što je posledica naprezanja mišića.

Koncentrični režim rada

podrazumeva uslove u kojima je moment mišićne sile veći od momenta spoljašnje sile. Mišić pri generisanju sile smanjuje svoju dužinu, odnosno skraćuje se. Na primer kod odskoka.

Ekscentrični režim rada

podrazumeva uslove u kojima je moment mišićne sile manji od momenta spoljašnje. Mišić pri generisanju sile povećava svoju dužinu, odnosno izdužuje se, jer moment spoljašnje sile nadjačava moment mišićne. Na primer kod doskoka. Važno je još istaći da se pri povećanju dužine mišića u sarkomerama generiše dodatna pasivna sila (videti ulogu titina) zbog čega je maksimalna sila u ekscentričnoj kontrakciji veća od one u koncentričnoj (Herzog 2014).



Slika 1.11: Različiti režimi rada mišića.

Povratni režim rada mišića podrazumeva uslove u kojima koncentričnoj kontrakciji prethodi brza ekscentrična kontrakcija. Ukoliko je vreme između ekscentrične i koncentrične kontrakcije dovoljno kratko (≈ 0.25 s; Chapman & Caldwell 1985), sila tokom koncentrične kontrakcije će biti veća u odnosu na silu koju mišić ispoljava samo u koncentričnoj kontrakciji. Smatra se da ovom fenomenu doprinosi više različitih faktora: (1) korišćenje energije elastične deformacije tokom koncentrične kontrakcije, koja se prilikom izduženja mišića u ekscentričnoj kontrakciji, stvara u njegovom vezivnom tkivu, a pre svega u njegovim tetivama; (2) postojanje refleksa rastezanja, do kojeg dolazi aktivacijom proprioceptora u mišićima (mišićnih vretena), a usled izduženja mišića u ekscentričnoj kontrakciji; (3) ekscentrična kontrakcija koja prethodi koncentričnoj, omogućava mišiću dovoljno vremena da dovede svoju aktivaciju na viši nivo, tako da nastupajuću

koncentričnu kontrakciju započne iz maksimalnog aktivacionog stanja; (4) prethodno istezanje aktivnog mišića menja osobine kontraktilnog aparata, dovodeći do pojačanog naprezanja spoja poprečnih mostića miozina i aktina, odnosno do pojačane krutosti samoga mišića, što u krajnjem doprinosi povećanju inicijalne koncentrične sile (Bobbert 1990; Nedeljković 2003-2004; Cormie et al. 2011a).

1.5.3 Relacija sila-dužina

Veličina sile koja se u mišiću generiše zavisi od njegove dužine (Cormie et al. 2011a). Naime, sa promenom dužine mišića menja se i dužina svake pojedinačne sarkomere (Herzog et al. 2010).

Sa povećanjem dužine sarkomere, njeni krajevi (Z-linije) za koje su pričvršćeni tanki filamenti aktina, udaljuju se od središnjeg dela (M-linija) za koju su pričvršćeni debeli filament miozina. Na taj način se smanjuje zona preklapanja aktina i miozina, pa se samim tim smanjuje i broj spojeva glavica miozina sa aktivnim mestima aktina, odnosno smanjuje se broj stvorenih poprečnih mostića. U krajnjem, posledica je smanjeni nivo generisane sile pri istom stepenu aktivacije.

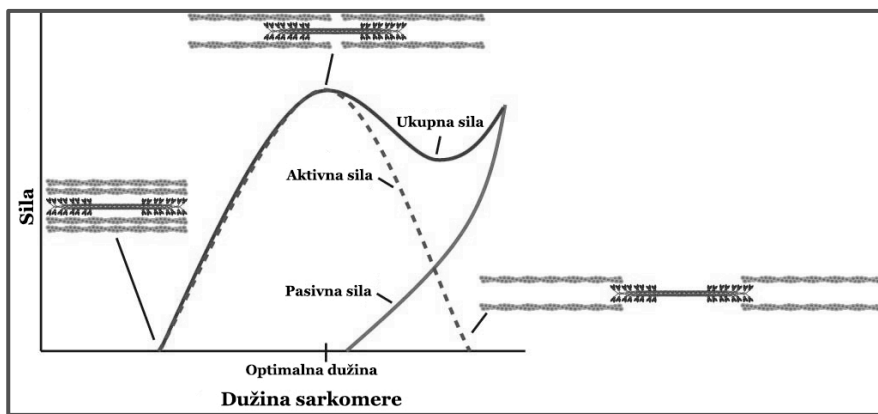
Sa druge strane, smanjenje dužine sarkomere uzrokuje da se njeni krajevi (Z-linije) za koje su pričvršćeni tanki filament aktina približavaju jedan drugom, što dovodi do njihovog preklapanja. Na taj način se onemogućava da glavice mioziona, nakon spajanja, značajnije povuku slobodne unutrašnje krajeve aktina. U krajnjem, posledica je ponovo smanjeni nivo generisane sile pri istom stepenu aktivacije.

Na osnovu navedenog, može se zaključiti da postoji optimalna dužina sarkomere, odnosno optimalna dužina mišića, koja pri istom stepenu aktivacije omogućava generisanje najvišeg nivoa sile (Herzog et al. 2010). Naime, pri optimalnoj dužini sarkomere, preklapanje aktina i miozina je takvo da je omogućeno stvaranje najvećeg broja poprečnih mostića. Takođe je ostavljeno dovoljno prostora za povlačenje slobodnih unutrašnjih krajeva aktina od strane glavica miozina.

Do sada je govoreno isključivo o aktivnoj sili koja se u mišiću generiše aktivnošću kontraktilnih proteina, odnosno tankih i debelih filamenata aktina i miozina. Međutim u mišiću se stvara i pasivna sila kao posledica elastičnih svojstava vezivnog tkiva. Naime, izduženjem mišića izdužuju se i vezivni omotači mišićnog tkiva, kao i same tetive mišića, pa se zbog njihove krutosti u njima stvara pasivna sila, kojom se vezivno tkivo opire promeni dužine (Knudson 2007). Ova sila se javlja pri dužinama mišića većim od optimalne. Sa daljim povećanjem dužine mišića vrednost pasivne sile eksponencijalno raste, pa se pri maksimalnim dužinama dostižu izrazito visoke vrednosti (Rassier & Herzog 2002). Ovde je važno još istaći da se

krutost vezivnog tkiva povećava sa povećanjem brzine izduženja, zbog njegovih, pre svega, viskoznih svojstava. Shodno tome, sa povećanjem brzine izduženja povećava se i pasivna sila.

Imajući napred navedeno u vidu, zavisnost sile mišića od njegove dužine potrebno je posmatrati u odnosu na ukupnu silu koja se u mišiću stvara, a koja predstavlja sumu aktivne i pasivne sile. Može se, stoga, zaključiti da se sa povećanjem dužine mišića ukupna sila, u najvećem delu, povećava (za detalje videti Sliku 1.12). Važno je još istaći da se u realnim pokretima sa povećanjem dužine mišića najčešće povećava i stepen njegove aktivacija, pa je porast generisane sile još izrazitiji.



Slika 1.12: Zavisnost aktivne, pasivne i ukupne sile od dužine mišića.

Jedan od najznačajnijih mehaničkih faktora od kojih zavisi nivo generisane sile u skeletnim mišićima, predstavljen je relacijom sila-brzina. S obzirom da relacija sila-brzina predstavlja osnovnu temu ove knjige, njeno detaljno razmatranje biće dato u okviru zasebnog poglavlja.

2. RELACIJA SILA-BRZINA

Relacija sila-brzina opisuje odnos između sile koju skeletni mišići ispoljavaju i brzine njihovog skraćanja koju pri tome ostvaruju. Iz svakodnevnog životnog iskustva znamo da teže terete podižemo sporije, a lakše brže. Naime, podizanje težih tereta zahteva ispoljavanje veće sile, pri čemu je brzina savladavanja tereta nužno manja i obrnuto.

Dva su moguća uzroka zbog kojih mišić, pri istom stepenu aktivacije, sa povećanjem brzine skraćanja ispoljava sve manju silu. Prvi uzrok je u viskozitetu vezivnog tkiva zbog koga se pasivna sila povećava sa povećanjem brzine promene dužine mišića i uvek je suprotnog smera od smera ove promene. U slučaju koncentrične kontrakcije, odnosno skraćanja mišića, pasivna sila imaće suprotan smer dejstva od aktivne sile, pa će se sa povećanjem brzine poništavati sve više aktivne sile. Drugi uzrok je u samom kontraktilnom mehanizmu mišića u okviru koga se nivo generisane sile zasniva prvenstveno na broju stvorenih poprečnih mostića (za detalje videti poglavlje 1.2: Fiziologija rada skeletnih mišića). Kako stvaranje poprečnih mostića zahteva određeno vreme, njihov ukupan broj će pri većim brzinama kontrakcije biti manji, pa će samim tim i nivo generisane sile biti manji (Hong & Bartlett 2008).

Relacija sila-brzina pobudila je interesovanje naučne javnosti još u prvoj polovini prošloga veka (Hill 1922; Gasser and Hill 1924; Levin & Wyman 1927; Fenn & Marsh 1935; Hill 1938; Katz 1939), koje se nije smanjilo do

današnjih dana. Naprotiv, interesovanje za ovaj fenomenom se posebno pojačalo u poslednjih 10-tak godina, tokom kojih su preovladavala istraživanja relacije sila-brzina zabeležene tokom složenih (višezglobnih) pokreta. Uzimajući u obzir eksperimentalne modele koji su korišćeni u različitim studijama, sva istraživanja relacije sila-brzina mogu se podeliti u tri karakteristične grupe: (1) istraživanja relacije sila-brzina u izolovanom mišiću; (2) istraživanja relacije sila-brzina u jednozglobnim pokretima; i (3) istraživanja relacije sila-brzina u višezglobnim pokretima.

Nezavisno od eksperimentalnog modela koji je primenjivan, istraživanja relacije sila-brzina generalno su podrazumevala primenu sledeće procedure:

1. Merenje sile mišića i brzine njegovog skraćanja u uslovima delovanja nasuprot spoljašnjih opterećenja različite veličine.
2. Grafičko prikazivanje izmerenih vrednosti sile i brzine njihovim istovremenim postavljanjem na dve različite ose zadanog koordinatnog sistema [F (sila) – V (brzina)].
3. Povlačenje odgovarajuće regresione linije kroz dobijene koordinatne tačke i predstavljanje povučene linije regresionom jednačinom, čime se, u konačnom, matematički definiše zavisnost sile mišića od brzine njegovog skraćanja.

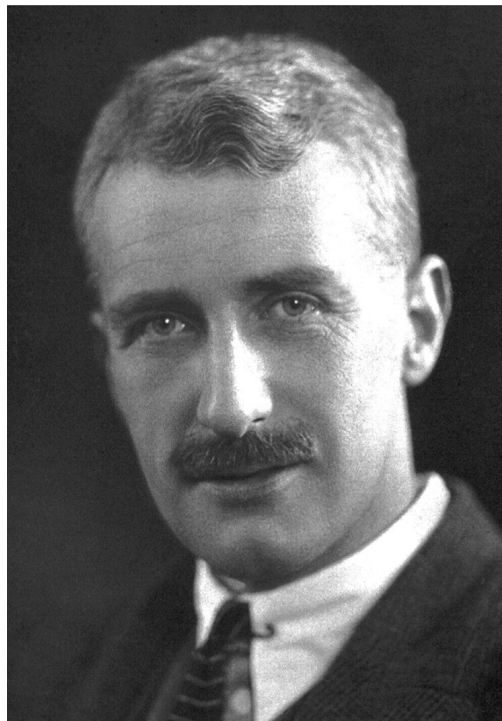
Studije rađene na izolovanom mišiću podrazumevale su merenje sile i brzine *in vitro*, što znači da su pojedinačno mišićno vlakno, grupa mišićnih vlakana ili ceo mišić bili hirurški izvađeni iz neke životinje i naknadno kinetički i kinematički analizirani izvan njihovog biološkog okruženja. Za potrebe navedenih analiza najčešće je korišćen uređaj uz pomoć koga su mišić ili mišićno vlakno bili pričvršćeni za oba kraja, na način da je uz pomoć mernog instrumenta bilo moguće meriti jednu od dve varijable (sila ili brzina), dok je vrednost druge bila strogo kontrolisana. Takođe je strogo bila kontrolisana i dužina mišića, odnosno dužina mišićnog vlakna. Tokom merenja, mišić ili mišićno vlakno bili su maksimalno stimulisani putem hemijskih ili električnih nadražaja. Nalazi dobijeni u studijama na mišiću, odnosno mišićnom vlaknu mogli su se međusobno neznatno razlikovati (Claflin & Faulkner 1989), s obzirom na činjenicu da odnos između sile i brzine zavisi od tipa mišićnog vlakna (Hill 1938). Naime, ukoliko posmatramo sa strane celog mišića znamo da je on sastavljen od različitih tipova mišićnih vlakana, dok ukoliko posmatramo sa strane pojedinačnog mišićnog vlakna jasno je da je njegov tip jedan i jedinstven.

Sa druge strane, studije rađene na jednozglobnim i složenim (višezglobnim) pokretima podrazumevale su merenje sile i brzine *in vivo*, što znači da su ove dve veličine bile merene na živim organizmima u njihovom netaknutom biološkom okruženju. Pored toga, ove studije se u odnosu na studije rađene na izolovanom mišiću razlikuju i po tome što je kod njih merena ispoljena, a ne generisana sila. To znači da je sila bila merena na

izlazu, a ne u samom mišiću gde se generiše. U tom slučaju, na veličinu ispoljene sile uticali su mehanički faktori predstavljeni odnosom između krakova mišićne i spoljašnje sile. Tačnije, u slučaju jednozglobnih i složenih (višezglobnih) pokreta meren je ustvari moment mišićne sile, a ne sama mišićna sila. Kada je reč o brzini, u studijama na izolovanom mišiću ona je direktno merena kao brzina njegovog skraćanja. Sa druge strane, u studijama na jednozglobnim pokretima bila je merena ugaona brzina u odgovarajućem zglobu, a u studijama na složenim (višezglobnim) pokretima najčešće je merena brzina centra mase datog sistema ili brzina na kraju kinetičkog lanca ili srednja ugaona brzina na osnovu istovremeno zabeleženih ugaonih brzina u više odgovarajućih zglobova. Konačno, razlika između studija na jednozglobnim i složenim (višezglobnim) pokretima je u tome što su u prvom slučaju sila i brzina merene pri pokretima izvedenim u samo jednom zglobu, a u drugom slučaju sila i brzina su merene pri složenim pokretima izvedenim istovremeno u više zglobova. Složenost višezglobnih pokreta, koja može biti predstavljena po više aspekata, glavni je razlog zbog kojeg je oblik relacije sila-brzina zabeležene u višezglobnim pokretima različit u odnosu na oblike dobijene u izolovanom mišiću i jednozglobnim pokretima (Jaric 2015).

2.1 Relacija sila-brzina u izolovanom mišiću i jednozglobnim pokretima

Studija *Hill*-a (1938) rađena na izolovanom mišiću žabe (*m. Sartorius*) može se smatrati klasikom u istraživanjima relacije sila-brzina. Ovaj čuveni Nobelovac (1922. godine dobitnik Nobelove nagrade za fiziologiju ili medicinu - videti Sliku 2.1) je proučavajući “visko-elastična” svojstva mišića merio toplotnu energiju koja se u mišiću oslobađala tokom kontrakcije. Naime, prvo je pratio kako se količina oslobođene toplotne energije menjala sa promenom brzine i došao je do zaključka da su se ove dve veličine proporcionalno menjale na sledeći način:



Slika 2.1: Dr Archibald V. Hill (1886 - 1970).

$$\Delta E = (a + F) \cdot V, \quad (2.1)$$

gde je ΔE - količina oslobođene toplotne energije, V - brzina skraćenja mišića, F - generisana sila, a - konstanta. Takođe je prateći kako se količina oslobođene toplotne energije menja sa promenom sile, došao do zaključka da je količina oslobođene toplotne energije proporcionalna razlici između maksimalne izometrijske sile i sile generisane u mišiću tokom odgovarajuće kontrakcije:

$$\Delta E = b \cdot (F_0 - F), \quad (2.2)$$

gde je ΔE - količina oslobođene toplotne energije, F_0 - maksimalna izometrijska sila, F - generisana sila, b - konstanta. Kombinovanjem prethodne dve jednačine dobija se:

$$(a + F) \cdot V = b \cdot (F_0 - F), \quad (2.3)$$

Dobijena jednačina može biti transformisana na sledeći način:

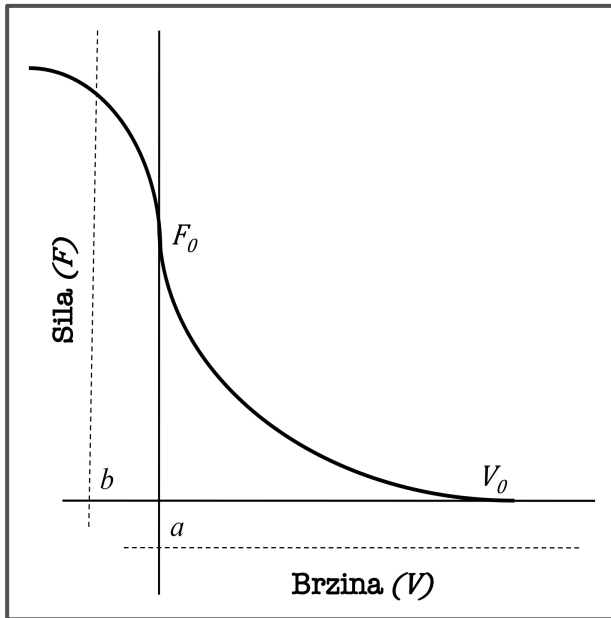
$$(V + b) \cdot (F + a) = (F_0 + a) \cdot b = konstanta, \quad (2.4)$$

Prikazana jednačina predstavlja dobro poznatu Hilovu jednačinu, kojom se opisuje zavisnost sile mišića od brzine njegovog skraćenja i matematički definiše hiperbolu. Hiperboličan oblik relacije sila-brzina karakterističan je za izolovani mišić. Zakrivljenost hiperbole može se predstaviti transformacijom prethodne jednačine:

$$(V/b + 1) \cdot (F/F_0 + a/F_0) = (1 + a/F_0) = konstanta, \quad (2.5)$$

gde su $a/F_0 = V/b$ parametri koji opisuju veličinu zakrivljenosti hiperbole. Hiperboličan oblik relacije sila-brzina, koji je u Hilovim eksperimentima inicijalno dobijen merenjem količine oslobođene toplotne energije, potvrđen je naknadno direktnim merenjem mehaničkih parametara sile i brzine, a uz korišćenje izotoničke poluge (Hill 1938; Katz 1939). Važno je još istaći, da su se Hilovom jednačinom lako mogli objasniti i rezultati dobijeni u ranijim studijama, koje su takođe zabeležile hiperboličan oblik relacija sila-brzina (Gasser and Hill 1924; Levin & Wyman 1927; Fenn & Marsh 1935).

Hiperbolična kriva koja predstavlja odnos između sile mišića i brzine njegovog skraćenja, a koju je kao takvu matematičkom jednačinom prvi opisao Hil, naziva se još i Hilova kriva (videti Sliku 2.2).



Slika 2.2: Hilova kriva relacije sila-brzina.

Tačke preseka Hilove krive sa vertikalnom osom sile (F_0) i horizontalnom osom brzine (V_0) mogle bi imati stvarno fiziološko značenje. Naime, V_0 bi mogla predstavljati maksimalnu brzinu skraćivanja neopterećenog mišića, odnosno brzinu skraćivanja mišića kada je vrednost sile koju mišić generiše jednaka nuli ($F = 0$). Sa druge strane, F_0 bi mogla predstavljati maksimalnu izometrijsku silu mišića, odnosno silu mišića koju mišić generiše u uslovima kada izvođenje pokreta izostaje, jer je brzina skraćivanja jednaka nuli ($V = 0$).

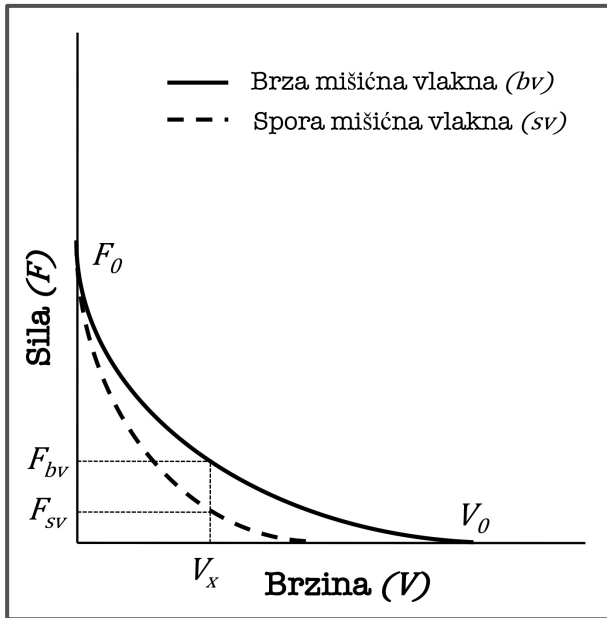
Za Hilovu krivu se slobodno može reći da je preživela test vremena, jer se i danas, 80 godina kasnije, koristi u svom izvornom obliku za opisivanje relacije sila-brzina. Iako je studija u okviru koje je definisana ova kriva rađena na izolovanim mišićima životinja (*m. Sartorius* žabe), njeni nalazi su kasnije potvrđeni i na ljudskim mišićima (Wilkie 1950; Abbott & Wilkie 1953; Kaneko et al. 1983; Kojima 1991). Ipak, u nekim od kasnijih studija došlo se do zaključka da Hilova kriva u pojedinim svojim delovima ne opisuje najtačnije, kako nivo generisane sile u mišiću, tako i vrednosti brzine njegovog skraćivanja. Naime, *Edman* (1988) i *Lou i Sun* (1993) su pronašli da Hilova kriva precenjuje vrednosti maksimalne brzine i izometrijske sile, pa sugerišu da bi *bi-fazični* oblik hiperbolične krive više odgovarao u opisivanju relacije sila-brzina. Takođe, u pojedinim studijama se došlo do zaključka da deo Hilove krive koji se odnosi na ekscentrične kontrakcije ne oslikava stvarno stanje odnosa između sile i brzine izduženja mišića (Katz 1939; Jorgensen 1976; Kues & Mayhew 1996). Naime, ovaj deo krive je različit za različite mišiće, jer se osobine mišića prilikom rastezanja značajno menjaju

(Epstein & Herzog 1998). Zbog toga nije moguće njegovo precizno matematičko opisivanje, kao u slučaju koncentrične kontrakcije (Zatsiorsky 2008). Ipak, može se smatrati da se u najvećem broju slučajeva sa povećanjem brzine izduženja mišića nivo generisane sile ne menja značajno (Seeger & Thorstensson 2000). Uzrok ovoj pojavi se može objasniti činjenicom da pasivna sila tokom ekscentrične kontrakcije deluje u istom smeru kao i aktivna. To konkretno znači sledeće: dok se sa povećanjem brzine izduženja mišića aktivna sila smanjuje, zbog sve kraćeg vremena kontrakcije i sve manjeg broja stvorenih poprečnih mostića (videti poglavlje 1.2: Fiziologija rada skeletnih mišića), dotle se pasivna sila povećava i time nadoknađuje gubitak aktivne. Na kraju, jasno je da je oblik dela krive u ekscentričnoj kontrakciji nedovoljno istražen, te da su potrebna dodatna istraživanja relacije sila-brzina za njegovo potpunije sagledavanje.

Na relaciju sila-brzina u izolovanom mišiću mogu uticati različiti faktori. Naime, pronađeno je da se sa povećanjem temperature mišića smanjuje zakrivljenost krive (Bottinelli, et al. 1990; Assmussen et al. 1994; Sobol & Nasledov 1994). Takođe, zakrivljenost krive se smanjuje i sa povećanjem stepena aktivacije mišića (Heckman et al. 1992; Askew & Marsh 1998; de Haan 1998). Sa druge strane, povećanje zamora mišića povećava zakrivljenost krive (Ameredes et al. 1992; Curtin & Edman 1994). Konačno, *Giovanni* i sar. (1968) su pronašli da rastezanje mišića koje prethodi koncentričnoj kontrakciji pomera čitavu krivu u desno ka većim vrednostima i sile i brzine.

Dosadašnja analiza osnovnih karakteristika relacije sila-brzina zasnivala se na nalazima dobijenim u studijama na izolovanim mišićima. Ovi nalazi su kasnije proveravani i u studijama na jednozglobnim pokretima. Uprkos navedenim razlikama između primenjenih eksperimentalnih modela, u ogromnoj većini dosadašnjih istraživanja rađenih na jednozglobnim pokretima, oblik relacije sila-brzina se nije značajno razlikovao od onog dobijenog na izolovanim mišićima (Wilkie 1950; Komi 1973; DeKoning et al. 1985; Hawkins & Smeulders 1998; 1999). Tačnije, kao i kod izolovanih mišića i kod jednozglobnih pokreta, oblik relacije je bio hiperboličan. Istina, manja neslaganja uočena su u pojedinim studijama pri manjim brzinama skraćanja, gde su zabeležene manje sile od očekivanih (Perrine & Edgerton 1978; Kojima 1991). Ova pojava je objašnjena inhibitornom aktivnošću centralnog nervnog sistema kojom se mišić štiti od prevelikih sila.

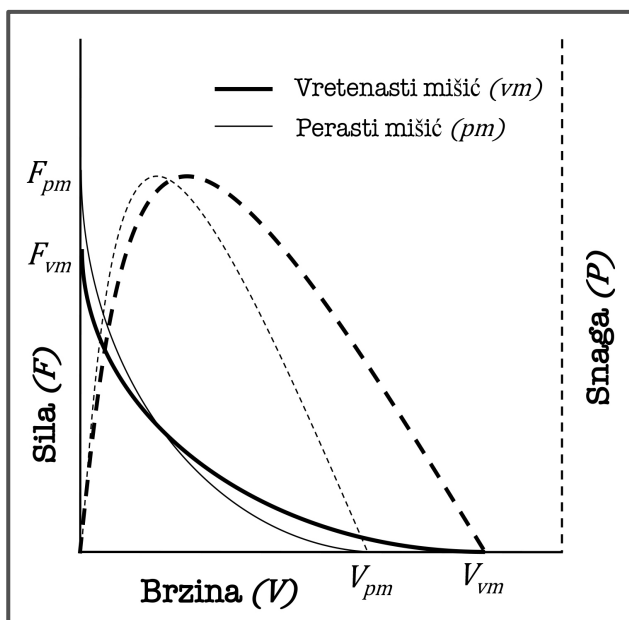
Na relaciju sila-brzina pri izvođenju jednozglobnih pokreta mogu uticati različiti faktori. Dobro je poznat uticaj tipa mišićnih vlakana na oblik relacije (za detalje videti Sliku 2.3).



Slika 2.3: Uticaj tipa mišićnih vlakana na relaciju sila-brzina.

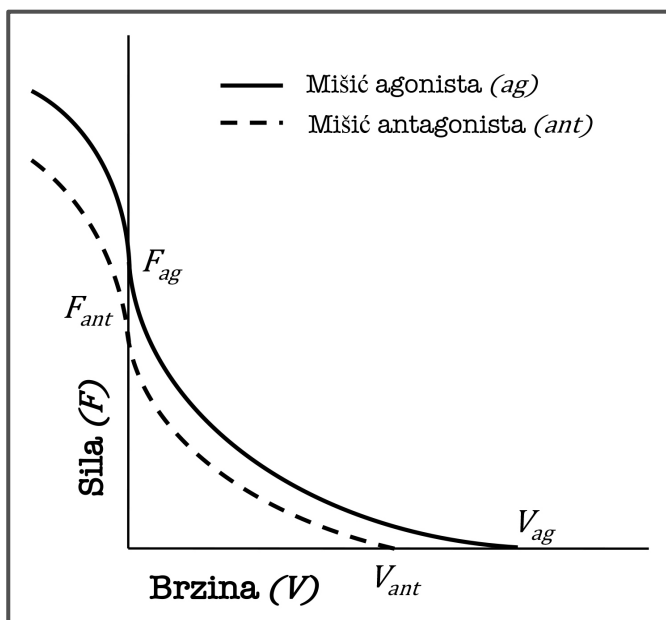
Naime, mišići sa procentualno većim udelom brzih mišićnih vlakana ispoljavaju veću silu pri istim brzinama skraćanja, u odnosu na mišiće sa procentualno većim udelom sporih mišićnih vlakana, iako im je maksimalna izometrijska sila jednaka (Zatsiorsky 2009). Takođe, mišići sa procentualno većim udelom brzih mišićnih vlakana pokazuju manju zakrivljenost krive (Gregor et al. 1979; Tihanyi et al. 1982; Froese & Houston 1985), što je potvrđeno u studiji u kojoj su upoređivani vrhunski sprinteri i trkači dugoprugaši (Johansson et al. 1987; Wakayama et al. 1995).

Na relaciju sila-brzina u jednozglobnim pokretima može uticati i arhitektura mišića. Naime, perasti mišići koje karakterišu kratka mišićna vlakna sa većim uglom pružanja, ispoljavaju veću silu pri manjim brzinama skraćanja, u odnosu na vretenaste mišiće koje karakterišu duga mišićna vlakna sa paralelnim smerom pružanja. Međutim, pri većim brzinama skraćanja situacija je obrnuta, zbog toga što vretenasti mišići ostvaruju veće sile od perastih (za detalje videti Sliku 2.4). Uticaj arhitekture mišića na relaciju sila-brzina ilustrovan je u klasičnim knjigama fiziologije i biomehanike (McMahon 1984; Edgerton et al. 1986; Lieber 2002).



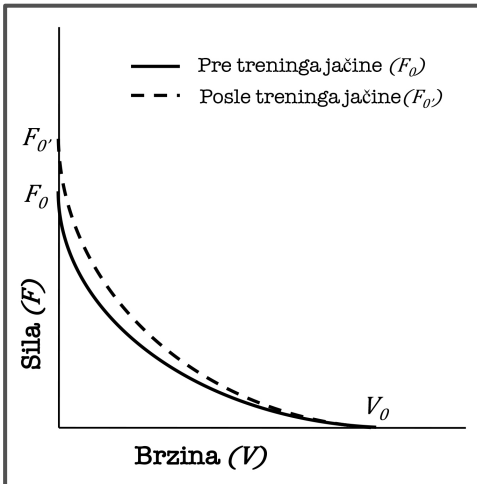
Slika 2.4: Uticaj arhitekture mišića na relaciju sila-brzina.

Relacija sila-brzina se razlikuje između mišića agonista i antagonista (za detalje videti Sliku 2.5). Naime, ukoliko uporedimo dve antagonističke grupe mišića (npr. pregibači i opružači u istom zglobu) uočićemo da se zabeležene krive ne razlikuju po obliku, već je kriva zabeležena na pregibačima pomerenjena u desno ka većim vrednostima i sile i snage (Beachle & Earle 2008).

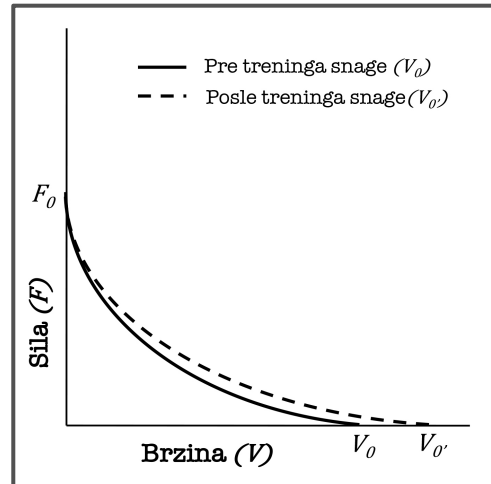


Slika 2.5: Relacija sila-brzina kod antagonističkih mišićnih grupa.

Konačno, na relaciju sila-brzina različito utiču i različite vrste treninga. Naime, jedna od zakonitosti sportskog treninga predviđa adaptacije neuromišićnog sistema, koje su u skladu sa specifičnostima trenažnih opterećenja (Knudson 2007). Tačnije, trenažna opterećenja koja se zasnivaju na velikim silama i malim brzinama skraćanja pomeraju krivu ka većim vrednostima sile, dok se maksimalna brzina ne menja (tzv. trening jačine; videti Sliku 2.6a). Sa druge strane, trenažna opterećenja koja se zasnivaju na velikim brzinama skraćanja i malim silama pomeraju krivu ka većim vrednostima brzine, dok se maksimalna sila ne menja (tzv. trening brzine; videti Sliku 2.6b).

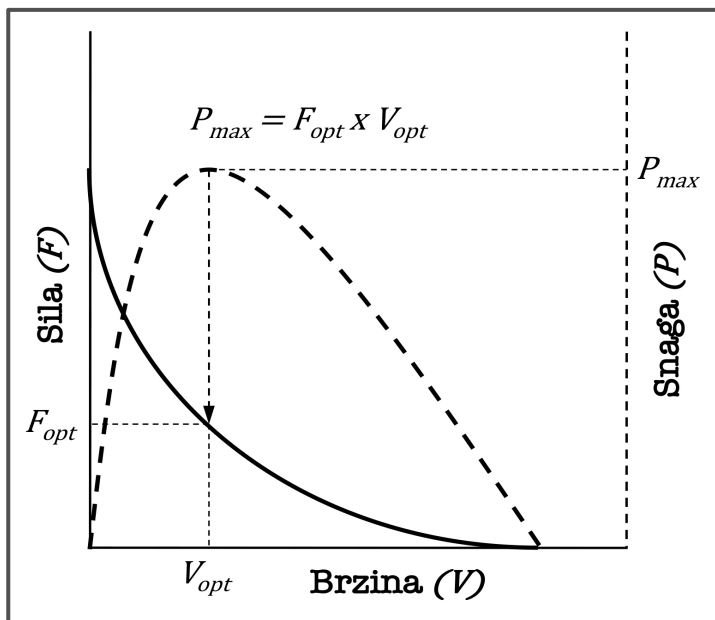


Slika 2.6a: Uticaj treninga jačine na relaciju sila-brzina.



Slika 2.6b: Uticaj treninga brzine na relaciju sila-brzina.

U prethodnom tekstu, videli smo kako sila koju mišić generiše tokom kontrakcije zavisi od brzine same kontrakcije. Tačnije, videli smo kako se sila i brzina kao mehaničke osobine mišića menjaju jedna sa drugom. Međutim, iz mehanike znamo i da proizvod sile i brzine predstavlja snagu, pa se, stoga, može zaključiti da relacija sila-brzina direktno određuje i sposobnost skeletnih mišića za ispoljavanjem snage. Imajući ovu činjenicu u vidu, iz relacije sila-brzina može se izvesti relacija snaga-brzina, koja bi, s obzirom na inverznu povezanost između sile i brzine, ukazala na postojanje njihovog optimalnog odnosa pri ispoljavanju maksimalne snage (McMahon 1984). Iz izvedene relacije snaga-brzina, koja ima oblik kompleksne parabole (s vrhom pomerenim u levo; videti Sliku 2.7 – isprekidana linija), jasno se uočava da se maksimalna snaga (P_{max} - vrh parabole) ispoljava samo pri jednom optimalnom odnosu sile (F_{opt}) i brzine (V_{opt}). U slučaju izolovanog mišića, ali i jednoglobnih pokreta, optimalni odnos sile i brzine za ispoljavanje maksimalne snage mišića podrazumeva vrednosti brzine 30 - 40 % od maksimalne i vrednosti sile oko 30 % od maksimalne (Hill 1938; Zatsiorsky & Kraemer 2006).



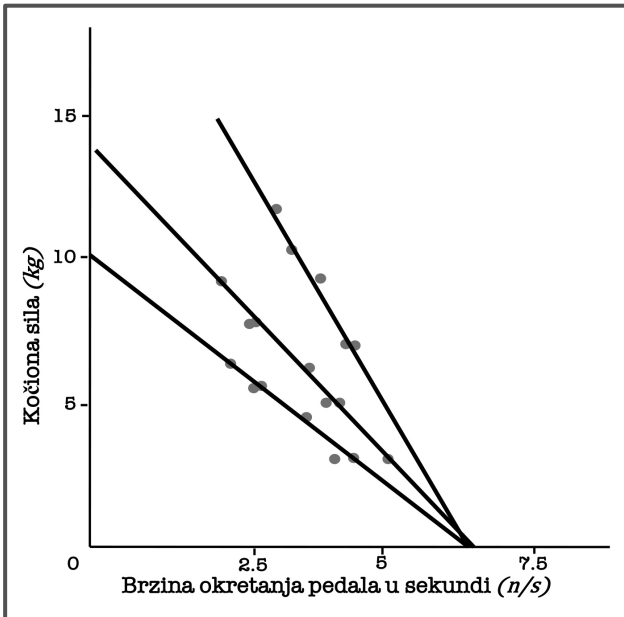
Slika 2.7: Relacije sila-brzina (puna linija) i snaga-brzina (isprekidana linija) u izolovanom mišiću i jednozglobnim pokretima.

2.2 Relacija sila-brzina u složenim pokretima

Prethodna analiza karakteristika relacije sila-brzina dobijene na izolovanim mišićima i jednozglobnim pokretima ukazala je na njen hiperboličan oblik. Ovakav oblik relacije nije se značajno menjao ni u uslovima delovanja različitih faktora (temperatura, zamor, stepen aktivacije, tip mišićnih vlakana, arhitektura mišića, trening i dr.). Međutim, kada je relacija sila-brzina praćena u uslovima izvođenja složenih pokreta primećeno je da je oblik krive manje zakrivljen, odnosno da je gotovo linearan. Složeni pokreti su pokreti koji se istovremeno izvode u više zglobova, pa se, stoga, često nazivaju i višezglobni pokreti.

Linearnost relacije sila-brzina u složenim (višezglobnim) pokretima nije nov fenomen. Naime, još 1928. godine eksperimentalno je pokazano da između kočione sile i brzine okretanja pedala na bicikl ergometru postoji linearna povezanost (videti Sliku 2.8; Dickinson 1928). U vezi sa ovim istraživanjem, važno je istaći da je ono sprovedeno pre Hilovih eksperimenata (1938) u okviru kojih je na izolovanom mišiću pokazano da između sile i brzina postoji negativna povezanost, koja se najbolje može opisati hiperboličnom krivom. Međutim, cilj ovog istraživanja nije bila procena mehaničkih osobina mišića, već eksperimentalna provera prethodno postavljene Hilove hipoteze (1922), koja je glasila: "Prosečna spoljašnja sila, koja se ispoljava tokom pokreta maksimalnim angažovanjem, može se

smatrati jednakom kao i konstantna teorijska sila koja je proporcionalno umanjena u odnosu na brzinu”.



Slika 2.8: Relacija između kočione sile točka i brzine okretanja pedala za tri ispitanika (jedan muškarac i dve žene). Prema Dickinson 1928.

Nalazi Dickinson-ove studije (1928) nisu privukli značajniju pažnju naučne javnosti toga doba, tako da relacija sila-brzina u složenim (višezglobnim) pokretima nije bila predmet istraživanja tokom dužeg vremenskog perioda. Međutim, krajem prošlog i početkom ovog veka sve se više prepoznaje koliki značaj može imati fenomen linearne povezanosti između sile i brzine, tako da broj studija na složenim (višezglobnim) pokretima eksponencijalno raste. Naime, u novijim istraživanjima ovog problema linearna relacija sila-brzina pronađena je:

- na bicikl ergometru (Vandewalle et al. 1987; Driss et al. 2002; Driss & Vandewalle 2013),
- na veslačkom ergometru (Sprague et al. 2007),
- pri opružanjima nogu na raznim dinamometrima i kolicima sa otporom (Yamauchi & Ishii 2007; Yamauchi et al. 2009; Samozino et al. 2012),
- pri čučnjevima i skokovima uvis (Rahmani et al. 2001; Sheppard et al. 2008; Cuk et al. 2014; Samozino et al. 2014).
- kod pokreta rukama (Hintzy et al. 2003; Nikolaidis 2012), ili
- kod bacanje lopte (van den Tillaar & Ettema 2004).

Postavlja se pitanje zbog čega je relacija sila-brzina u složenim (višezglobnim) pokretima linearna, a ne hiperbolična, kao u slučaju izolovanih mišića i jednozglobnih pokreta. Ovo pitanje su sebi postavljali različiti istraživači. Tako su *Yamauchi* i saradnici u seriji istraživanja (2007, 2009, 2010) pokušali da na primeru složenih (višezglobnih) pokreta nogu preslikaju idealne izotonične uslove koji su bili prisutni u eksperimentima *Fenn*-a i *Marsh*-a (1935) i *Hill*-a (1938). Naime, oni su smatrali da bi se uzrok linearnosti relacije sile-brzina mogao naći u bitno izmenjenim kinetičkim karakteristikama samih kontrakcija mišića tokom složenih (višezglobnih) pokreta. Međutim, linearnost dobijene relacije je ostala nepromenjena, što ih je uputilo na zaključak da u pozadini ovog fenomena važnu ulogu imaju pojedini neuralni mehanizmi, prisutni u okviru međumišićne koordinacije. Ipak, izgleda da je mnogo bliži tačnom odgovoru na ovo pitanje bio *Bobbert* (2012). On je u okviru modelne studije pratio kinetičke i kinematičke karakteristike mišićno-skeletnog modela ljudske noge u uslovima kontrolisane stimulacije. Došao je do zaključka da se usled dinamike segmenata, sa povećanjem brzine izvođenja pokreta poništava sve više mišićne sile, zbog čega se zakrivljenost krive relacija sila-brzina ispravlja do svoje linearnosti. U prilog *Bobbert*-ovom zaključku su i navodi iz literature koja se bavi problemima motorne kontrole. Naime, opšte je prihvaćeno mišljenje da bez obzira na svu složenost mišićno-skeletnog sistema i njegovih mehaničkih osobina, kontrola i optimizacija pokreta ne predstavlja poseban izazov za centralni nervni sistem (Latash et al. 2007).

Brojne studije su pokazale da je prilikom izvođenja složenih (višezglobnih) pokreta linearna povezanost između sile i brzine ne samo veoma visoka već i statistički značajna (Hintzy et al. 2003; Rahmani et al. 2004; Ravier et al. 2004; Sprague et al. 2007; Yamauchi & Ishii 2007; Cuk et al. 2014; Samozino et al. 2014). Imajući ovu činjenicu u vidu, može se zaključiti da se podaci sile i brzine dobijeni tokom složenih (višezglobnih) pokreta mogu analizirati korišćenjem linearnog regresionog modela. Ovaj model predviđa korišćenje standardne jednačine linije regresije, koja bi u ovom slučaju imala sledeći oblik:

$$F(V) = F_0 - aV, \quad (2.6)$$

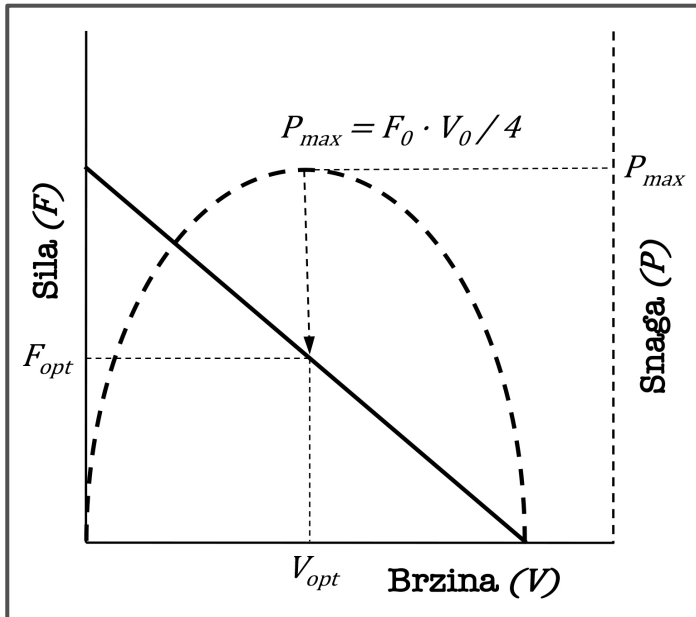
gde je F_0 - odsečak na F osi koji odgovara maksimalnoj izometrijskoj sili (tačnije F pri V_0), a - nagib krive koji odgovara F_0 / V_0 , gde je V_0 odsečak na V osi koji odgovara maksimalnoj brzini (tačnije V pri F_0).

Kao i relacija sila-brzina i relacija snaga-brzina se može predstaviti korišćenjem linearnog regresionog modela, odnosno jednačine 2.6:

$$P(V) = F(V) \cdot V = F_0 - aV^2, \quad (2.7)$$

Jednačina 2.7 pokazuje da je relacija snaga-brzina oblika proste parabole (videti Sliku 2.9 - isprekidana linija). Ova teorijska pretpostavka potvrđena je brojnim eksperimentalnim nalazima (Driss et al. 1998; Rahmani et al.

2001; Sprague et al. 2007; Suzovic et al. 2013; Allison et al. 2013; Jaric & Markovic 2013; Cuk et al. 2014).



Slika 2.9: Relacije sila-brzina (puna linija) i snaga-brzina (isprekidana linija) u višezglobnim pokretima.

Analizirajući Sliku 2.9 može se zaključiti da se vrh parabole, koji predstavlja maksimalnu snagu, javlja tačno na polovini, kako maksimalne sile ($F_0/2$), tako i maksimalne brzine ($V_0/2$). To konkretno znači da se maksimalna snaga može izračunati po sledećoj formuli:

$$P_{max} = (F_0 \cdot V_0)/4, \quad (2.8)$$

Jasno je da je, ukoliko posmatramo procentualno u odnosu na maksimum, optimalno spoljašnje opterećenje za ispoljavanje maksimalne snage u složenim (višezglobnim) pokretima ($F_{opt} = 50 \% \text{ od } F_{max}$) veće nego u jednozglobnim ($F_{opt} \approx 33 \% \text{ od } F_{max}$). To je važno znati, kako u sportu, tako i u rehabilitaciji i to posebno sa aspekta pravilnog određivanja opterećenja na treningu, a u cilju maksimizacije efekata primenjenih programa. Ovaj nalaz važan je, takođe, i u dijagnostici, jer je primena optimalnog opterećenja nužan preduslov za validnu procenu maksimalne snage mišića (Cormie et al. 2011b). Kada se govori o optimalnom opterećenju, važno je izdvojiti složene (višezglobne) pokrete tokom kojih se značajan deo spoljašnjeg opterećenja zasniva na masi tela, odnosno onom njenom delu na koji se aktivnošću odgovarajućih mišića deluje nasuprot sile gravitacije (npr. u vertikalnom skoku opružači nogu podižu masu tela bez mase potkolenica i stopala). U istraživanjima koja su pored pozitivnih koristila i negativna spoljašnja opterećenja (npr. gume koje vuku gore ili kontrateg), dobijeno je da je optimalno opterećenje za ispoljavanje maksimalne snage u vertikalnom

skoku ustvari masa sopstvenog tela (Markovic & Jaric 2007; Nuzzo et al. 2010; Pazin et al. 2013; Suzovic et al. 2013). Jarić i Marković (2009) su u vezi sa ovim problemom postavili tzv. Hipotezu maksimalnog dinamičkog izlaza, kojom su objasnili potencijalne razloge za pojavu ovog fenomena.

Iako se u prethodnom tekstu navodi dovoljno eksperimentalnih dokaza u vezi sa linearnošću regresione prave, zaključak je da nema dovoljno studija koje su na istoj grupi ispitanika testirale značajnosti linearne i polinomijalne regresije. U preglednom radu, Jarić (2015) navodi samo jednu studiju u okviru koje je rađena jedna ovakva provera (Cuk et al. 2014), te po njemu ovo predstavlja potencijalno ograničenje koje zahteva dalju eksperimentalnu obradu.

2.2.1. Parametri linearne regresije dobijeni iz relacije sila-brzina

Linearna regresija dobijena iz relacije sila-brzina omogućava direktno izračunavanje dva nezavisna parametra: odsečka na F osi (F_0) i nagiba regresione prave (a). Na osnovu ova dva parametra moguće je izračunati još dva dodatna parametra, a to su: odsečak na V osi (V_0) korišćenjem formule F_0/a i $P_{\max}$ korišćenjem jednačine 2.8, koja se zasniva na vrednostima F_0 i V_0 .

Nagib regresione prave (a) direktno ukazuje na odnos između sile i brzine. Veći nagib ukazuje na veće vrednosti F_0 , dok manji nagib ukazuje na veće vrednosti V_0 . Nagib krive može biti osetljiv na uticaje različitih faktora, kao što su: pol (Yamauchi et al. 2009), nivo treniranosti (Vandewalle et al. 1987) ili takmičarski nivo sportiste (Ravier et al. 2004).

Sa druge strane, pretpostavka je da bi parametri F_0 , V_0 i $P_{\max}$ mogli imati stvarno fiziološko značenje. Naime, F_0 bi mogla predstavljati maksimalnu izometrijsku silu, V_0 bi mogla predstavljati maksimalnu brzinu i $P_{\max}$ bi mogla predstavljati maksimalnu snagu. Problem sa ovom pretpostavkom je u činjenici da se ovi parametri često izračunavaju iz relacije sila-brzina dobijene u različitim eksperimentalnim uslovima. Tačnije, za testiranje iste grupe mišića često se koriste ne samo različiti motorički zadaci, već i različite vrste opterećenja i ono što je najvažnije različite vrste varijabli. Sve to značajno može da utiče na vrednost dobijenih parametara.

Na primer, kada je reč o različitim motoričkim zadacima, najčešće se za procenu mehaničkih osobina mišića opružaća nogu koriste, ili test na bicikl ergometru, ili vertikalni skok. Čak i isti test može biti značajno različit ukoliko se promeni neki od metodoloških uslova. Tako na bicikl ergometru može biti različit metod opterećenja (trenje ili električni motor), odnosno kod vertikalnog skoka može biti različit način izvođenja (skok bez/sa zamahom rukama ili skok iz polučučnja, odnosno skok sa prethodnim počučnjem).

Dalje, kada je reč o vrstama opterećenja, najčešće se koriste opterećenja u vidu: šipki sa tegovima, prsluka sa opterećenjem, guma koje se rastežu ili kolica sa teretom koja se guraju. Svaka od navedenih vrsta opterećenja zasniva se na, ili različitim komponentama opterećenja (gravitaciona, inerciona ili obe), ili različitoj mehanici izvođenja pokreta.

Konačno, kada je reč o vrstama varijabli, najčešće se koriste ili maksimalne vrednosti sile i brzine ili vrednosti sile i brzine usrednjene kroz ceo pokret. Primećeno je da su vrednosti V_0 i $P_{\max}$ veće kada se izračunavaju na osnovu prethodno izmerenih maksimalnih vrednosti sile i brzine nego na osnovu njihovih usrednjenih vrednosti. Sa druge strane, zabeleženo je da se vrednosti F_0 ne menjaju značajno bez obzira na vrstu varijabli koje se koriste (Cuk et al. 2014).

Na kraju, treba navesti i uticaj korišćenih ekstremiteta na vrednosti parametara linearne regresije. Dosadašnja istraživanja ispitivala su relaciju sila-brzina u složenim (višezglobnim) pokretima izvedenim posebno rukama i nogama. Dobijeni nalazi ukazuju na jaku linearnost ove relacije i kod ruku i kod nogu. Ipak, rezultati pokazuju i da su apsolutne vrednosti parametara linearne regresije (F_0 , V_0 i $P_{\max}$) dobijene posebno za ruke i noge različite. Ovaj nalaz se lako može objasniti razlikama u morfologiji mišića ruku i nogu, pre svega u delu koji se odnosi na arhitekturu mišića i površinu fiziološkog preseka. Zaključak koji se nameće je da je relaciju sila-brzina potrebno procenjivati odvojeno za ruke i noge.

U preglednom radu Jarića (2015) u okviru kojeg je dat kritički osvrt na nalaze iz dostupne literatura, uočeno je još da su osnovne metrijske karakteristike parametara linearne regresije nedovoljno istražene. Naime, pouzdanost, konkurentna validnost i osetljivost ovih parametara je ispitivana u svega nekoliko studija, koje ipak nisu pružile konzistentne nalaze. Na osnovu navedenog, može se zaključiti da je neophodna dalja eksperimentalna provera posebno svake od navedenih metrijskih karakteristika.