

Lihaskudos ja lihaksen supistuminen

Ihmisen kehossa on kolmenlaista lihaskudosta: sydänlihaskudosta sekä sileää ja poikkijuovaista lihaskudosta. Poikkijuovainen lihaskudos muodostuu 5-50 mm pitkistä ja 10-100 μm paksuisista lihassyistä. Kukin lihassy on täynnä pituussuuntaisia fibrillejä, jotka puolestaan koostuvat ohuista filamenteista. Fibrillin muodostavat pitkässä jonossa peräkkäin olevat sarkomeereiksi kutsutut lihaksen toiminnalliset perusyksiköt, joiden pituus on noin 2 μm . Sarkomeeri muodostuu aktiini- (*thin*) ja myosiinifilamenteista (*thick*), jotka sijaitsevat toisiinsa nähden lomittain.

Lihaksen supistuminen perustuu lihaksessa olevien aktiini- ja myosiinifilamenttien liikkeeseen toisiinsa nähden. Kun lihakseen alfamotoneuronin kautta saapunut aktiopotentiaali saapuu motoriseen päätelevyyn, se leviää paitsi pitkin lihassyyn kalvoa, sarkolemmaa, (samoin kuin aksonin kalvossa), niin myös lihassyyn sisään erityistä T-järjestelmää pitkin. Kun aktiopotentiaali (depolarisaatioaalto) leviää T-järjestelmään, vapautuu sarkoplasmaattisesta kalvostosta (lihaksen sisäisen solulimakalvoston nimitys) kalsiumioneja, jotka sitoutuvat troponiiniin. Se taas siirtää tropomyosiinin syrjään peittämästä aktiinin aktiivisia kohtia, minkä seurauksena aktiini pääsee reagoimaan myosiinin kanssa.

Aktiinin ja myosiinin välisessä reaktiossa myosiiniosasten ulkonevat päät tarttuvat kemiallisen sidoksen avulla kiinni aktiiviseen kohtaan (tätä kutsutaan poikittaissillan muodostumiseksi) ja kankeavat aktiinia ohitse. Yhdellä kankeamisliikkeellä sarkomeerin pituuden muutos on vain noin 1% sen alkuperäisestä pituudesta. Tästä johtuen kankeamisliikkeet toistuvat: sidokset irtoavat ja myosiiniosasten ulkonevat päät siirtyvät uusiin aktiivisiin kohtiin. Filamentit liukuvat näin toistensa lomiin, sarkomeerit lyhenevät ja lihas supistuu. Maksimaalinen lihassupistus edellyttää kankeamisliikkeiden toistamista tyypillisesti noin 50 kertaa.

Cytoskeleton (s. 223)

Cytoskeleton eli "soluluuranko" on jokaisessa solussa oleva rakenne, jonka tehtävänä lihassoluissa on toimia aktiini- ja myosiinifilamenttien ohella myofibrillien voimantuotossa lähinnä filamenttien kohdistamisessa toisiinsa ja välittää muodostunut voima sarkomeerista luurankoon. Sen katsotaan muodostuvan kahdesta "ristikosta", endo- ja eksosarkomeerisesta soluluurangosta. Endosarkomeerinen soluluuranko vastaa aktiini- ja myosiinifilamenttien asennon säilymisestä sarkomeerissa ja eksosarkomeerinen soluluuranko ylläpitää myofibrillien lateraalista sijaintia toisiinsa nähden.

Endosarkomeerinen soluluuranko koostuu pääasiassa titiinistä ja nebuliinista. Titiini kiinnittää myosiinifilamentinmyofibrillin välilevyyn (Z), minkä seurauksena filamenttien keskinäinen sijainti ja asento säilyvät. Nebuliini taas säätelee aktiinifilamentin pituutta ja toimii yhtenä komponenttina aktiini- ja myosiinifilamenttien välisessä vuorovaikutuksessa.

Eksosarkomeerinen soluluuranko muodostaa yhteyksiä, joiden avulla aktiini- ja myosiinifilamenttien välisten kankeamisliikkeiden yhteydessä muodostuva voima välittyy lihaksen sisäiseen yhdyskudokseen ja edelleen luurankoon. Se koostuu myofibrillien välisistä välifiibereistä, joita on myös lihasfiibereiden välissä, ja keskeiskiinnikkeistä (costameerit), jotka kiinnittävät myofibrillitsarkolemmaan ja lihasfiiberit endomysiumiin tai lihas-jänne-liitokseen.

Jänne (s. 225)

Jänne on joustava, kollaageenisyistä koostuva nauhamainen muodostuma, joka yhdistää lihaksen luhun. Jänteen perustehtävinä on välittää voima lihaksesta luurankoon ja toimia elastisen energian varastoina. Yleensä jänne jatkuu lihaksen sisälle aponeuroosina; tällainen rakenne on tyypillinen erityisesti pennaatorakenteisille lihaksille. Jänteet ja ligamentit ovat perusrakenteeltaan samanlaisia: ne erottaa toisistaan se, että jänteitä on lihasten ja luiden välillä, ligamentit yhdistävät luita toisiinsa.

Normaali, terve jänne koostuu rinnakkaisista, lähekkäin pakatuista kollageenisyistä. Syyt ovat enimmäkseen tyyppi I kollageenisyitä, mutta myös tyyppin syitä III ja V on jänteissä. Kollageenisyitä pitävät yhdessä muut proteiinit, lähinnä proteoglykaani, dekoriini ja aggrekaani.

Ennen fyysistä ponnistelua tapahtuvalla lämmittelyllä on jänteiden toimintakyvyn kannalta merkittävä rooli. Jännettä voidaan verrata geeliin, jonka jäykkyys lisääntyy "häiriön" seurauksena. Jänteen tapauksessa tämä näkyy siten, että lämmittelyn ansiosta jänne kestää suurempaa rasitusta vaurioitumatta. Kokonaisuutena ottaen jänteen viskoelastisuus on kuitenkin vähäisempää kuin muilla biologisilla kudoksilla: jänteen tehtävänä on toimia voiman välittäjänä, mistä johtuen tietty jäykkyys on välttämätöntä.

Jänteiden toimintakyvyllä on taipumus heikentyä vähäisen käytön (esim. immobilisaatio, vuodelepo), ikääntymisen ja steroidien käytön seurauksena ja parantua jatkuvan liikunnan ansiosta. Noin 40-50-vuoden iässä jänteissä alkaa kuitenkin tapahtua peruuttamattomia muutoksia, jotka tekevät niistä kokonaisuutena aiempaa heikempiä.

Sensoriset reseptorit (s. 232) / Nivelreseptorit (s. 238) / Lihassukkulan rakenne ja toiminta

Sensoristen reseptoreiden perustehtävänä on tarjota järjestelmälle tietoa sen omasta ja sen ympäristön tilasta. Ihmiskehossa on monenlaisia sensorisia reseptoreita, joita voidaan luokitella niiden sijainnin, toiminnan tai rakenteen perusteella. Reseptoreita voidaan jaotella myös sen mukaan, aistivatko ne järjestelmän itsensä tuottamia vai ulkoisia ärsyksiä. Järjestelmän itsensä tuottamia ärsyksiä aistivia sensorisia reseptoreita ovat ihmisen neuromuskulaarisessa järjestelmässä lihassukkulat, jänne-elimet ja nivelreseptorit. Ulkoisia ärsyksiä aistivia reseptoreita on mm. silmissä, korvissa ja ihossa. Ne aistivat mm. lämpötilaa, kosketusta ja kipua.

Lihassukkula on monimutkaisin ääreishermoston sensorisista reseptoreista. Sen toiminta liittyy lihaksen venytyksen ja lihasjännityksen tiedostamiseen aistintaan sekä lihasliikkeiden säätelyyn: sen tehtävänä on aistia sitä ympäröivien supistus- ja venytystilaa sekä välittää tätä tietoa keskushermostoon. Se koostuu 2-10 sukkulan sisäisestä lihassyystä ja hermosyistä. Intrafusaalisyyt ovat ohuempia kuin sukkulan ulkopuoliset ektrafusaalisyyt. Alfamotoneuronit muodostavat liitoksen ektrafusaalisyyhin, lihassukkulan sisällä efferentihermotuksen hoitavat gammamotoneuronit. Jokaisesta lihassukkulasta lähtee keskushermostoon ainakin kaksi aistinhermon syytä. Lihassukkulan tarjoaman lihaksen venytysinformaation avulla keskushermosto voi määrittää nivelkompleksin sijainnin ja asennon, minkä lisäksi venytys voi viestiä keskushermostolle kompleksin ulkoisista häiriöistä.

Jänne-elimet sijaitsevat nimensä mukaisesti lihas-jänneliitoksessa. Ne ovat huomattavasti lihassukkulaa yksinkertaisempia reseptoreita, jotka aistivat lihaksesta tulevaa tietoa koskien kehon asentoa ja liikkeitä. Ne reagoivat lihasjännitykseen (= lihaksen tuottamaan voimaan), säätelevät lihaksen supistumista ja estävät liian voimakkaat tai nopeat lihaksen supistukset. Jänne-elinten suojaava vaikutus perustuu alfamotoneuronien inhibitioon.

Nivelreseptorit ovat nivelessä sijaitsevia mekanoreseptoreita. Niitä ei voi määrittellä yhtä tarkasti kuin lihassukkulaa tai jänne-elintä, vaan nivelreseptorien sijainti, tyyppi ja toimintatavat vaihtelevat huomattavastikin. *Ruffinin päätteet* aistivat nivelen liikkeitä, kulmanopeutta ja nivelen sisäistä painetta. *Pacinin kappaleet* ovat paine- ja värinäaistin aistinelimiä, joissa keskellä olevaa hermosyytä ympäröivät useat ohuet sidekudossälöt. Ne aistivat myös kiihtyvyyttä. *Golgin päätteet* monitoroivat ligamenttien jännitystä erityisesti liikkeiden äärialueilla. *Vapaat hermopäätteet* tuottavat tietoa nivelen sijainnista, siirtymistä, nopeudesta ja kiihtyvyydestä sekä niveleen kohdistuvista haitallisista ärsyksistä.

Iholla olevat reseptorit ovat pääasiassa mekanoreseptoreita, ja ne aistivat vain ulkoisia ärsyksiä. Niitä on neljää tyyppiä: Merkelin kappaleita, Meissnerin rinkeräsiä, Ruffinin päätteitä ja Pacinin kappaleita. *Merkelin kappaleet* aistivat vain vertikaalista painetta. *Meissnerin keräset* aistivat paikallista, jatkuvaa painetta, mutta aistimus lakkaa, jos ärsyke jatkuu riittävän pitkään. *Ruffinin päätteet* aistivat ihon venytystä. Ihon suurimpia reseptoreita ovat *Pacinin kappaleet*, jotka aistivat paineen nopeita muutoksia

Ionic bases of action potential (s. 244)

Lepotilassa membraanien – aksonikalvon ja lihassolukalvon – erottamien puolten, eksta- ja intrasellulaaritalan välillä vallitsee tasapaino, lepopotentiaali, joka perustuu solukalvon erottamien tilojen ionikonsentraatioista johtuvien kahden voiman, kemiallisen ja sähköisen voiman tasapainoon. Tällöin solun sisäosa on solun ulko-osaan nähden negatiivisesti varautunut.

Solu voi depolarisoitua esimerkiksi hermovälittäjäaineen vaikutuksesta. Hermovälittäjäainetta sitoutuu solukalvon pinnalla oleviin ionikanaviin saaden ne aukeamaan. Solukalvon läpäisevyys siis muuttuu. Ioneja virtaa soluun ja rikkoo lepojännitteen. Jännitteen muuttuminen aiheuttaa joidenkin Na-kanavien aukeamisen, jolloin natriumioneja virtaa soluun. Joidenkin Na-kanavien aukeaminen aiheuttaa myös vieristen Na-kanavien aukeamisen. Natriumionit ovat varaukseltaan positiivisia, joten Na-ionien virtaus muuttaa solukalvon sisäpinnan varauksen positiiviseksi.

Kun kalvojännite on noin +30 mV, Na-kanavat sulkeutuvat ja pysyvät hetken toimimattomina pysymättä heti osallistumaan mahdollisiin uusiin signaaleihin. Na-kanavien sulkeutuessa kaliumkanavat aukeavat. Kaliumionit ovat natriumioneiden tavoin positiivisia ja kaliumkanavien avauduttua kaliumionit siirtyvät ulos positiivisesti varautuneelta solukalvon sisäpinnalta. Näin kalvojännite palautuu negatiiviseksi, mitä kutsutaan repolarisaatioksi.

Aktiopotentialin syntymekanismi (s. 247)

Lihassolukalvon aktiopotentialia edeltää aina synaptinen potentiali. Näiden mekanismi on samanlainen, mutta synaptinen potentiali ei välttämättä johda aktiopotentialiin lihassolussa, vaan lihassolun aktiopotentialin muodostuminen edellyttää käytännössä tietyn tason eli ns. ärsytyskynnyksen ylittymistä. Jos tämä ärsytyskynnys ylittyy, syntyy aksonikeossa signaali, aktiopotentiali. Aktiopotentiali syntyy kaikki-tai-ei-mitään –periaatteella: aktiopotentialin voimakkuus sinällään ei vaihtele, vaan kun aktiopotentiali syntyy, se syntyy vakiosuuruisena. Jos aksonikekoon tulevan signaalin voimakkuus kasvaa, kasvaa myös aktiopotentialien syttymistaajuus: ts. hermoston välittämän informaation koodaus tapahtuu taajuusmodulaatiolla.

Aktiopotentialin saapuminen presynaptiseen (ennen liitosta sijaitsevaan) terminaaliin, saa aikaan välittäjäaineen (asetyylikoliinin) vapautumisen soluvälitilaan, josta se sitoutuu postsynaptisen kalvon vastaanottiin. Välittäjäaineen sitoutuminen postsynaptiselle kalvolle saa aikaan välittäjäaineohjattujen kanavien avautumisen, ionien virtauksen kalvon läpi ja kalvojännitteen muuttumisen. Kalvojännitteen muuttuminen puolestaan avaa jänniteohjattuja kanavia ja johtaa näin aktiopotentialin etenemiseen postsynaptisessa solussa. Postsynaptiseen soluun vaikuttava signaali voi olla eksitoiva tai inhiboiva. Eksitoiva signaali saa aikaan postsynaptisen kalvon depolarisaation ja inhiboiva puolestaan hyperpolarisaation. Jos depolarisaatio on riittävän voimakas, ylittyy solukalvon kynnysjännite ja aktiopotentiali syntyy. Eksitoivia ja inhiboivia potentialiaaleja synnyttävät eksitoivat ja inhiboivat neuronit, jotka voivat vaikuttaa synapsin molemmiin puolin.

Ärsytys-supistus –kytkentä (s. 251)

Ärsytys-supistus –kytkennällä tarkoitetaan prosesseja, joiden avulla motoneuronin käsky muunnetaan lihasfibereiden tuottamaksi voimaksi. Kytkennässä on neljä perusvaihetta: 1) aktiopotentialin eteneminen sarkolemmaa pitkin, 2) aktiopotentialin leviäminen sisäänpäin poikittaissessa tubulussysteemissä, 3) kytkentään liittyvät ionien siirtymät, jotka mahdollistavat poikittaissiltojen muodostumisen ja 4) poikittaissiltojen muodostuminen aktiini- ja myosiinifilamenttien välille. Poikittaissillat muodostuvat ja irrottavat useaan kertaan lihassupistuksen aikana.

Poikittaissiltojen toimintasykli (s. 253-55)

Kalsiumin aiheuttaman disinhibition seurauksena tapahtuvaa aktiinin ja myosiinin vuorovaikutusta kutsutaan poikittaissiltojen toimintasykliksi. Sykli voidaan jakaa neljään vaiheeseen: 1) muodostus aktiini-myosiini-poikittaissilta purkautuu nopeasti ATP:n sitoutuessa myosiiniin, 2) vapaa myosiini siirtyy kohtaan, jossa se voi kiinnittyä aktiiniin ja samalla ATP hydrolysoituu, 3) vapaa myosiini ja hydrolyysituotteet kiinnittyvät uudelleen aktiiniin ja 4) poikittaissilta tuottaa voimaa ja aktiini hävittää reaktiotuotteet (ATP:n ja piin) poikittaissillasta. Askel neljä on askelista se, joka rajoittaa poikittaissiltojen muodostumisnopeutta. Tämän jälkeen toimintasykli voi alkaa alusta askeleesta 1.

Voima-pituus –riippuvuus (s. 264)

Poikkijuovaisen lihaksen supistusvoima riippuu sarkomeerien pituudesta. Ts., sarkomeerien (ja sitä kautta lihaksen) pituus vaikuttaa siihen, kuinka paljon poikittaissiltoja aktiini- ja myosiinifilamenttien välille voi muodostua. Jokaisella lihaksella on optimipituus, jossa lihaksen voimantuotto on suurimmillaan. Sarkomeerien optimipituus on 2,0-2,2 μm , ja luustolihakset ovat lepotilassa yleensä suunnilleen tässä tehokaimmassa pituudessaan, lepopituudessa.

Kun lihaksen pituus kasvaa (lihas venyy), aktiini- ja myosiinifilamentit joutuvat kauemmaksi toisistaan (ts., ne eivät ole enää koko pituudeltaan rinnakkain), eikä poikittaissiltoja voida muodostaa niin paljon. Jos lihaksen pituus pienenee, aktiinifilamentit menevät toistensa kanssa päällekkäin, mikä myös johtaa aktiinin ja myosiinin välisten reagointimahdollisuuksien (muodostuvien poikittaissiltojen) vähenemiseen ja lihaksen voimantuoton alenemiseen.

Short range stiffness (s. 272)

”Short range stiffness” käsitteenä viittaa ilmiöön, jossa eksentrisen lihassupistuksen aikana lihaksen jäykkyys on alussa suuri (ts., suuri muutos voimassa, mutta pieni muutos lihaksen pituudessa), mutta vähenee supistuksen jatkuessa.

Ilmiö johtuu poikittaissiltojen toiminnasta. Kun lihasta venytetään isometrisestä supistuksesta, kiinnittyneet poikittaissillatkin venyvät, mikä kasvattaa yksittäisen poikittaissillan keskimäärin tuottamaa voimaa. Muutos voiman määrässä riippuu venytyksen nopeudesta: voima kasvaa jatkuvasti hitaissa venytyksissä, mutta nopeissa venytyksissä voima ensin kasvaa ja alkaa sen jälkeen vähentyä. Kun venytys on jatkunut riittävän pitkään, poikittaissillat irtoavat ja kiinnittyvät uudelleen nopeasti: uudelleenkiinnittymisen nopeus voi olla jopa satoja kertoja vastaava nopeus isometrisessä supistuksessa.

Motoristen yksiköiden tyypit (s. 285)

Motorisella yksiköllä tarkoitetaan alfamotoneuronia ja kaikkia sen hermottamia lihassoluja. Kaikki käskyt lihassoluihin välitetään alfamotoneuronien kautta, ja käsky saavuttaa yhden motorisen yksikön lihassolut lähes samanaikaisesti. Eri lihaksissa on eri määrä motorisia yksiköitä, ja motoristen yksiköiden koko vaihtelee: mitä tarkempaa lihastyön kontrollia edellytetään, sitä pienempi motorisen yksikönkin tulee olla.

Motoriset yksiköt voidaan jakaa kolmeen perustyyppiin: S, FR ja FF. S-tyypin motoriset yksiköt ovat hitaasti supistuvia ja hyvin väsymystä kestäviä. Niiden rekrytointikynnys on muita alhaisempi, ja ne koostuvat pääasiassa I-tyypin lihassoluista. FR-tyypin motoriset yksiköt ovat nopeasti supistuvia ja hyvin väsymystä kestäviä. Ne koostuvat pääasiassa IIa-tyypin lihassoluista. FF-tyypin motoriset yksiköt ovat nopeasti supistuvia ja nopeasti väsyviä. Ne ovat kooltaan muita motorisia yksiköitä suurempia, mistä johtuen myös aktiopotentiaalin johtuminen on nopeampaa. Ne koostuvat pääasiassa IIb-tyypin lihassoluista.

Edellä esitetty motoristen yksiköiden jaottelu perustuu eläimillä tehtyihin tutkimuksiin, eikä se olekaan sellaisenaan sovellettavissa ihmisen motorisiin yksiköihin: ihmisen motorisia yksiköitä voidaan jaotella niiden tuottaman tetaanisen voiman ja väsyvyyden suhteen, mutta supistumisajan suhteen jaottelu ei välttämättä ole mielekästä: useimmissa ihmisen lihaksissa on nimittäin sekä hitaasti että nopeasti supistuvia motorisia yksiköitä. Tuotetun voiman ja supistumisnopeuden välillä ei myöskään näyttäisi vallitsevan merkittävää riippuvuutta.

Motoristen yksiköiden rekrytointi erilaisilla lihasjännityksillä (s. 289)

Lihaksen tuottaman voiman määrä riippuu toisaalta rekrytoitavien motoristen yksiköiden määrästä ja toisaalta motoristen yksiköiden syttymistäajuudesta. Motoriset yksiköt rekrytoidaan aina tietyssä, samassa järjestyksessä, ja niiden ”disrekrytointi” tapahtuu tälle järjestykselle käänteisessä järjestyksessä. Rekrytoitavien motoristen yksiköiden suhteellisen osuuden suhde lihaksen tuottamaan suhteelliseen voimaan vaihtelee lihaksittain: esimerkiksi käden lihasten kaikki motoriset yksiköt tulevat rekrytoituiksi helpommin kuin käsivarren lihasten motoriset yksiköt.

Useimmissa tapauksissa motoristen yksiköiden rekrytointijärjestys määräytyy niitä hermottavan motoneuronin koon mukaan: mitä pienempi motoneuroni on, sitä aiemmin sen hermottamat motoriset yksiköt rekrytoidaan. Tätä kutsutaan kokoperiaatteenksi. Lisäksi motoristen yksiköiden rekrytointiin vaikuttavat synapsien sijainti motoneuronin soomaan nähden, vapautuvat välittäjäaineen määrä synapseissa ja motoneuronin sähköiset ominaisuudet.

Resiprookkinen inhibitio (s. 299)

Resiprookkisella inhibitiolla tarkoitetaan lihaksen ja sen vastavaikuttajan (agonistin ja antagonistin) supistumisen välistä koordinaatiota. Niinpä esimerkiksi reidessä takareiden lihakset eivät tyypillisesti supistu samanaikaisesti etureiden lihasten kanssa, koska tämä vaikeuttaisi liikkeen aikaansaamista huomattavasti. Yleisestikin on niin, että tehokas ekstensorilihasten venytys on mahdollista vain, jos vastaava antagonistinen fleksori on inhiboitu interneuronin välityksellä (= resiprookkinen l. vastavuoroinen inhibitio).

Refleksin rooli ihmisen liikkumisessa (s. 304)

Heijaste l. refleksi tarkoittaa jonkin ärsyksen laukaisemaa, aina lähes samalla tavalla tapahtuvaa ilmiötä. Refleksit perustuvat hermostossa oleviin heijaste- l. refleksikaariin.

Refleksi voi olla riipuen sen heijastekaaresta joko mono- tai polysynaptinen heijaste. Monosynaptisessa heijasteessa on vain sensorinen neuroni ja motorinen neuroni, mutta polysynaptisessa heijasteessa näiden kahden neuronin välillä on välineuroni tai välineuroneja. Heijastekaareen kuuluu vähintään kolme osaa: afferentti aistinhermosolu päätteineen, efferentti hermosolu ja sen hermottama elin, efektori. Useimmissa tapauksissa merkittävässä roolissa on myös ns. välineuroni, jossa suurin osa hermoston tietoliikenteestä konvergoituu, ennen kuin se jatkaa matkaansa motoneuroniin.

Syötettä voidaan siis muokata, ennen kuin se saavuttaa motoneuronin, minkä seurauksena vaste ei välttämättä ole stereotyyppinen, vaan se voi vaihdella sen mukaan, millaista tietoa välineuroniin on kokonaisuutena saapunut. Tämä mahdollistaa joustavamman reagoinnin stimuluksiin ottaen huomioon muut asiaan vaikuttavat tilannetekijät.

Refleksiä modifioivia mekanismeja on paljon, mutta niistä eniten tiedetään kahdesta mekanismista: samanaikaisesta inhibitiosta ja presynaptisesta inhibitiosta. Samanaikaisessa inhibitiosta on kyse paikallisesta palautemekanismista, jossa Renshaw'n soluksi kutsuttu välineuroni modifioi refleksiä. Esimerkki tästä on mm. myotaattinen heijaste. Presynaptisessa inhibitiosta saapuvaa afferenttia hermoviestiä muokataan, ennen kuin se saavuttaa motoneuronin. Esimerkiksi venytysrefleksissä on kyse presynaptisesta inhibitiosta, ja presynaptinen inhibitio on yleisestikin merkittävässä roolissa ihmisen liikkumisen säätelyssä.

Lihaksen mekaaninen malli

Lihaskoostuu lihassolukimpusta, jotka koostuvat lihasfiibereistä. Lihaskoostuvat puolestaan sarkomeereistä. Sarkomeerien lisäksi lihas koostuu solun sisäisistä kalvorakenteista, sidekudoksista ja jänteistä, joilla lihas kiinnittyy luuhun tai toiseen kudokseen. Lihaksen mekaanisen mallin mukaan lihaksella on aktiivinen supistuva komponentti (CE) ja elastiset komponentit, jotka muodostuvat passiivisesta sidekudoksesta. Elastiset komponentit voivat olla peräkkäisiä (SE) tai rinnakkaisia (PE).

Supistuva komponentti koostuu aktiinin ja myosiinin välissä olevista poikittaissilloista. Elastisiin osiin lukeutuvat mm. jänteet ja sidekudoskerrokset. Elastisilla osilla on kyky varastoida energiaa itseensä. Mekaanisesti näiden komponenttien erottelu on helppoa, mutta komponenttien välisten rajojen määrittely on vaikeaa. Esimerkiksi poikittaissilloilla on sekä supistuvan että elastisen komponentin ominaisuuksia.

Syttymistaajuus ja siihen vaikuttavat tekijät / Motor unit force production (s. 292)

Lihaksen tuottamaa voima johtuu toisaalta siitä, kuinka paljon motorisia yksiköitä aktivoituu kerrallaan ja toisaalta siitä, mikä on aktivoituneiden motoristen yksiköiden syttymistaajuus. Kun motorinen yksikkö on rekrytoitu, ja lihaksen tuottama voima kasvaa, syttymistaajuus kasvaa yleensä samalla.

Motoristen yksiköiden syttymistaajuudella tarkoitetaan sitä, kuinka tiheään tahtiin motoneuroni antaa motoriselle yksikölle käskyn tuottaa voimaa. Yleisesti voidaan sanoa, että motoriset yksiköt eivät yleensä joudu tuottamaan voimaa läheskään maksimitehollaan. Motoristen yksiköiden syttymistaajuus näyttäisikin kasvavan tarvittavan voiman mukana. Myös motoristen yksiköiden ärsytyskynnys vaikuttaa niiden syttymistaajuuteen: kohtuullisilla voimatasoilla matalan ärsytyskynnyksen motoristen yksiköiden syttymistaajuudet näyttäisivät olevan korkeampia kuin korkean ärsytyskynnyksen motorisilla yksiköillä.

Motoristen yksiköiden alin syttymistaajuus näyttäisi olevan yleisesti noin 5-7 Hz maksimisyttymistaajuuden ollessa jopa 40 Hz, hieman lihaksesta riippuen.

Käsitteet

a) twitch = lihaksen vaste (supistuminen, voimantuotto) yhteen yksittäiseen ärsykkeeseen

b) tetanus = lihaksen vaste (voimantuotto) sarjaan ärsykeitä (aktiopotentiaaleja tai sähköärsykeitä); vaste edustaa twitch-vasteiden summaa

c) ärsytyskynnys = kynnysarvo, joka täytyy saavuttaa, jotta jotain tapahtuu; esim. aktiopotentiaalın syntyminen edellyttää tiettyä synaptista potentiaalia

d) depolarisaatio = transmembraanisen potentiaalın pieneneminen; esim. aktiopotentiaalın seurauksena,

e) jälkihyperpolarisaatio = aktiopotentiaalın "häntä", jolloin solukalvo on epäherkempi ärsytykselle kuin normaalitilassaan; aktiopotentiaalın viimeinen vaihe.

OSA 2

EMG : Analysis and interpretation (s. 50)

Useimmissa tapauksissa EMG:tä mitattaessa rekisteröidään samanaikaisesti useiden motoristen yksiköiden toimintaa. Tällöin saadaan mitattua ns. interferenssi-EMG, jossa aktiopotentiaaleilla on negatiivisia ja positiivisia vaihteita, jotka vaihtelevat nollatason ylä- ja alapuolella. Tällaisella signaalilla ei ole vielä juuriakaan käyttöä esim. voiman kuvaamisessa. Siksi signaalia yleensä käsitelläänkin ennen sen hyödyntämistä. Yleisimmät käsittelyn menetelmät ovat tasasuuntaus ja integrointi. Tasasuuntauksessa EMG:n negatiiviset piikit käännetään positiivisiksi ja integroinneissa piikkien muodostama alue integroidaan alueen ylärajaa kuvaavaksi käyräksi, joka korreloi erittäin hyvin lihaksesta mitatun voimakäyrän kanssa. Näin on kuitenkin vain isometrisissä lihassupistuksissa: dynaamisessa lihassupistuksessa elektrodin paikka suhteessa aktiivisiin lihasfibereihin muuttuu, mistä johtuen EMG ei enää kuvaakaan lihakseen kohdistunutta hermotusta.

Interferenssi-EMG:n mittaustulokset, jotka on saatu eri yksilöiltä tai samalta yksilöltä eri mittauskerroilla, eivät ole keskenään suoraan vertauskelpoisia, koska mittaolosuhteet vaihtelevat mittauskerrasta toiseen eikä elektrodien tallennuskyky useinkaan ole riittävä. Tätä ongelmaa pyritään usein ratkaisemaan normalisoinnilla, jossa absoluuttisen tuloksen sijasta tarkastellaan suhteellista tulosta: joko mitattua EMG:tä suhteessa maksimaalisen lihassupistuksen (MVC) aiheuttamaan EMG:hen tai mitattua EMG:tä suhteessa vasteeseen, joka lihaksesta on saatu sähköstimulaatiolla.

Jos EMG:tä mitaan suorituksen aikana edellä kuvatulla tavalla, EMG suhteutetaan yleensä aikaan, jolloin puhutaan aikakenttäanalyysistä. EMG:stä voidaan kuitenkin mitata myös sen sisältämiä taajuuksia, jolloin puhutaan taajuuskenttäanalyysistä. EMG:n taajuusspektriin vaikuttavat motoristen yksiköiden sytymistaajuuksuus, eri motoristen yksiköiden suhteellinen ajoitus aktivoitumisessa toisiinsa nähden ja aktiopotentiaalien muoto.

Law of inertia (s. 57)

Newtonin ensimmäisen lain mukaan kappale pysyy paikallaan tai jatkaa etenemistään vakionopeudella suoraviivaisesti, ellei mikään voima vaikuta siihen. Maapallolla kappaleisiin kuitenkin vaikuttaa aina suuri määrä voimia, esimerkiksi painovoima.

Fluid resistance (s. 85)

Nestevastuksella tarkoitetaan kehon liikkeitä nesteessä tai kaasussa hidastavaa vastusta, joka aiheutuu nesteen ja kehon välisistä kitkavoimista. Nestevastus on suoraan verrannollinen a) kehon poikkipinta-alaan suorassa kulmassa liikkeeseen nähden ja b) kehon suhteellisen nopeuden neliöön (nesteessä).

Magnitude of muscle force (s. 123)

Lihaksen tuottama voima voidaan mitata suoraan vain jänteestä. Tällaisiin mittauksiin on aiemmin käytetty solkiantureita, joiden asentaminen edellyttää janteen irrottamista luusta ja sen pujottamista solkianturin läpi. Menetelmä vaatii kirurgin, minkä lisäksi sitä pidetään nykyisin eettisesti arveluttavana. Nykyisin jännevoimien suoraan mittaukseen käytetäänkin yleensä optista kuitua, joka viedään neulan avulla janteen läpi. Kun kuitua pitkin johdetaan valoa, voidaan kuidun puristumista (= valon määrää) mittaamalla määrittää jännevoima.

Epäsuorasti lihaksen tuottamaa voimaa voidaan pyrkiä määrittämään esim. mittaamalla lihaksen poikkipinta-ala, jonka perusteella voidaan summittaisesti päätellä voimantuottokyky, koska lihaksen poikkipinta-ala ja lihaksen maksimivoimantuottokyvyn välillä vallitsee lineaarinen riippuvuus. Kyseessä on kuitenkin aina vain arvio, koska a) poikkipinta-ala vaihtelee lihaksen pituudella, b) voiman tuottoon ei koskaan osallistu vain yksi lihas, vaan samaan janteeseenkin voi tuottaa ainakin epäsuorasti voimaa use-

ampikin lihas, c) agonistin maksimaalisen supistuksen aikana myös antagonistilla on tapana supistua ainakin hieman ja d) koko lihasmassaa ei välttämättä aina voida aktivoida.

Tendon and ligament elasticity (s. 132)

Kun lihas aktivoituu, sen voima välittyy luurankoon jänteeseen, jonka ominaisuudet myös vaikuttavat siihen, kuinka voima välittyy, ts. kuinka suuri osa realisoituu esimerkiksi liikkeenä. Kuten kaikkia biologisia kudoksia, myös jäniteitä ja ligamentteja voidaan venyttää. Jänteen venymisen voi aiheuttaa joko nivelkulman muutos tai lihaksen supistuminen. Ligamentin venyminen taas johtuu nivelpintojen liikkeestä toisiinsa nähden.

Jänteiden ja ligamenttien venyvyys mahdollistaa sen, että niihin voi varastoitua elastista energiaa. Lihastyön alkuvaiheessa osa tuotetusta voimasta (= energiasta) kuluu jänteen venyttämiseen, minkä seurauksena jänne toimii jäykempänä lihaksiston ja luurangon yhdistäjänä. Jäniteisiin varastoitunutta energiaa voidaan hyödyntää positiivisen työn aikana, mistä johtuen jänteiden elastisuus voi joissain tapauksissa parantaa työn hyötysuhdetta huomattavastikin.

Jäniteitä ja ligamentteja ei voida kuitenkaan venyttää rajattomasti. Jänteiden ja ligamenttien voimapituus –käyrä voidaan jakaa elastiseen ja plastiseen alueeseen. Elastisella alueella venytys ei vielä muuta jänteen tai ligamentin rakenteita, ja jänne tai ligamentti palautuu venytyksen jälkeen alkuperäiseen pituuteensa. Plastisella alueella rakenne kuitenkin muuttuu, minkä seurauksena jänteen tai ligamentin lepopituus pitenee. Samalla myös voima-pituus –käyrän muoto muuttuu. Vaikka tällaisia muutoksia pitäisikin lähtökohtaisesti välttää, voi niistä joskus olla myös hyötyä: sidekudoksen kontrolloitu venyttäminen sen plastiselle alueelle suurentaa nivelen liikkuvuutta. Tästä ääriesimerkkeinä ovat mm. balettianssijat.

Gate, stride length and rate (s. 180)

Juoksun (tai kävelyn) nopeus riippuu kahdesta asiasta: askeleen pituudesta ja askelluksen nopeudesta. Kun juoksuvauhtia kasvatetaan, alkuvaiheessa nopeuden kasvu johtuu ennen kaikkea askelpituudesta, mutta kovempaa juostaessa myös askelluksen tahti tihenee. Askelpituuden kasvattamista ensisijaisena nopeuden kasvattamiskeinona on perusteltu sillä, että askelpituuden kasvattaminen on taloudellisempaa kuin askellustiheyden kasvattaminen.

Muscle wisdom (s. 293, 307)

Lihaksen viisaudella tarkoitetaan väsyneen lihaksen motoristen yksiköiden syttymistäajuudessa tapahtuvaa muutosta. Väsymystä aiheuttavat, korkeavoimaiset lihassupistukset aiheuttavat syttymistäajuuden laskemisen. Ilmiötä ei ole havaittu vähävoimaisissa supistuksissa tai lihaksissa, joissa suurin osa motorisista yksiköistä on hitaita. Muutos johtuu nimenomaan lihaksesta itsestään, ei lihaksen neuraalisesta ohjauksesta: tästä johtuu myös ilmiön nimi. "Lihaksen viisaus" on lihakseen sisälle rakennettu suojausmekanismi.

Patterns of EMG (s. 349)

Kolme pursketta: 1) agonistin aktivaatio, 2) antagonistin aktivaatio ja 3) agonistin aktivoituminen uudelleen (jarrutus). Mittaus tehty kyynärvarren fleksiosta.

Coactivation (s. 352)

Koaktivaatiolla tarkoitetaan agonisti ja antagonistin samanaikaista aktivoitumista. Normaalitylanteessa koaktivaatiota ei juuri esiinny, koska se on lihastoiminnan perustavoitteen – liikkeen aikaansaamisen kannalta – irrelevantti tapa toimia. Joissakin tilanteissa koaktivaatio voi kuitenkin olla hyödyllistäkin. Tämä perustuu siihen, että koaktivaatio jäykistää lihas-jänne-kompleksia ja siihen liittyviä niveliä, mikä tekee niistä epäherkempiä erilaisille häiriöille. Tällöin koaktivaatio voi olla hyödyllinenkin esim. silloin, kun 1) raajoilla halutaan suorittaa tarkkaa motoriikkaa vaativia tehtäviä, 2) kun halutaan suorittaa suunnanvai-

toja edellyttäviä tehtäviä - toonisen agonisti-antagonisti –aktiivisuuden modulointi on myös taloudellisempaa kuin vuorotahtinen lihastyö, jolloin suunnanvaihtoja (esim. ekstensio/fleksio) edellyttävät tehtävät on taloudellisempaa suorittaa koaktivaatioissa. 3) Jos nostetaan raskaista taakkoja tai taakkoja, joiden massa on epäselvä, koaktivaatio toimii suojaimekanismina. 4) Raajojen lihasten väsymystä voidaan joissakin tapauksissa kompensoida koaktivaatiolla. Kotoisin esimerkki koaktivaatiosta on kävely liukkaalla alustalla: tuolloin koaktivaatio lisää motorisen ohjauksen tarkkuutta ja toimii suojaimekanismina.

Stiffness (Jäykkyys)

Jäykkyydellä tarkoitetaan voimassa tapahtuvaa muutosta suhteessa pituudessa tapahtuvaan muutokseen. Käytännössä jäykkyyttä voidaan siis kuvata voima-pituus –käyrällä: mitä loivempi käyrä on, sitä jäykempi kappale on kyseessä.

Stiffness of passive muscle (s. 366)

Passiivinen, käyttämättä oleva lihas jäykistyy. Ilmiö on yleisesti tunnetun tiksotropian erikoistapaus: mikä tahansa geeli muuttuu nestemäisemmäksi, kun sitä "häiritään", ja jäykistyy (sen viskositeetti lisääntyy), kun häiriö häviää. Lihaksen tapauksessa tiksotropian aiheuttaa todennäköisesti pysyvämpien siteiden muodostuminen aktiini- ja myosiinifilamenttien välille. Jäykkyys on sitä suurempaa, mitä kauemmin lihas saa "olla rauhassa": niinpä esimerkiksi lihaksen venytysten välisen ajan pidentyminen lisää lihaksen jäykkyyttä. Passiivisen lihaksen jäykkyys on merkittävä tekijä mm. siinä tapauksessa, että jokin henkilön raajoista on joutunut immobilisaatioon: ilman riittävää kuntoutusta raajan lihakset jäykistyvät niin, että lihakset saattavat jopa muuttua spastisiksi.

Muscle soreness and damage (s. 371)

Jos ihminen suorittaa lihastyötä, johon hän ei ole tottunut, ja erityisesti, jos tuo työ on pääasiassa eksentristä, kipeytyvät lihakset usein noin 24-48 tunnin kuluttua ponnistuksesta. Ilmiötä kutsutaan nimellä DOMS (delayed-onset muscle soreness.) Tyypillisin oire on lihasten arkuus, mutta lihaksessa tapahtuu myös fysiologisia muutoksia: plasman entsyymien (mm. kreatiinikinaasi – yksi tärkeimmistä lihasvaurioista kertova merkkiaine veressä), myoglobiiniin ja vahingoittuneiden lihasten proteiinien hajoamistuotteiden määrät plasmassa lisääntyvät, lihasfiibereihin tulee rikkoumia ja lihasten toimintakyky (lihasheikkous, voimantuotannon väheneminen, jäykkyys ja siitä seuraava liikeradan rajoittuminen) heikkenee väliaikaisesti. Ilmiön tiedetään johtuvan lihaksen mekaanisesta vaurioitumisesta, mutta vaurioiden syntymekanismista ei olla yksimielisiä.

Muscle fatigue : motor unit behavior (s. 379)

Motoristen yksiköiden toiminta väsytyksen aikana riippuu suoritettavan työn intensiteetistä ja tyypistä. Monissa lihaksissa motoristen yksiköiden keskimääräinen syttymistaajuus vähenee maksimaalisen vapaaehtoisen supistuksen aikana, mutta submaksimaalisen työn aikana syttymistaajuudessa ei tapahdu merkittävää muutosta, ja jos muutos tapahtuu, se saattaa tapahtua kumpaankin suuntaan tahansa. Isometrisen ja ei-isometrisen työn muutokset voivat olla erilaisia. Voidaankin siis päätellä, että submaksimaalisen väsytyksen aikana havaittava EMG:n voimistuminen johtuu pääasiassa uusien motoristen yksiköiden rekrytoinnista, ei syttymistaajuuden kasvamisesta.

Eri tyyppisten motoristen yksiköiden kyky ylläpitää isometristä aktiivisuutta poikkeaa toisistaan. Hitaat motoriset yksiköt kestävät isometristä työtä nopeita motorisia yksiköitä paremmin. Hitaat motoriset yksiköt pystyvät myös ylläpitämään korkeampia voimatasoja konsentrisen työn aikana.

Väsytyks ei vaikuta ainoastaan motoristen yksiköiden aktiivisuuteen väsytyksen aikana, vaan se saattaa vaikuttaa siihen myös väsytyksen jälkeen. Niinpä esim. submaksimaalisen tavoitevoiman tuottamiseen saatetaan käyttää ennen ja jälkeen väsytyksen eri motorisia yksiköitä.

Plyometric training (s. 403)

Plyometrisessa harjoittelussa hyödynnetään ihmisen liikkumiseen luonnollisesti kuuluvaa venytys-lyhenemissykliä. "Plyometriseen supistukseen" kuuluu nopea eksentrisen liike, sitä seuraava lyhyt kuole-tusvaihe ja lopuksi räjähtävä konsentrisen liike. Venytys-lyhenemissyklin etu on, että lihas pystyy suu-rempaan positiiviseen työhön sen jälkeen, kun se on ensin supistunut eksentrisesti (elastisen energian va-rastoiminen). Plyometriassa lihasvoimaa tuotetaan räjähtävillä liikkeillä, ja sen vaikutukset liittyvät muu-toksiin sekä lihas-jännekompleksissa että hermotuksessa. Plyometrisen harjoittelun tavoitteena on ni-menomaan henkilön tuottaman tehon (ei välttämättä maksimivoiman) kasvattaminen. Se lisää lihassupis-tusten nopeutta ja voimaa.

Neuromuscular adaptation to reduced use (s. 426)

Lihasten käytön vähenemistä on tutkittu pääasiassa kolmella eri menetelmällä: raajojen immobilisaatiolla, raajoihin kohdistuvan kuorman poistamisella ja keskushermostossa suoritetuilla, ylemmän motoneuronin leesioilla. *Immobilisaation* vaikutuksesta sekä voima että EMG vähenevät. Lihasmassa alkaa myös vähen-tyä. Pidempiaikaisessa immobilisaatiossa hitaiden solujen määrä vähenee ja nopeiden solujen määrä kas-vaa, koska nopeat motoriset yksiköt kestävät käyttämättömyyttä hitaita motorisia yksiköitä paremmin. Motoristen yksiköiden syttymiskynnys kasvaa ja syttymistiheys alenee. *Kuorman poisto* pienentää merkit-tävästi lihaksen poikkipinta-alaa, jos se jatkuu riittävän pitkään. Tämä johtuu proteiinisynteesin heiken-tymisestä, ja vaikuttaa suoraan myös tuotetun voiman määrään. EMG:ssä ei kuitenkaan tapahdu merkit-täviä muutoksia, samoin ei myöskään lihassolujen jakaumassa. *Keskushermostoleesiot* aiheuttavat välit-tömän lihasten halvauksen, joka muutamassa viikossa muuttuu lihasten spastisuudeksi. Tahdonalaisia li-hassupistuksia ei enää tämän jälkeen esiinny, mutta lihassupistus voidaan saada aikaana ulkoisella ärsyk-keellä. Halvaantuneilla ihmisillä on myös havaittu ei-tahdonalaista lihasaktiivisuutta. Lihakset myös sur-kastuvat ja niiden lihassolukoostumus muuttuu samalla tavoin kuin immobilisaatiossa.

MUISTOKKAITA

EMG

- Lihaksen sähköisen aktiivisuuden mittaaminen
- Taajuus pintaelektrodeilla 1-500 Hz, yksittäisellä motorisella yksiköllä 1-20000 Hz
- Normaalisti mitattu (suodatettu) kaista 20-10 kHz
- Lisääntyy normaalisti ponnistuksen mukana
- Pitenevässä pienempi kuin lyhenevässä, nopeammin lyhenevässä pienempi kuin hitaassa
- Tehotiheysspektri (mittareina MF ja MPF)
 - Isometrinen ja dynaaminen väsytyt siirtävät taajuutta alemmaksi
 - Aktiopotentiaalin johtumisnopeus solukalvolla alenee
 - Nopeiden motoristen yksiköiden aktivoituessa korkeampia taajuuksia (solukalvon nopeus)
 - Voimatasoa mitattaessa MF tai MPF lisääntyy

H-refleksi

- Pienellä (submaksimaalisella) stimuluksella aktivoidaan ääreishermostossa ensisijaisesti sensorisia hermosäikeitä. Lihaksen tuovien hermosyiden stimuloiminen aktivoi selkäytimessä refleksivasteen, joka karkeasti ottaen vastaa lihasvenytysheijastetta. Tämä refleksivaste voidaan mitata lihaksesta H-refleksinä.
- Kulkee alfamotoneuronialtaan (selkäytimen) kautta
- M-aalto on aina H-aaltoa suurempi amplitudiltaan
- Lisättäessä stimuluksen intensiteettiä H-aalto pienenee
- H-refleksin suuruus riippuu edeltävästä, tapahtuvasta tai tulevasta tahdonalaisesta liikkeestä; siihen vaikuttaa mikä tahansa sensorinen aktiivisuus
- Normaalisti H-refleksi lisääntyy tahdonalaisen lihassupistuksen funktiona
- Muutokset kertovat koko refleksikaaren (alfamotoneuronialla ja perifeerisesti hermolihasliitos ja lihassolun johtuvuus) herkkyden muutoksista
- Pelkän alfamotoneuronialtaan mittaamiseksi H-aalto suhteutetaan M-aaltoon (perifeeriset vaikutukset molempiin samat ja siten kumoutuvat)
- Absoluuttinen H-refleksiarvo intensiteetillä, jolla M-aalto on juuri näkymättömissä (suhteutuu tällöin itseensä)

V-aalto

- Sama kuin H-refleksi, mutta tahdonalaisen supistuksen yhteydessä supramaksimaalisella stimuluksella
- Harjoittelu lisää V/M_{\max} -suhteen kasvua eli motoristen neuronien herkkyyttä (tahdonalainen hermotus lisääntyy tai alfamotoneuronialtaaseen vaikuttavat inhibitoriset tekijät vaikuttavat heikommin)

Adaptoituminen, lyhytaikainen

- Lämpö
 - Voimantuotto sama
 - Aktiopotentialin johtumisnopeus kasvaa
 - Refleksiherkkyys (H/M) ja voima laskee hitailla, kasvaa nopeilla
 - Voimantuottonopeus kasvaa
- Kylmyys
 - Isometrinen voima ei muutu välillä 27-40 astetta, alle 27 laskee 11-19%
 - Kestävyyensaika voi kasvaa submaksimaalisessa supistuksessa
 - Voimantuottonopeus pienenee (viskoosit ominaisuudet, hidastunut ATP-hydrolyysi, Ca-vapautuminen hidastuu, poikittaissiltojen muodostuminen heikkenee)
 - Aktiopotentialin johtumisnopeus laskee
 - Venytysrefleksi heikkenee (lihasspindelin aktiivisuus vähenee)
- Venytys
 - Voima heikkenee
 - Jännelihaskompleksi löystyy, viskoelastisuus vähenee (vastustaa vähemmän), plastinen deformaatio, voimantuotossa löysät pois, jolloin siirrytään epänormaalille alueelle
 - Aktivaatiotaso ei muutu
 - Neuraalinen ohjaus heikkenee disfasilitaation kautta (heikentää spindelin mekaanista aktivaatiota)
- Vesi
 - Voimantuotto ei muutu
 - EMG ja refleksiherkkyys (H/M) laskevat
 - Voima ja voimantuotto lisääntyvät twitchissä (selittää säilyvän voimatason pienenevästä EMG:stä huolimatta)
 - Voi johtua intrasellulaarimesteen vähenemisestä, jolloin kalsiumin suhteellinen osuus kasvaa ja reaktiot tehostuvat

Adaptoituminen, pitkäaikainen

- Voimaharjoittelu
 - Voima, aEMG, V-aalto (V/M), syttymistiheys ja synkronisaatio kasvavat
 - Ärsytyskynnys, koaktivaatio ja bilateraallinen vaje vähenevät
 - Koordinaatio paranee
- Immobilisaatio
 - Voima, EMG ja syttymistiheys laskevat
 - Syttymiskynnys kasvaa (samalla kynnyksellä tuotetaan vähemmän voimaa)
 - Atrofia
 - Hitaiden solujen määrä vähenee ja nopeiden kasvaa (entsyymaattinen muutos). Nopeat kestävät käyttämättömyyttä paremmin, koska niitä tavallisestikin käytetään vähemmän
- Ikääntyminen
 - Voima ja nopeusvoima, H-refleksi ja venytysrefleksi heikkenevät
 - Motorisia yksiköitä (pääasiassa nopeita) kuolee, hitaiden suhteellinen osuus kasvaa
 - Latenssiaika pitenee
 - Hidastuneet vastaliikkeet, vähentynyt liikelaajuus, heikentynyt koordinaatio
 - Kuitenkin: harjoitusvasteet samankaltaisia kuin nuorilla

Lihäsväsymys

- Kykenemättömyys ylläpitää vaadittua tai odotettua voimantuottoa (joudutaan lisäämään yritystä)
- Sentraalinen väsymys
 - Vähentynyt hermostollinen ohjaus lihakseen => johtaa motoristen yksiköiden määrään tai syttymistäajuuden laskuun
 - Voidaan tutkia sähköstimulaation avulla (MVC + superimposed twitch)
 - Muscle wisdom: lihaksen väsyessä on ohjausta heikennettävä toonisen supistuksen estämiseksi. Tapahtuu vapaiden hermopäätteiden aistimusten (esim. happamuus) avulla.
- Perifeerinen väsymys
 - Heikentynyt ärsytys-supistus-kytkentä
- Lihäsväsymyksen sijaintipaikat
 - Motorinen aivokuori
 - MVC + superimposed twitch, TMS
 - Selkäydin (alfamotoneuriallas)
 - Venytysrefleksi, H-refleksi (H/M kasvaa => herkistyy)
 - Motorinen hermo (adaptaatio)
 - Hermoimpulssin johtumisnopeus ja syttymistäajuus
 - Hermolihasliitos
 - Välittäjäaineen loppuminen
 - Lihäsfiiberin sensitiivisyyden lasku johtuen K- ulosvirtauksesta
 - Lihäsolukalvo ja transversaalinen tubulusjärjestelmä
 - Na- ja K-ionien läpäisevyys / johtuvuus
 - Johtumisnopeuden mittaaminen kalvolla, tehotiheyspektri, M-aallon kesto vakiosstimuluksella (max)
 - Ca vapautuminen, sitoutuminen ja poikittaissiltäjännitys; metabolinen kasautuminen, energian saanti, sarkomeerivauriot, jännelihäskompleksin joustavuus/jäykkyys

Liikkeeseen vaikuttavat voimat

- Väliaineen (vesi, ilma, lumi) vastus, paino, reaktiovoima, kitkavoimat
- Newtonin lait: jatkuvuuden laki, voiman ja vastavoiman laki, kiihtyvyyden laki
- Nivelten ja lihasten väliset voimat, lihaksen ja vartalon sisäinen paine, elastinen (jousi)voima