



**Pályázat címe:** A 21. század követelményeinek megfelelő, felsőoktatási sportot érintő differenciált, komplex felsőoktatási szolgáltatások fejlesztése a Dél-alföldi Régió felsőoktatásában  
**Pályázati azonosító:** TÁMOP-4.1.2.E-13/1/KONV-2013-0011

---

# GONDOLATOK AZ EXCENTRIKUS IZOMMŰKÖDÉSRŐL a csúszó filamentum elmélet korlátai

**Tanulmány**

Szegedi  
Tudományegyetem  
ÁOK  
Biokémiai Intézet  
Csonka Csaba  
2015



## Gondolatok az excentrikus izomműködésről a csúszó filamentum elmélet korlátai

### Tartalom

|  |    |
|--|----|
| Bevezetés.....   | 3  |
| Az izomkontrakció. Nekünk természetes.....                       | 3  |
| Az excentrikus izomkontrakció definíciója .....                  | 6  |
| Az izomkontrakció formái .....                                   | 6  |
| Az izotóniás kontrakció.....                                     | 6  |
| Az izometriás kontrakció .....                                   | 6  |
| Az auxotóniás kontrakció.....                                    | 7  |
| Az excentrikus izomműködés .....                                 | 7  |
| A miofibrillum molekuláris felépítése .....                      | 7  |
| A kontrakció aktív tagja: a vastag filamentum.....               | 8  |
| Az izomkontrakció mechanizmusa: a kereszthíd ciklus .....        | 8  |
| A csúszó filamentum elmélet korlátai .....                       | 10 |
| Az excentrikus izomműködéshez kapcsolódó néhány érdekesség:..... | 11 |
| Az izomláz.....  | 11 |
| Az izom nyújtásos energiatárolási képessége .....                | 12 |
| Az izom endogén elasztikus rendszere, a titin .....              | 12 |
| Nyújtásos-rövidüléssel szembeni kontrakció .....                 | 13 |
| Izomrost típusok és az excentrikus kontrakció .....              | 13 |
| Összefoglalás .....  | 14 |
| Engedélyek:.....   | 15 |
| Felhasznált irodalom .....                                       | 15 |

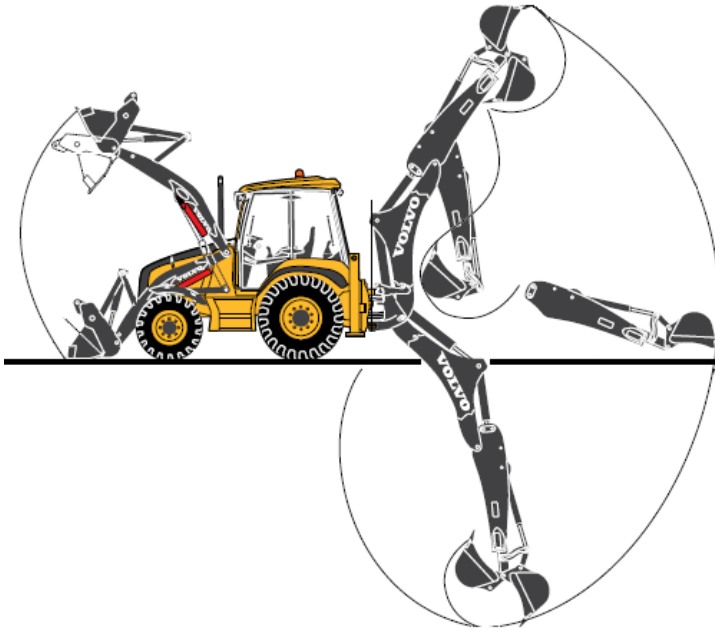
## **Bevezetés**

Az izom fő feladata az mozgások kivitelezése. Ehhez a biomechanikai alapot az izomszövetnek az a különleges képessége adja, hogy képes az összehúzódásra vagy más néven kontrakcióra. Az izomszövet az egészséges felnőtt ember (férfi) testsúlyának kb. 38-44%-át teszi ki. A pontos értéket nagyban befolyásolják különféle tényezők, ezek közül az edzettség és a nem szerepe közismert (a férfiak vázizomzata általában fejlettebb, ennek fő oka a hím nemi hormonok anabolikus hatása lásd tesztoszteron, mint doping). Ezért a legtöbb izom egy vagy több ízületet áthidalva két különböző csonton tapad. A kontrakcióhoz az izomszövet kémiai energiát használ fel, és azt 40-50%-os határfokkal mechanikai energiává alakítja, a többi hő formájában szabadul fel. Felnőtt emberi szervezet nyugalmi helyzetében ez az izom a szervezet által termelt összes ATP-nek mintegy 30%-át használja fel. Intenzív testi igénybevételnél (pl. gyors futás) ez az érték 85%-ra emelkedik. Az izomsejtekben más sejtekhez hasonlóan minden általános anyagcsere folyamat lejátszódik.

A vázizomrendszerben a kontrakciókat akaratunktól függően nagy pontossággal működtethetjük. A legfinomabb akaratlagos mozgásokra a szem és a kéz kis izmai képesek, míg a comb vagy a fenék izmai az előzőekhez képest sokkal durvább mozgásokat végeznek. Tudnunk kell, hogy az izom alapvető motoros egysége egy mozgató neuronból és a hozzá tartozó, általa működtetett izomrostból áll. Minél kevesebb izomrost tartozik egy mozgató neuronhoz, illetve minél több mozgató neuron működteti az adott izmot, az izom működése annál finomabb lesz. Ehhez persze a mozgató neuronok jól összehangolt finom működése szükséges.

### **Az izomkontrakció. Nekünk természetes.**

Az emberiség jónéhány szerszámát/eszközét saját magáról mintázta, és éppen ezért a természetben található alapvető mechanikai megoldásokat alkalmazza. Ilyen elvek alapján működik például egy markológép, ami a kezünk mozgásához nagymértékben hasonló mozgásformákkal bír, csak természetesen sokkal nagyobb erővel tud dolgozni. A gépiparban vannak nagyon különböző és ebből következően nem a természetből ellesett mozgásformára is példák. Ilyen a kerék működése, mint helyváltoztató rendszer: erre nem találunk analógiát az élővilágban. A markológép esetére visszatérve megfigyelhető a rendszert felépítő elemek nagyfokú hasonlósága: a statikus vázrendszer, és az azt működtető dinamikus elemek (1. ábra). A markológép esetében az izmok működését ú.n. munkahengerek helyettesítik. A munkahenger egy olyan energiaátalakító eszköz (dugattyú), amely a bele áramló közeg nyomási energiáját alakítja át lineáris mozgássá. A közeg lehet sűrített levegő vagy hidraulika folyadék (pneumatikus és hidraulikus munkahengerek, eltérés működési gyorsaságban és erő kifejtésben). A munkahengert a gépgyártás nagyon sok területén használják.



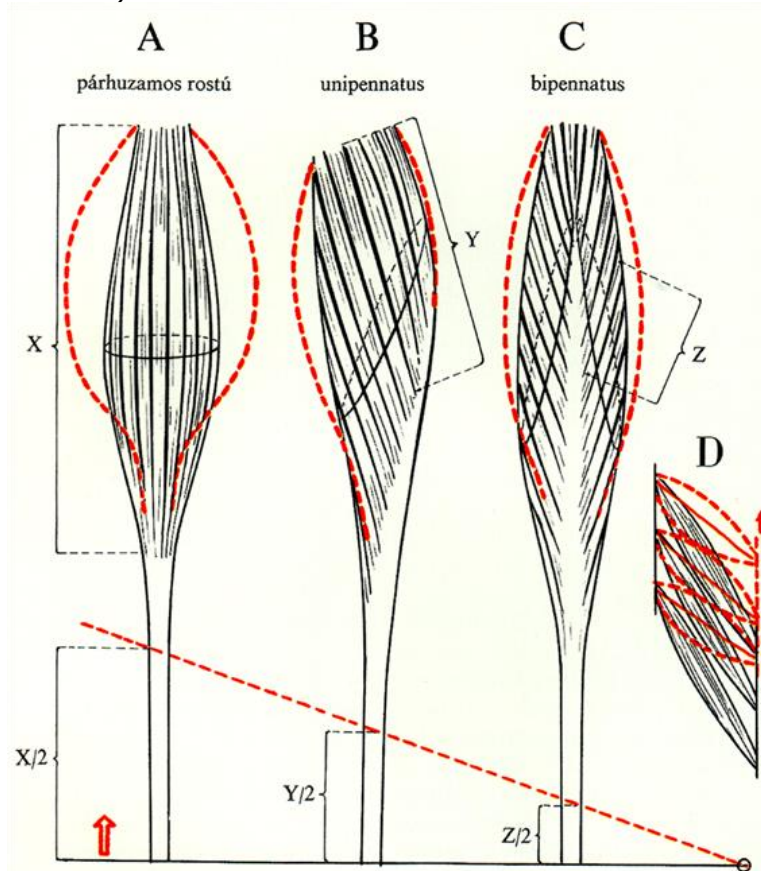
**1. ábra.** Izomműködés analógiája a gépiparban. Az izom funkcióját munkahengerek látják el. forrás:

[http://www.volvoce.com/SiteCollectionDocuments/VCE/Documents%20Global/backhoe%20loaders/Brochure\\_BL61B\\_BL71B\\_ST3b\\_EN\\_21\\_20044494\\_A\\_2014.12.pdf](http://www.volvoce.com/SiteCollectionDocuments/VCE/Documents%20Global/backhoe%20loaders/Brochure_BL61B_BL71B_ST3b_EN_21_20044494_A_2014.12.pdf)

A munkahenger nagyon hasonlóan működik az izomhoz, energiabefektetéssel a hosszát tudja változtatni. Három lehetséges mozgásformája van: (1) statikus helyzet, elmozdulás és energiabefektetés nincs; (2) rövidülés és (3) megnyúlás. A két utóbbi esetben elmozdulás és energiabefektetés figyelhető meg (ez természetesen csak a kétoldali, mindkét mozgásirányba működtethető munkahengerre igaz). Az izom esetében szintén 3 fő mozgásforma különböztethető meg, ám ezek nem analógok a munkahenger mozgásformáival: (1) elernyedtt állapot, ami lehet statikus helyzet, energiabefektetés nincs, de elmozdulás lehetséges ebben a helyzetben passzívan; (2) statikus helyzet, elmozdulás nincs de energiabefektetés szükséges (izometriás kontrakció, lásd később); (3) rövidülés, elmozdulás és energiabefektetés van (izotóniás és auxotóniás kontrakció). Több fontos különbség figyelhető meg a munkahenger és az izom működésében, ezek közül háromat emelnék ki. Az első talán kevésbé fontos. Statikus helyzetben, amit nevezünk fixált pozíciónak, a munkahenger egyszerűen kikapcsolt állapotban van, nem mozgatható. Az izom kikapcsolt állapotában nincs ilyen fixált pozícióban, hanem elernyedtt. Ilyenkor az ízület passzívan mozgatható. A fixált pozíció megtartásához, ami élettanilag azonos az izometriás kontrakcióval, a munkahengerrel ellentétben az izomnak energiát kell használnia, tehát aktív közreműködésre van szükség.

További érdekesség, hogy az izom az izompólyába zárt folyadék alapú rendszerként állandó térfogattal bír (a munkahengernél a kétoldali működés miatt az ellenoldali térfogatváltozások kiegyenlítik egymást, így nincs kívülről megfigyelhető térfogatváltozás). Így a rövidülése során az állandó térfogat miatt a keresztmetszet nő, míg nyújtás esetén a keresztmetszet csökken. Ennek a keresztmetszeti változásnak fontos kihatásai vannak az izomműködésre. hiszen a keresztmetszet növekedése miatt az izom keringése drasztikus mértékben romlik, így az oxigénnel és tápanyagokkal való ellátás és valamint a metabolitok elszállítása zavart szenved. Ezt úgy lehet áthidalni, hogy az izmot vagy dinamikusan működtetjük a kontrakció és relaxáció ritmikus váltakoztatásával, vagy az izom rostlefutását irányítjuk az izom hossz tengelye helyett ferde lefutással. Így jönnek létre a *pennatus* (unipennatus, egytollú [2. ábra B] ill. bipennatus, kéttollú [C]) izmok, amelyek tetániás kontrakció esetén is megfelelő vérellátással rendelkeznek (2. ábra D). Mindez a geometriai elrendezés egyébiránt az izom eókfajtásának drámai fokozásához, de ezzel egyidejűleg a potenciális kontrakciós elmozdulás hasonló arányú csökkenéséhez vezet. Az izom anyagcseréje ezen kívül még

az izomrost biokémiai rosttípusával is befolyásolható (erről ebben a tanulmányban nem foglalkozunk részletesen).



**2. ábra.** Tolszerű izmok. Pirossal jelölve az izom kontrakció alatti kerülete valamint az elmozdulás mértéke. forrás:

[http://www.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop425/2011\\_0001\\_524\\_Funkcionalis\\_anatomia\\_1/ch06s02.html](http://www.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop425/2011_0001_524_Funkcionalis_anatomia_1/ch06s02.html), Szentágothai János, Réthelyi Miklós. Funkcionális anatómia I. Medicina Könyvkiadó Zrt. 2006.

A harmadik, és a tanulmány szempontjából a legfontosabb különbség a munkahenger és az izom működésében abban áll, hogy az izom a munkahengerrel ellentétben nem képes aktív megnyúlásra, csak kontrakcióra, ami alapvetően rövidülést jelent. Az iparban ez a probléma nem áll fenn, egy kétirányú munkahenger alkalmazásával mind a rövidülés, mind a megnyúlás kivitelezhető. A természet úgy hidalta át ezt a problémát, hogy az izmokat párban, ellentétes funkcióval működteti. Ezeket az agonista-antagonista párokat feszítő-hajlító vagy gravitációs-antigravitációs párokként is leírhatjuk.



**3. ábra.** A bicepsz és a tricepsz mint a könyökizület hajlító-feszítő párvai.

Tehát, ha olyan mozgásformát szeretnénk kivitelezni, ami az egyik izom nyújtásával jár, akkor ezt az adott izom elernyesztésével és ezzel egyidejűleg az antagonistá izom kontrakciójával tudjuk elérni. Ez így rendben is van, hiszen elméletben így mindenfajta mozgás megvalósítható.

Van azonban egy érdekes kérdés: mi történik akkor, ha a mozgást lassabban szeretnénk kivitelezni, mint amit a gravitációval irányával egyezően mozgó izom és maga a gravitáció együttesen fejtene ki?

példák:

A legegyszerűbb példa erre ha a 2. ábrán a tenyérbe képzelt súlyzót leengedjük. Nyilvánvaló, hogy a bicepsz kontrakciója a súly felemeléséhez, míg relaxációja a leengedéséhez vezet (a súly leengedéséhez nincs szükség a tricepsz kontrakciójára). Viszont az is nyilvánvaló, hogy a bicepsz kontrakciója nélkül a súly gyorsan leesne. Ilyenkor a bicepsz összehúzódásának ereje nem elég ahhoz, hogy megállítsa az izom hosszabbodását, de elégséges ahhoz, hogy fékezze a meghosszabbodást.

A tibialis anterior izom a sípcsont előtt található, és a lábfej flexióját okozza. Gyaloglás vagy futás során úgy húzódik össze, hogy lassítsa a lábfej talajhoz csapódását a sarok talajfogása után.

A négyfejű combizom (m. quadriceps femoris) antigravitációs izom, a térdben hajlított lábat nyújtja, tehát az egyenes állásért és a lépcsőn felfelé történő mozgásért felelős. A comb négyfejű izom viszont akkor is nagymértékű működésre szorul, ha lefelé közlekedünk lépcsőn vagy lejtőn, esteleg leguggolunk.

Az ütős sportoknál (pl. tenisz) a kar izmai komoly munkára vannak kényszerítve a folyamatosan lengett a nagy tömeg – az ütő – révén. Az ütés indításakor az ütő tehetetlenül hátra lendül, a csukló és a könyök stabilitását a kar flexorai biztosítják nyújtásos kontrakció segítségével, ezután az ütő már jól szabályozottan és korlátozottan mozog.

Figyeljük meg, hogy mind a négy példában gyakran lépnek fel fájdalmak edzés után (lásd izomláz c fejezetet később), így a lábszáron kemény felületen történő futás után, a négyfejű combizomban hegyről lefelé történő túra után, az alkarban az első pár év tenisz játéka után.

### **Az excentrikus izomkontrakció definíciója**

A fent említett példákban egy speciális kontrakcióval találkozunk, amit excentrikus kontrakciónak nevezünk. Az excentrikus kontrakciónak számos definíciója ismert:

- olyan kontrakció ahol az izom nyúlik
- a koncentrikus izommozgás ellentéte
- negatív kontrakció, kontrakció negatív munkavégzéssel
- olyan kontrakció, ahol a kontrakciós erő kisebb mint a külső erő (ha a külső erőt jelentő súly alá van támasztva, izometriás kontrakcióról beszélünk).

### **Az izomkontrakció formái**

A kontrakció egyaránt jelentheti a hossz és/vagy a feszülés változását. A vázizomrostok aktiválásának eredményeként állapotuk e két véglet között változhat.

#### **Az izotóniás kontrakció**

Izotóniás kontrakció esetén a megrövidülésnek nincs akadálya, az tehát változatlan, állandó feszülés mellett következik be (pl nem túl nagy súly felemelése). Az izom hossza rövidül, feszülése nem változik. A soros elasztikus komponens (inak) nyúlását annak csekély volta miatt elhanyagoljuk, azonban izotóniás kontrakció önmagában tisztán nem fordul elő a szervezetben, lásd auxotóniás kontrakció.

#### **Az izometriás kontrakció**

A másik szélsőséges esetben a kontrakció ereje nem elegendő a megrövidülés akadályának leküzdéséhez, így az izometriás kontrakció esetén az izom hossza

változatlan, viszont a kontrakció folyamán a feszülése nő (ilyen például a mozdíthatatlanul nagy súly „emelése”). Fizikai értelemben vett munkavégzés nincs az elmozdulás hiánya miatt, biokémiai értelemben viszont természetesen van munkavégzés, hiszen az izom energiát fogyaszt, sőt ilyen állapotban edzésre és adaptációs válaszra is képes.

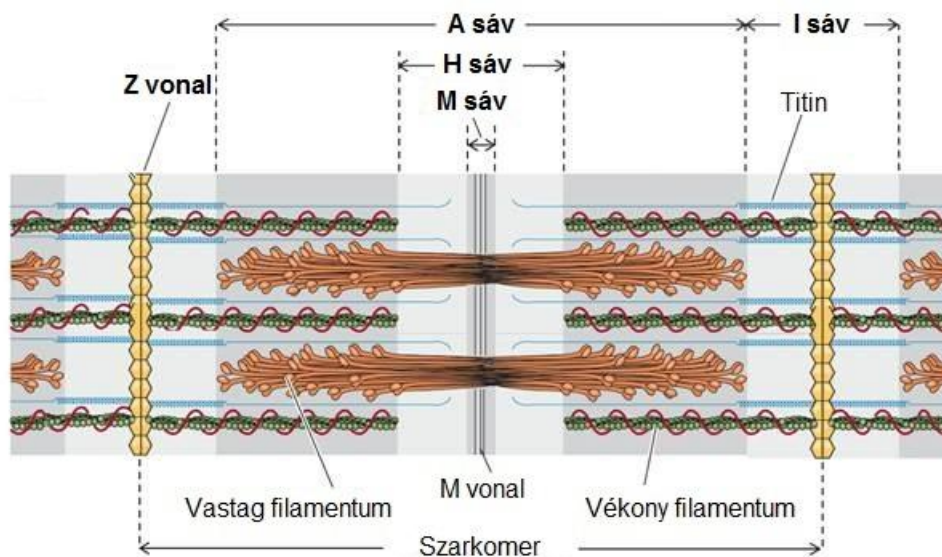
### Az auxotóniás kontrakció

Auxotóniás kontrakcióról a két fenti eset kombinációjakor beszélhetünk (pl súly felemelése a gyakorlatban). A súly megmozdításáig izometriás, utána majdnem tökéletesen izotóniás a kontrakció. A „hétköznapi” izomműködés tehát ezt a fajta kontrakciót valósítja meg.

### Az excentrikus izomműködés

Speciális kontrakció az excentrikus izomműködés, ahol az izom hossza nő, feszülése nem változik. Bár az excentrikus izomműködéskor a fizikai munkavégzés negatív, és ilyenkor az izom nem a klasszikus fiziológiai úton működik, az életben az auxotóniás kontrakcióval összemérhető gyakorisággal fordul elő (pl egy súly leengedése, lépcsőn lefelé járás). Ilyenkor az izom a passzív megnyúlás lassításán dolgozik. A nem-fiziológiás (megnyúlás) működés miatt sokkal gyakoribbak az izom mikrosérülései.

### A miofibrillum molekuláris felépítése



**4. ábra.** A szarkomer. forrás: [http://studmed.org/wp-content/uploads/2014/09/Muskelfysologi\\_files/image004.jpg](http://studmed.org/wp-content/uploads/2014/09/Muskelfysologi_files/image004.jpg)

Az izomrostokban (polarizációs) fénymikroszkópos nagyítással harántcsíkolttság mutatható ki. Ez a harántcsíkolttság abból adódik, hogy az izom hossz tengelyével párhuzamos rostokon váltakozva izotrop (I sáv) és kettős törést mutató anizotrop (A sáv) szakaszok különíthetők el, amelynek oka egy periódikus fehérjeeloszlás. A miofibrillum egy-egy periódusát kontrakciós egységnek vagy szarkomernek nevezzük, amelynek nyugalmi hossza 2,2  $\mu\text{m}$ . A szarkomereket egymástól Z vonalak (fénymikroszkópban sötétnek mutató csíkok) választják el. A Z vonal megfelel az I sávot (ennek mérete kb. 0,6  $\mu\text{m}$ ), tehát a kontraháló egységhez a határoló Z csíkok mellett két I sávfél tartozik. A Z vonal, mint a citoskeletális hálózat része lehorgonyozza a vékony filamentumokat. Az I sáv a Z vonalat leszámítva – csak F-aktinből álló vékony filamentumot tartalmaz. A szarkomér közepén az A sáv (mérete 0,3  $\mu\text{m}$ ) található. Az elektronmikroszkópos képen elkülöníthetjük még a H sávot (az A-sáv világosabb, középső része), és a H sáv közepén húzódó sötétebb M vonalat. A H sávban csak vastag

filamentumok találhatóak, míg a fennmaradó részen mind a két fajta filamentum jelen van.

Izomösszehúzódnak alkalmával a kép jelentősen megváltozik, a harántcsíkolttság eltűnik, az izom optikailag homogénné válik. Az izomösszehúzódnak mértéke változó lehet, de azon több határpont különböztethető meg. A csúszó filamentum modell értelmében kontrakció esetén a vékony és a vastag filamentumok egymásba csúsznak. Az első határpont a H sáv eltűnése, ekkor a vékony filamentumok az M vonalnál egymásba érnek, a szarkomer mérete ekkor kb. 1,8  $\mu\text{m}$ . További kontrakció esetén egy ún. kontrakciós csík alakul ki, amire erős anyagfelhalmozódás jellemző. Ennek oka a vékony filamentumok egymásra torlódása az M vonal környékén, és ebben a stádiumban a vastag filamentumok ütköznek a Z vonalhoz. Ilyenkor az elektronmikroszkópos képre az I sávok eltűnése lesz jellemző. A szarkomer hossza ekkor 1,6  $\mu\text{m}$ , tehát egy szarkomer a nyugalmi hosszától 0,6  $\mu\text{m}$ -nyi összehúzódnakra (25-30%) képes. Ezekből az adatokból kiszámítható az A sáv hossza (1,6  $\mu\text{m}$ ), ami két vastag filamentum hosszával egyenlő (2x800 nm), míg az I sáv nyugalmi hosszára 0,6  $\mu\text{m}$  adódik. A szarkomer további kontrakcióra is képes, kb 1,2  $\mu\text{m}$ -ig.

A szarkomer a nyugalmi helyzetéből nem csak az összehúzódnak irányába mozdulhat el, hanem meg is nyúlhat. A szarkomer károsodás nélküli maximális megnyúlása csak úgy képzelhető, hogy a vékony és vastag filamentumok még éppen átfedésben maradnak, a kétféle filamentum rendszer szétcsúszása nem következik be, így kereszt hídképzésre is lehetőség marad. Ilyenkor elektronmikroszkóppal a H csík kiterjedése látszik, az A sáv teljes hosszára. Ekkor a szarkomer hossza 3,4  $\mu\text{m}$ , ami éppen 1 vastag és 2 vékony filamentum hosszával egyenlő (1,6 + 2x0,9  $\mu\text{m}$ ).

Az vékony és a vastag filamentumok nem csak hosszanti, hanem keresztmetszeti képen is jól látható rendezettséget mutatnak. A vastag filamentumot további hat vastag filamentum veszi körül olyan dupla hexagonális elrendeződésben, hogy minden egyes vastag filamentumot hat vékony filamentum vesz körül.

### **A kontrakció aktív tagja: a vastag filamentum**

A vastag filamentumokban a miozinmolekulák egy más mellé rendeződve találhatóak. Egyetlen vastag fonal miozinmolekuláinak száma mintegy 250-300. Elrendeződésük olyan, hogy a molekulák fej részei az A-sáv közepétől kiindulva a szarkomer két vége felé irányulnak. A fibrilláris molekulák úgy kapcsolódnak egymáshoz, hogy a keletkező fonalból a fejrészek körszimmetrikusan kiállnak.

A miozinmolekulák összekapcsolódása, a vastag filamentum-képzés, a feji részek ellentétes irányú polarizációját eredményezi. Középen a két oldalról beépülő farki részek találkozása egy kb. 300 nm hosszúságú csupasz szakaszt eredményez. A vastag filamentum két vége irányába az ún. tüskés zónák mutatnak, ahol az előemelkedő nyaki és feji részek a vastag filamentum közepe irányába csuklószerű elmozdulásra képesek, két hajlékony ún. kapocs (hinge) régió segítségével A feji részek elrendeződése a vastag filamentum keresztmetszete felől nézve, a körfogaton hat sávot alkot. Ezek a sávok a vastag filamentumot körülvevő hat vékony filamentum felé tekintenek a hexagonális elrendezésnek megfelelően. Az azonos sávokban belül a feji részek ismétlődésének távolsága kb. 58 nm.

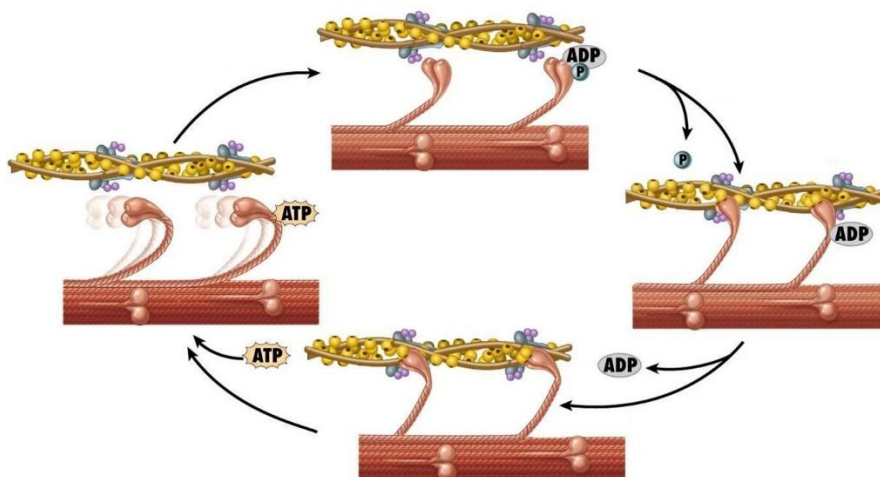
A két fonalrendszer relaxált állapotban egymással nincs összekapcsolva, a szarkomeren egyik sem ér végig, de a szarkomer egy szakaszán az A-szakasz széleinél fedik egymást. Ebben az állapotban, bár az ATP a miozinhoz kötött van jelen, jelentős ATP bontás nincs. A filamentumok környezetében a kalcium koncentrációja rendkívül kicsi,  $10^{-9}$ - $10^{-8}$  mol/l.

### **Az izomkontrakció mechanizmusa: a kereszt hídképzés ciklus**

Az izom kontrakciójának pontos mechanizmusa régóta izgatta az emberek fantáziáját, így tehát az izom kontrakciós mechanizmusára számos elmélet született, de az első használható elképzelések az izom morfológiájának (4. ábra) megismerése után készültek. Az 1950-es évek előtt azt feltételezték, hogy az izom aktiválódása és erő kifejtése a szarkomerek centrumában található vastag filamentumok rövidüléséből adódik. Ezek szerint aktiváció során kalcium szabadul fel, ami a miozin, vagyis az A



szakaszban található vastag filamentumok konformációváltozását okozza. Ennek során a hélix-szerű konfigurációból tekerccsé csavarodik, és ez okozza az izom rövidülését és erő kifejtését. Erre a kalcium-indukált rövidülésre a hosszantilag egymás mellé rendezett miozinmolekulák (lásd az előző fejezetet) különösképpen alkalmasak. Azonban Hugh Huxley 1953-ban közölte le, hogy a vastag filamentum nem rövidül a kontrakció alatt, majd ő és Andrew Huxley eredeti közleménye írta le a csúszó filamentum elméletét, amelyben érvekkel támasztották alá, hogy a vastag filamentum nem kontrahál. Elméletük szerint a vastag és a vékony filamentum egymáshoz képest történő relatív elmozdulása eredményezi az izom rövidülését. Három évvel később Andrew Huxley foglalta először molekuláris és matematikai keretbe a két fajta filamentum feltételezett elmozdulását, ez a mai napig is elfogadott csúszó filamentum modell.



**5. ábra.** A harántcsíkolt izom kereszthid ciklusa. forrás: Figure 10-7 Principles of Anatomy and Physiology, 11/e, 2006, John Wiley & Sons

A csúszó filamentum elmélet alapján az izomrostok erő kifejtése a vastag és vékony filamentumok közötti kereszthidak kialakulásának majd azt követő szinkronizált elmozdulásának következtében jön létre. Ezt a folyamatot kereszthid ciklusnak (cross bridge cycle) nevezik (5. ábra). A troponin komplexek, a vékony filamentum hosszában kb. 38 nm távolságra követik egymást, kijelölve a kereszthidak kialakulásának lehetséges helyeit. Kiseb mint  $10^{-6}$  M kalcium jelenlétében a TnC nem köt kalciumot, az inhibitoros TnI alegység ráfekszik az aktin-miozin kötésre alkalmas régiójára, az izom relaxált állapotban van. Ha az ionizált kalciumszintje eléri a  $10^{-6}$  M értéket, a TnC kalciumionokat köt, eltávolodik a vékony filamentumtól és elhúzza magával az inhibitoros TnI alegységet, is. Az aktin-miozin kölcsönhatás, a kereszthid kialakul. A kontrakció befejeztével, a miozin molekula feji részéhez ATP kapcsolódik (5. ábra bal oldal), az aktomiozin kapcsolat, azaz a kereszthid szétválik, az izom elernyed. Az újabb kontrakció kezdetén a miozin fej ATPáz aktivitásának hatására a kötött ATP ADP-re és anorganikus foszfátra bomlik. Az ADP kötve marad a miozin fejen és kialakul a kereszthid kapcsolat a vékony filamentum egyik aktin monomer kötőhelyével. Ezt követi a miozin feji és nyaki részének konformációváltozása, egy biccentésszerű elmozdulás, ami a kapcsolt vékony filamentumot a szarkomer közepe (H sáv) felé mozdítja el. Ezalatt az ADP leválik az aktomiozin komplexről, mely a következő ATP kapcsolódásáig stabilan fennmarad. Az új ATP kapcsolódása közvetlen feltétele az izom elernyedésének (ATP hiányban kialakuló rigor állapot megfigyelhető a hullamerevség kialakulása során). Extrém erős (túlhajsolt, nem kellően edzett) izommunka során az izomzat alacsony ATP-szintje révén az izommerevség hirtelen, egyik pillanatról a másikra állhat be a további izommunkát lehetetlenné téve. A miozin molekula önmagában minimális ATP bontó aktivitással rendelkezik. Az aktinnak nincsen ATPáz aktivitása. A két fehérje együttesen, ATP hidrolízis magnéziumion jelenlétében a miozin saját ATPáz aktivitásánál kb. 100-szor intenzívebben bontja az ATP-t. Amennyiben a rendszerhez a vékony filamentum többi

fehérjekomponensét, a tropomiozint és a troponin komplex tagjait is hozzáadjuk az ATPáz aktivitás huszad részére csökken. Ezt a jelentősen csökkent aktivitást ismét a maximális szintre lehet emelni, ha a rendszerhez mikromoláris koncentrációban kalciumionokat adunk. Mindez arra utal, hogy a tropomiozin, troponin komplex kalciumérzékenyvé teszi az izom kontraktilis rendszerét, ezáltal meghatározó jelentősége van a kontrakció/relaxáció szabályozásában.

Izotóniás kontrakcióban a kereszthíd ciklus erőcsapás lépése során a vékony filamentumok olyan mértékben mozdulnak el a vastag filamentumokhoz képest, hogy a következő troponin komplex által megjelölt kereszthíd kötőhelyek a miozinféjek számára elérhető távolságra kerülnek és a következő kereszthíd ciklus ott fog lezajlani, az izom rövidül.

Tehát röviden a kontrakció létrejöttéhez kalcium kell, ennek jelenlétében kialakul a kereszthíd, a vastag filamentum elmozdul, majd az újabb kereszthíd kialakulása előtt a korábban kialakult kereszthíd felbomlásához ATP energiájára van szükség.

Az izomrost az élettanban sok helyen tapasztalható minden vagy semmi törvény alapján működik. Vagyis ha egyszer az izomrost ingerületbe kerül a mozgatóneuronon keresztül, akkor a (feltételezve a működéshez szükséges faktorok jelenlétét) összehúzódik. Az egész izom erejét azzal tudjuk befolyásolni, hogy egyidejűleg hány izomrost kerül aktiválásra a kontrakció során a mozgatóneuronok által. Átlagos esetben a rostok minegy 30%-t használjuk, és az edzés egyik legfontosabb feladata éppen az, hogy növelje a kontrakció során az izomban működő izomrostok számát. Ezt az izom neuromuszkuláris adaptációjának nevezzük.

### **A csúszó filamentum elmélet korlátai**

Az excentrikus kontrakciót nem lehet jól a jelenleg elfogadott csúszó-filamentum modellel magyarázni, hiszen a modell lényege, hogy a létrejön az aktin-miozin kapcsolat, a miozin konformációváltozást szenved (biccent), ezáltal létrejön az elmozdulás, majd ATP hatására az aktin-miozin kapcsolat bomlik, és az elmozdulásnak megfelelően újra kialakul.

Az elmélet szerint amennyiben az izomra háruló terhelés nagyobb a miozin feji, nyaki részek erőcsapása során kifejtendő erőnél, a filamentumok egymáshoz képest nem mozdulnak el, az újabb kereszthidak ugyanott alakulnak ki ahol az előző kontrakcióban voltak. Ez az izometriás kontrakcióra jellemző állapot, ha a súly alátámasztott. Ha nem, excentrikus izommozgás jön létre, amikor az újabb kereszthidak „hátrébb” alakulnak ki, mint ahol az előző kontrakcióban voltak.

Miért nem lehet megnyúlás a kontrakció alatt?

1. a miozin konformációváltozása csak egyirányú lehet, ha a kereszthíd kialakult az aktinnal
2. ha lehetséges az ellenkező irányú konformációváltozás, akkor ezt miképpen szabályozom, és miért van szükség egyáltalán antagonistá izmokra?
3. egy másik magyarázat szerint a vastag filamentum, amikor az aktin-miozin kapcsolat megszakad, hátrafelé mozdul el, mégpedig többet, mint amennyit a konformációváltással előre tudnának mozdulni. Alátámasztja ezt az elméletet, hogy az excentrikus izommozgás csak akkor valósítható meg, ha valamilyen erő nyújtja az izmot, aktívan hosszabbodni nem tud. Ám ennek ellenére számos kérdés vetődik fel ezen magyarázattal kapcsolatban.

Először is a hátrafelé irányuló elmozduláshoz a vastag filamentum összes miozinmolekulájának (250-300 miozin/filamentum) egyszerre kellene elengednie a vékony filamentum kötőhelyeit. Az egyszerre történő elengedés biztosan csak úgy valósulhat meg ha a kontrakciót kiváltó kalcium ionok diffúziója a szarkoplazmás retikulumból egyszerre éri el a kötések kialakulásáért felelős troponin komplexet és az ATP hatására ezek egyszerre szakadnak fel. Ráadásul, ha a vastag és vékony filamentum közötti összes kereszthíd egyszerre szakadna fel, akkor ennek igaznak kellene lenni az izom összes izomrostjának összes szarkomerjére, ami viszont kevésbé valószínű. Ellentmond az egyidejű, szinkronizált aktin miozin kapcsolatnak az, hogy ilyen

esetben excentrikus izommozgás folyamán mindig csak egy (vagy ennek többszöröse) kötőhely távolságnyt tudna az aktin-miozin elmozdulni, ami az izom nem folyamatos, hanem léptetéses kontrakciójához vezetne (az egyszerű egyenáramú motorok és a léptetőmotor közötti alapvető eltérésekhez hasonlóan). Sokkal valószínűbb, hogy ha aktin-miozin kereszthidak teljesen véletlenszerűen, a kalcium diffúziós frontjának megfelelően alakulnak ki, és hasonló sebességgel, az ATP helyi kínálatának függvényében szűnnek meg. Amennyiben bármiféle szinkronizáció előfordul, az sokkal inkább egy százlábú szerű perisztaltikus mozgás lehet, mintsem az aktin-miozin kereszthidak teljes összhangja.

A fentiek alapján tehát az excentrikus izommunka alatt, mikor az izomrostok valamilyen külső erő hatására megnyúlnak, az aktomiozin kötések inkább mechanikai hatásra bomlanak szét, minthogy végigmenjenek a normál ATP-függő szétkapcsolódáson. Ez azonban nagy feszülést eredményezhet a szarkomerek szerkezetében, amely olyan sejt szintű mikrosérüléseket okoz az izomban, mint például a sejtmembrán, a t-tubulusok, a myofibrillumok, a szarkoplazmatikus retikulumok, vagy akár a mitokondriumok sérülése. Ezek a sérülések magyarázatot adhatnak arra, hogy miért jár fájdalommal az excentrikus kontrakció és miért alakul ki sokkal gyakrabban izomláz ezekben a mozgásformákban.

Végül meg kell említeni, hogy az excentrikus izomkontrakció sajátos idegrendszeri tevékenység hatására jön létre. Érdekes módon, általában a maximális excentrikus kontrakció alatt kisebb neurális aktivitás figyelhető meg, mint a koncentrikus kontrakció alatt, így feltételezhető, hogy az excentrikus kontrakció alatt az izom csökkent erő kifejtéssel dolgozik.

### **Az excentrikus izomműködéshez kapcsolódó néhány érdekesség:**

#### ***Az izomláz***

Az izomláz a testmozgás után jelentkező, leginkább nagy megterhelések és edzetlen izmok esetén fellépő izomfájdalom, amely a testmozgást követő 12-24 órában alakul ki, csúcspontját 24-72 óra elteltét követően éri el, majd fokozatos csökkenés után kb 7 nap múlva szűnik meg teljesen. Az izom mechanikai hiperalgégiája az izom kontrakciójakor vagy nyújtásakor, esetleg nyomásakor jelentkezik, nyugalomban viszont nem megfigyelhető. Az érintett izom vagy izomcsoport erő kifejtése jóval gyengébb, mozgása és mozgatása nehézkes és fájdalmas, nagyfokú érzékenységgel és feszességgel párosul, súlyos esetben a hétköznapi mozgásban is akadályoz. Biokémiai jellemző továbbá a vérben a kreatin-kináz enzim szintjének nagyfokú emelkedése (természetesen a vázizomra jellemző CK-MM izoforma). Ritka és súlyos esetekben az izomsérülésből származó metabolitok a vese működését is veszélyeztethetik. Angol terminológiában az izomláz mint „muscle fever” kevésbé használatos, az elnyúló kezdet miatt inkább a „delayed onset muscle soreness (DOMS, elnyújtott kezdetű izomfájdalom)” néven nevezik. Az izomláz mechanizmusát először 1902-ben Theodore Hough írt le részletesen. Korábban hosszú évtizedekig az edzetlen izom hirtelen terhelése miatt kialakuló anaerob glükolízis végtermékeként termelődő tejsavat (pH csökken(t)és, fájdalomérző receptorok direkt ingerlése, ozmotikus aktivitás) okolták az izomláz fő okaként. Azt is feltételezték továbbá, hogy az izomláz az izom további terhelésére megszűnik (megugró metabolikus aktivitás, növekvő oxigénkínálat, korábban termelődött tejsav fokozott kimosása és lebontása, stb.). Ennek az elméletnek az egyik legfőbb ellentmondását az jelenti, hogy a koncentrikusan működő glikolitikus izmok ezek szerint kifejezetten ki vannak téve az izomláz kialakulásának. Mára az izomláz tejsavas elmélete elvetésre került és a szakemberek egyetértenek abban, hogy az izomláz kialakulása sokkal összetettebb folyamat. Először is az izomláz jellemzően nem az összes, hanem sokkal inkább csak az excentrikusan működő izomban alakul ki, függetlenül annak éppen aktuális edzettségétől. Az izometriásan működő izomban jóval kisebb, míg a koncentrikusan működő izomban szinte elenyésző az izomláz kialakulásának valószínűsége. Az excentrikus mozgást követően viszont már valóban mutatkozik izomláz-érzékenység a különböző rosttípusok között (lásd később). Az excentrikus izommozgás miatt az

izomrostokban keletkező mikroméretű mechanikai károsodások (elektronmikroszkóppal leginkább a Z vonal károsodása figyelhető meg) játszanak elsősorban szerepet a jelenség kialakulásában, majd egy erre épülő komplex mechanizmus alakítja ki a jellegzetes klinikai képet. Az szövetek mikrosérülése miatt gyulladásos reakció alakul ki, az ehhez társuló ödéma képződés miatt az izomsejtek közötti térben megnő a nyomás és ennek hatására jönnek ingerületbe a fájdalomérző receptorok. A mikrokárosodások mellett a kalcium, ami normál körülmények között a szarkoplazmás retikulumban tárolódik, a relatív ATP hiány következtében megfigyelhető SERCA enzim aktivitásának elégtelensége miatt felhalmozódik az endoplazmában. A többlet kalcium proteázok és foszfolipázok aktiválódásához vezet. Ez egyrészt további fehérje lebontáshoz és szerkezeti elégtelenséghez, másrészt gyulladásos mediátorok valamit hisztamin és kálium akkumulációhoz vezet.

Az izomláz folyamán az izomban megfigyelhető igen jelentős adaptációs/repair folyamatok fontos és érdekes szerepet játszanak. Az excentrikus izommozgást és az izomláz kialakulását követő második héten az izom feszesége és a fájdalom jelentős csökkenése után elmúlik, ami igen erőteljes adaptációs folyamatra hívják fel a figyelmet. Ezek szerepet játszhatnak az izom további túlterhelés elleni védelmében, és kitüntetett célpontot jelentenek az izom rehabilitációjában (pl. sérüléseket követően vagy izombetegségekben) és számos egyéb klinikai alkalmazásban

### ***Az izom nyújtásos energiatárolási képessége***

Megfigyelhető, hogy az ugyanolyan sebességgel végrehajtott koncentrikus izomkontrakció több energiát igényel, mint az excentrikus kontrakció. A nyújtás hatására megnőhet az izmok feszülése, elasztikus energia tárolódhat a passzív elasztikus elemekben. Fontos kérdés, hogy fel lehet-e használni az izmok elasztikus komponenseinek megnyúlását rugalmas energia tárolására, és ez az energia felhasználhatóvá válik-e a mozgás későbbi fázisában, ezzel növelve a hatékonyságot?

Az izmok működésénél három egységet különböztetünk meg: a kontraktilis elemeket, az ezekkel párhuzamosan kapcsolt elasztikus elemeket, és a mindkettővel sorba kapcsolt elasztikus elemeket. Ez a három egység együtt felelős az izmok biomechanikai tulajdonságaiért. Az izom elasztikus komponenseit kötőszövet alkotja, ami az izom kb 10-15%-a.

A párhuzamos-elasztikus komponens egy nyugalmi állapotú izom megnyúlásakor a filamentumok csekély ellenállása ellenére egy növekvő ellenállást eredményez. Minden izmot kívülről egy kötőszövetes réteg burkol. Ez a réteg válaszfalakat bocsát az izom állományába. Ezek a válaszfalak az izmot elsődleges, másodlagos és harmadlagos nyalábokra tagolják. Bennük futnak az izom véreire és idegei. Végül is a kis válaszfalak (endomysium) az izomrostokat határolják. Az izmok felszínét a saját kötőszöveti hüvelyükön kívül, még egy kötőszövetes izompólya (fascia) is borít. Általában minden fascia csak egy izmot borít, de ismerünk speciális fasciákat is, amelyek több izmot, vagy izomcsoportot vesznek körül (pl. combpólya, lábszárpólya).

Az izomhas a két végén inakban végződik, ami tömötrostos kötőszövetből álló selymesfényű szalag. Ezt lazarostos kötőszövetből álló hüvely borítja. A végződésük közül az egyik az eredés, a másik a tapadás. Az izomnak az a vége adja az eredést, amelyik az izom összehúzódásakor nem mozdul el. Tapadásnak pedig azt a véget nevezzük, amelyik összehúzódáskor mozgásban van. Ezeket az elemeket soros-elasztikus komponensnek nevezzük.

### ***Az izom endogén elasztikus rendszere, a titin***

A titin, mint az izom endogén elasztikus rendszere, molekuláris rugóként működve felelős az izomsejt passzív erejének kialakításáért a kontrakció alatt. A tárolt energia a relaxáció, vagy akár az excentrikus kontrakció folyamán is felszabadulhat, biztosítva az izom nyúlását. Ez a szervezetben található legnagyobb és egyben a legnagyobb ismert fehérje, hossza több mint 1  $\mu\text{m}$ , molekulatömege izomerektől függően 3,5-3,8 millió Da. Összesen mintegy 33000 aminosavból áll (összegképlete érdekességképpen

$C_{169723}H_{270464}N_{45688}O_{52243}S_{912}$ ). Az aktin és a miozin után a titin az izomszövet harmadik legnagyobb mennyiségben előforduló fehérjéje, ami egy átlagos felnőtt emberben mintegy 0,5 kg titint jelent. A titin a génje (TTN) tartalmazza a legnagyobb mennyiségű exont, összesen 363-t egyetlen génen belül, és ezek között található a leghosszabb ismert exon is, ami 17106 bázispárnyi hosszú.

Összesen 244, egyénileg összehajtogatott domént tartalmaz, amelyek szét és összetekeredése felelős a titin specifikus sajátságaiért. A titin a szarkomer Z csíkja és az vastag filamentum között (a molekula N-terminális vége alkotja a Z csík régiót, míg a C-terminális vége a M sáv régiót) kifeszülve fontos szerepet tölt be a harántcsíkolt izom működésében. A titin ezáltal átéri a nyugalmi szarkomerhossz felét. Ez a protein felelős a Z vonalnál az erőátvitelért, valamint az I sáv régiójának nyugalmi tenziójáért. Feszülés alatt szűkíti az izom mozgástartományát, ezáltal az izom nyugalmi feszességéért felelős. A titin aminosavsorrendjében, elsősorba a I-sávhoz tartozó régió aminosavsorrendjében található variációk magyarázzák a egyrészt a különböző titin izomerek és ezzel együtt a különböző típusú izmok eltérő mechanikai tulajdonságait. A titin ezen túl kötőhelyet biztosít a legkülönbözőbb egyéb izomfehérjéknek, így mintegy templátul szolgál az izom(sejt) kontrakciós rendszerének összeszerelődéhez, és ezen kívül a kromoszómák egyik strukturális fehérjéjeként is azonosították.

### **Nyújtásos-rövidüléssel szembeni kontrakció**

Életszerű körülmények között az egyes kontrakciótípusok nem különülnek el egymástól. Az esetek többségében a helyváltoztató mozgásunk során az izmok koncentrikus kontrakcióját (rövidülését) megelőzi azok excentrikus kontrakciója (megnyúlása). Ezt a kapcsolt működést nevezik nyújtásos-rövidüléssel szembeni (stretch-shortening cycle, SSC) ciklusnak.

Maximális erő kifejtéssel végrehajtott mozgások esetén az izmok által kifejtett erőt az esetek többségében az ízületi nyújtást ízületi hajlítás előzi meg, ami az izmok excentrikus kontrakciójával jár a koncentrikus kontrakciót megelőzően. Ekkor a koncentrikus szakaszban mért teljesítmény nagyobb ha azt excentrikus szakasz megelőzi meg. Az izmok előzetes nyújtásának nagysága, időtartama, a nyújtás során alkalmazott külső terhelés nagysága mind befolyásolják az azt követő izomrövidülés alatti munkavégzést, többek között az előző fejezetben tárgyalt elasztikus energiatárolás miatt.

Az izom megnyújtását követő koncentrikus kontrakció alatt létrejövő nagyobb munkavégző képességre egy másik magyarázat az, hogy az izom megnyújtásának hatására a központi idegrendszeri vezérlés vagy a gerincvelői reflex hatására kiváltott ingerület eredményeként megnő a rostok kontraktilis elemeinek aktivációs szintje, ami nagyobb erő kifejtést tesz lehetővé a koncentrikus fázisban.

### **Izomrost típusok és az excentrikus kontrakció**

A különböző terhelésnek kitett, más funkciót ellátó vázizmok morfológiai, élettani és biokémiai szempontból eltérőek. A vörös izmok lassú, kitartó, tónusos mozgást végeznek, inkább a helyzetmegtartó kontrakciókhoz adaptálódtak. A fehér izmok viszont gyors, precíz mozgásokat viteleznek ki, hypertrophiára inkább kapacitálhatóak, de fáradékonyak. A különbség oka az eltérő izomrost összetétel. Biokémiaiilag a következő rosttípusok különböztethetők meg:

- a leggyorsabb összehúzódású, fáradásérzékeny IIB, vagy gyors glikolitikus,
- a kissé lassabb, fáradás rezisztens IIA, vagy gyors oxidatív-glikolitikus,
- és a lassú, extrém fáradástűrő I, vagy lassú oxidatív típusú izomrostok.

Korábban leírták a harmadik gyors összehúzódású rosttípust, a IID-t (néha IIX-nek nevezik). A rostok különböző ATPáz aktivitású miozin izoformákat tartalmaznak és az aktivitás arányos a rost összehúzódási gyorsaságával. Izolált izomrost fragmentumok biokémiai analízise alapján négy miozin nehéz láncot (MHC) azonosítottak. Tehát az egyes izomrostok a megfelelő miozin nehéz láncot tartalmazzák, azaz MHC IIB-t, MHC IID-t, MHC IIA-t és MHC I-et. A különböző izomrost típusok érzékenysége az excentrikus kontrakciót követő izomerő csökkenésre jelentősen különböző. A leginkább érzékeny

izomrost típus a IIA/IIX, ill. a IIA, míg a legkevésbé érzékenyek közé az I típusú MHC-t tartalmazó rostok tartoznak.

### **Összefoglalás**

Az excentrikus vagy nyújtásos kontrakció az izmok hétköznapi is megfigyelhető kontrakciója, ami egyedül a gravitáció irányába történő mozgás fékezését szolgálja. Az izom aktív megnyúlása húzóerő nélkül nem megvalósítható. Az excentrikus kontrakció pontos molekuláris mechanizmusa nem teljesen ismert, a csúszó filamentum modell nem ad kielégítő magyarázatot erre a mozgásformára. A leginkább elfogadható magyarázat szerint az excentrikus izommozgásban az újonnan kialakuló kereszthidak „hátrébb” alakulnak ki, mint ahol az előző kontrakcióban voltak. Az excentrikus izommozgásban a koncentrikusnál kevesebb izomrost vesz részt, ahol pont a kevés izomrost (és emiatt összességében kevesebb kereszthíd) miatt a kereszthidak feltehetően inkább mechanikai hatásra bomlanak szét, minthogy végigmenjenek a normál ATP-függő szétkapcsolódáson. De akkor excentrikus izommozgásban miért fárad el az izom, és miért fogyaszt ATP-t?

## **Engedélyek:**

Izomláz fejezethez: Reprinted with permission of the American College of Sports Medicine. Copyright © 2011 American College of Sports Medicine. This brochure was created and updated by William Braun, Ph.D., and Gary Sforzo, Ph.D. It is a product of ACSM's Consumer Information Committee. Visit ACSM online at [www.acsm.org](http://www.acsm.org).

## **Felhasznált irodalom**

1. Ádám – Dux – Faragó -Fésűs – Machovich – Mandl – Sümegi: Orvosi Biokémia – Egyetemi tankönyv, II. kiadás. Szerkesztette: Ádám Veronika, Medicina, Budapest (2001)
2. Braun W, and Sforzo G. American College of Sports Medicine information about DOMS. Copyright © 2011 American College of Sports
3. Choi SJ, Lim JY, Nibaldi EG, Phillips EM, Frontera WR, Fielding RA, Widrick JJ. Eccentric contraction-induced injury to type I, IIa, and IIa/IIx muscle fibers of elderly adults. *Age (Dordr)*. 34(1):215-26. (2012)
4. Csoknya Mária, Wilhelm Márta A sportmozgások biológiai alapjai I. Pécsi Tudományegyetem, Szegedi Tudományegyetem, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Eszterházy Károly Főiskola, Dialóg Campus Kiadó-Nordex Kft. (2011)
5. Delayed\_onset\_muscle\_soreness:  
[http://en.wikipedia.org/wiki/Delayed\\_onset\\_muscle\\_soreness](http://en.wikipedia.org/wiki/Delayed_onset_muscle_soreness)
6. Fonyó Attila: Az Orvosi Élettan Tankönyve. Egyetemi tankönyv V. kiadás Medicina, Budapest, (2011)
7. Guba Ferenc. Orvosi Biokémia. Egyetemi tankönyv, második, átdolgozott kiadás. Medicina, Budapest (1988)
8. Herzog W. Mechanisms of enhanced force production in lengthening (eccentric) muscle contractions. *J Appl Physiol* (1985). 116(11):1407-17. (2014)
9. Herzog W. The role of titin in eccentric muscle contraction. *J Exp Biol* 217(Pt 16): 2825-2833. (2014)
10. Hough T. Ergographic studies in muscular soreness. *American Journal of Physiology* 7:76–92. (1902)
11. Huxley AF, Niedergerke R. Structural changes in muscle during contraction; interference microscopy of living muscle fibres. *Nature*. 173(4412):971-3. (1954)
12. Huxley AF. Muscle structure and theories of contraction. *Prog. Biophys. Biophys. Chem.* 7, 255-318. (1957)
13. Huxley H, Hanson J. Changes in the cross-striations of muscle during contraction and stretch and their structural interpretation. *Nature*. 173(4412):973-6. (1954)
14. Huxley, HE. Electron microscope studies of the organisation of the filaments in striated muscle. *Biochim. Biophys. Acta* 12, 387-394. (1953)
15. Huxley, HE. The mechanism of muscular contraction. *Science* 164, 1356-1366. (1969)
16. Huxley, H. and Hanson, J. Changes in the cross-striations of muscle during contraction and stretch and their structural interpretation. *Nature* 173, 973-976. (1954)
17. <https://www.painscience.com/articles/eccentric-contractions.php>
18. [https://en.wikipedia.org/wiki/Muscle\\_contraction#Eccentric\\_contraction](https://en.wikipedia.org/wiki/Muscle_contraction#Eccentric_contraction)
19. <http://en.wikipedia.org/wiki/Titin>
20. Kenney WL, Wilmore J, and Costill D. *Physiology of Sport and Exercise*, Fifth Edition.
21. Kopper Bence. Az izomaktiváció, az elasztikus energia és a kinematikai mozgásminta hatása a függőleges felugrás eredményére. Doktori értekezés Semmelweis Egyetem Sporttudományi Doktori Iskola, Budapest (2012)



**Pályázat címe:** A 21. század követelményeinek megfelelő, felsőoktatási sportot érintő differenciált, komplex felsőoktatási szolgáltatások fejlesztése a Dél-alföldi Régió felsőoktatásában  
**Pályázati azonosító:** TÁMOP-4.1.2.E-13/1/KONV-2013-0011

---

22. Rácz Gábor. Sarcoplasmaticus reticulum  $Ca^{2+}$  ATPáz és miozin nehéz lánc izoformák kifejeződése patkány vázizmokban. Szakdolgozat. Szent-Györgyi Albert Orvostudományi Egyetem, Szeged, 1999
23. Váczi Márk. A térdfesztítő izmok excentrikus és koncentrikus terhelésének mechanikai és élettani konzekvenciái. Doktori értekezés. Semmelweis Egyetem Sporttudományi Doktori Iskola, Budapest 2010