

Training der konditionellen Fähigkeit Kraft

Neuronale Anpassungen an ein Krafttraining

Klaus Wirth¹, Michael Keiner²

¹*Institut für Sportwissenschaft, Friedrich-Schiller-Universität, Jena, Deutschland; und*

²*Landesschwimmverband Niedersachsen e.V.*

Die Autoren und Korrespondenzadressen:



PD Dr. Klaus Wirth

Friedrich-Schiller-Universität

Institut für Sportwissenschaft

Seidelstraße 20

07749 Jena

k.wirth@uni-jena.de



Michael Keiner

Landesschwimmverband

Niedersachsen e.V.

Ferdinand-Wilhelm-Fricke-Weg 10

30169 Hannover

michael.keiner@lsn-info.de

In diesem zweiten Teil über die Grundlagen des Krafttrainings werden nun im Rahmen der Beschreibung der Anpassungen an ein Krafttraining die wichtigsten neuronalen Adaptationen dargestellt.

Folgend wird dann das Augenmerk auf morphologische Anpassungen gelegt. Da im Rahmen des zeitlichen Verlaufs der Anpassungen davon auszugehen ist, dass neuronale Adaptationsmechanismen in den ersten Wochen eines Krafttrainings den entscheidenden Beitrag für eine Steigerung der Kraft leisten (24,29,30,39,48,50,51,68,73,74,77,82,90,91,94,104,118), werden diese auch als erstes dargestellt. Dass es in Verbindung mit einem Krafttraining zu Anpassungen im Bereich des Nervensystems kommt, ist spätestens seit den 70er Jahren des letzten Jahrhunderts allgemein akzeptiert. So konnte festgestellt werden, dass es in den ersten Wochen eines Krafttrainings zwar zu einer Steigerung der Kraftfähigkeiten kommt, dies jedoch geschieht, ohne dass morphologische Veränderungen am Muskel festgestellt werden können (73,91,118). In weiteren Untersuchungen zeigte sich, dass das Krafttraining einer Extremität zu einer Steigerung der Maximalkraft der kontralateralen Extremität, die nicht in den Trainingsprozess mit einbezogen ist, führen kann (28,42,45,92,106,107,109,120). Auch eine solche Veränderung nach einem mehrwöchigen Trainingsprozess lässt sich nur durch eine veränderte Aktivierung der kontralateralen Extremität durch das zentrale Nervensystem (ZNS) erklären. Die neuronalen Anpassungen, die durch ein Krafttraining erzeugt werden sollen, können in zwei unterschiedliche Adaptationswege aufgeteilt werden. Auf der einen Seite steht die

Fähigkeit, einen Muskel möglichst vollständig zu aktivieren, um das vorhandene kontraktile Potential in einem zumeist kurzen Zeitintervall möglichst vollständig ausschöpfen zu können. Grundlegend kann man alle neuronalen Steuermechanismen, die eine solche vollständige Aktivierung eines einzelnen Muskels zum Ziel haben, unter dem Begriff intramuskuläre Koordination zusammenfassen. Auf der anderen Seite steht die Fähigkeit, ein hohes bzw. für die jeweilige Bewegung optimales Aktivierungsniveau eines oder mehrerer Muskeln bei unterschiedlichen Bewegungen zu erreichen. So muss in Abhängigkeit von Faktoren wie Gelenkwinkelposition, Bewegungsgeschwindigkeit, einwirkenden Kräften etc. ein optimales muskuläres Zusammenspiel zwischen Agonisten, Synergisten und Antagonisten erzeugt werden. Dieses nach Möglichkeit präzise aufeinander abgestimmte Zusammenspiel unterschiedlicher Muskeln wird gemeinhin als intermuskuläre Koordination bezeichnet. Um den Muskel bzw. einzelne Muskelfasern zu aktivieren und damit Kraft zu produzieren, die für jegliche Bewegung notwendig ist, besitzt das Nervensystem zwei Mechanismen. Zum einen hat es die Möglichkeit, über eine steigende Zahl von aktivierten α -Motoneuronen immer mehr Muskelfasern in den Kontraktionsprozess einzubeziehen. Dieser Vorgang wird Rekrutierung genannt. Zum anderen besitzt das ZNS die Möglichkeit, die Aktivität einzelner α -Motoneurone zu steigern, was zum einen durch einen stärkeren Stimulus von supraspinaler Ebene, aber auch durch eine reflektorisch erzeugte Steigerung der Aktivität möglich ist. Die Aktivierung der α -Motoneuronen erfolgt in einer vorgegebenen Reihenfolge. Je größer die durch den Muskel oder die Muskeln zu generierende Kraft ist, desto mehr α -

Motoneurone werden in den Kontraktionsvorgang mit einbezogen. Der genaue Zusammenhang von entwickelter Kraft und der Anzahl aktivierter motorischer Einheiten ist jedoch noch nicht vollends geklärt. Bei linearem Kraftanstieg wird von Clamann et al. (1974) ein kurvenlinearer, von Grillner und Udo (1971) ein nahezu asymptotischer und von Milner-Brown et al. (1975) ein fast exponentieller Anstieg der Anzahl rekrutierter motorischer Einheiten beschrieben. Hermans und Spaepen (1996) stellten bei zehn Probanden einen eher linearen Zusammenhang von $r = 0,98$ ($p < 0,01$) zwischen den am isometrischen Maximum (MIF = maximal isometric force) relativierten Kraftwerten und dem Ausmaß der mittels Elektromyographie erfassten neuronalen Aktivität fest. Sinkt das Kraftniveau, so werden die motorischen Einheiten in umgekehrter Reihenfolge ihrer Aktivierung wieder deaktiviert bzw. fallen aus dem Kontraktionsprozess heraus (31,66,83). Die gesteigerte Aktivität einzelner α -Motoneurone drückt sich in einer höheren Entladungsfrequenz aus. Hierunter ist zu verstehen, dass das α -Motoneuron auf eine intensiver werdende überschwellige Reizung seinerseits mit einer höheren Frequenz Impulse zu den von ihm aktivierten Muskelfasern sendet. Während bei einer zunehmenden Rekrutierung die Zahl der aktiven Muskelfasern zunimmt, sorgt eine gesteigerte Frequentierung ihrerseits für eine schnelle Depolarisation der Muskelfasermembran und eine stärkere Calciumausschüttung durch das sarkoplasmatische Retikulum, was eine Zunahme der Querbrückenbildung zwischen Aktin und Myosin zur Folge hat (110). Welcher dieser beiden Mechanismen entscheidend für die Kraftentwicklung ist, scheint vom jeweiligen Muskel abzuhängen (35,38). So sind

zum Beispiel bei einigen Muskeln der Hand, wie dem M. adductor pollicis und dem M. interosseus dorsalis I, bereits bei 50% des isometrischen Maximums alle motorischen Einheiten in den Kontraktionsvorgang mit einbezogen (79), ein Ansteuerungsverhalten, das Bernardi und Mitarbeiter (1995) auch für den M. rectus femoris und den M. semitendinosus angeben. Dies würde bedeuten, dass bei diesen Muskeln bereits bei etwa 50% der Maximalkraft das Rekrutierungspotential ausgeschöpft ist, während bei Muskeln wie dem M. biceps brachii eine Steigerung der Zahl der aktivierten motorischen Einheiten bis zu einem Kraftniveau von etwa 85% der isometrischen Maximalkraft erfolgt (84). Die hierüber hinausgehende Kraftsteigerung ist demnach der Innervationsfrequenz zuzuschreiben. Dietz (1985) gibt an, dass bereits bei etwa 20% der Maximalkraft in der Regel ca. 50% aller motorischen Einheiten rekrutiert sind, was jedoch von Muskel zu Muskel Schwankungen unterliege. Verschiedene Autoren bzw. Arbeitsgruppen sind der Auffassung, dass kleine Muskeln ihren Kraftoutput eher über eine Modulation der Innervationsfrequenz steuern, während dies bei großen Muskeln eher über die Rekrutierungsrate geschieht (11,15,17,31,87,88), bzw. dass eine annähernd komplette Rekrutierung in kleinen Muskeln bei etwa 50% der MIF (14,31,84,88) und bei größeren Muskeln bei etwa 70 bis 80 % der MIF (31,41,84) zu finden ist. Moritani (2003) kommt zu dem Schluss, dass Muskeln, die sich primär aus langsamen Muskelfasern zusammensetzen, Kraftwerte, die über 40 bis 50% der MIF hinausgehen, in erster Linie über eine Steigerung der Innervationsfrequenz erzeugen, während Muskeln, die über einen höheren Anteil an schnellen Muskelfasern verfügen, dies eher über eine zusätzliche

Rekrutierung weiterer motorischer Einheiten erreichen. Grundlegend ist jedoch festzuhalten, dass die Basis der Aktivierung von α -Motoneuronen durch höhere motorische Zentren die Signalfrequenz ist, was bedeutet, dass eine zunehmende Rekrutierung von α -Motoneuronen und damit letztendlich von weiteren Muskelfasern auf einen Anstieg der Impulsfrequenz zurückzuführen ist, mit der zunächst das α -Motoneuron aktiviert wird (32,90). Untrainierte Personen scheinen in geringerem Maße in der Lage zu sein, ihr Rekrutierungspotential voll auszuschöpfen, als dies bei hochtrainierten Athleten der Fall ist. So geben verschiedene Autoren an, dass Untrainierte in der Regel nicht in der Lage sind, bei willkürlicher Aktivierung eines Muskels bzw. einer Muskelgruppe ihr Kraftpotential voll auszuschöpfen und, dass die Fähigkeit hierzu durch ein Krafttraining gesteigert werden kann (3,4,5,8,12,19,20,34,44,67,71,72,75,76,78,96,100,101,103,107,). Sowohl Allen und Mitarbeiter (1995), Behm und Mitarbeiter (2002) als auch Belanger und McComas (1981) weisen in diesem Zusammenhang darauf hin, dass der Grad der willkürlichen Aktivierbarkeit unterschiedlicher Muskeln bei ein und derselben Person verschieden sein kann. Die Reihenfolge, in der die motorischen Einheiten aktiviert werden, ist von ihrer Größe abhängig und wird als „size principle“ bezeichnet. Hierbei werden zunächst die α -Motoneuronen in den Kontraktionsprozess einbezogen, die für die Aktivierung eher langsam kontrahierender Fasern zuständig sind. Mit zunehmendem Kraftaufwand werden dann immer mehr größere α -Motoneuronen mit höherer Aktivierungsschwelle hinzugezogen (37,62,65). Dies erklärt sich daraus, dass die Aktivierungsschwelle mit zunehmender Größe des α -Motoneurons ansteigt, es andererseits

dann aber umso leichter durch andere Neurone gehemmt werden kann (65). Die Größe der α -Motoneuronen steht in direktem Zusammenhang mit dem von ihnen innervierten Muskelfasertyp und der Zahl der von ihnen aktivierten Fasern (16,63,65). Somit gilt: Je mehr Muskelfasern durch ein α -Motoneuron angesprochen werden, desto größer ist es. Der Zusammenhang zwischen Größe und dem innervierten Fasertyp zeigt sich in einer zunehmenden Größe des α -Motoneurons, je schneller der Fasertyp ist, den es versorgt. So werden die langsamen Typ I-Fasern von kleinen, die Typ IIa-Fasern von größeren und die Typ IIx-Fasern von den größten α -Motoneuronen angesprochen. Grundlegend wird der Fasertypus vom Typ des α -Motoneurons bestimmt, durch den die Muskelfaser innerviert wird (18). Dieses Grundprinzip der Aktivierungsreihenfolge gilt zunächst für die α -Motoneuronen eines einzelnen Muskels. Betrachtet man sich hingegen mehrere Muskeln, die an einer Bewegung beteiligt sind, so ist es durchaus möglich bzw. normal, dass - je nach Grad der Beanspruchung - in zwei oder mehreren synergistisch arbeitenden Muskeln, im einen Muskel bereits Typ II-Fasern aktiviert werden, während im benachbarten Muskel bis zu diesem Zeitpunkt fast ausschließlich langsame Fasern aktiv sind oder dieser kaum innerviert wird. Nach Ansicht vieler Autoren gilt demnach die Rekrutierungsreihenfolge in erster Linie für motorische Einheiten mit gleicher motorischer Aufgabe (11,27,36,64,69,85,98,99,108,111,112,114,116,119). Die von einem Muskel bzw. einer Muskelgruppe erzeugte Kraft ist demnach aus neuronaler Sicht gekennzeichnet durch eine unterschiedliche Kombination aus der Zahl der aktivierten motorischen Einheiten (Rekrutierung) und der Frequenz, mit der die überschwellig erregten α -Motoneuronen

Impulse zu den von ihnen versorgten Muskelfasern senden.

Für die Analyse einer Steigerung des neuronalen Inputs am Skelettmuskel wird in der Regel die Elektromyographie herangezogen. Mit ihr versucht man, eine quantitative Steigerung der elektrischen Aktivität an einem Muskel zu erfassen, um auf diesem Weg Aussagen über Veränderungen des Innervationsverhaltens treffen zu können. Erfolgt in einer Trainingsstudie eine Erhöhung des elektromyographischen Signals, so wird dies als eine Zunahme des neuronalen Einstroms interpretiert. In diese quantitative Analyse des EMG-Signals fließen sowohl eine verbesserte Rekrutierung als auch eine Steigerung der Innervationsfrequenz mit ein. Dies bedeutet, dass eine Zunahme des EMG-Signals zunächst keine Aussage darüber zulässt, ob die Steigerung die Folge einer gesteigerten Innervationsfrequenz oder einer erhöhten Zahl an Muskelfasern ist, die in den Kontraktionsprozess mit einbezogen wurden. In einer Reihe von Studien konnten die positiven Effekte eines Krafttrainings auf das Innervationsverhalten gezeigt werden (1,4,21,26,46,48,49,52,54,55,56,57,58,59,61,81,90,94,95,97,102,107,113). Neben einer Steigerung der neuronalen Aktivität bei maximalen Kontraktionen konnte zudem in mehreren Studien gezeigt werden, dass es bei identischer absoluter Last nach einem Training zu einer Reduktion des EMG-Signals kam (46,49,81,90,95).

Nachdem sich der größte Teil der bisherigen Schilderungen mit der Aktivierung einzelner Muskeln befasst hat, soll nun an einem einfachen Beispiel verdeutlicht werden, was unter intermuskulärer Koordination zu verstehen ist. Grundsätzlich bezeichnet man so das Zusammenspiel mehrerer Muskeln, die in einer mehr oder weniger komplexen

Bewegung synergistisch oder auch als Antagonisten fungieren können. Anhand der Aktivität der antagonistisch arbeitenden Muskulatur lässt sich sehr gut veranschaulichen, wie das Nervensystem die Arbeit verschiedener Muskeln miteinander koordinieren muss. Konstruiert man den Fall, dass an einem Gelenk eine Muskelgruppe für die Extension und eine andere für die Flexion verantwortlich wäre und beide bei vollständiger Aktivierung den gleichen Kraftwert erzeugen könnten, zudem unter mechanischen Gesichtspunkten beide Kräfte den gleichen Wirkungsgrad erreichen würden, so wäre bei besagter vollständiger Aktivierung die resultierende Kraft in Streck- oder Beugerichtung null, eine Bewegung fände nicht statt. Das bedeutet, dass die Kräfte, die durch antagonistisch arbeitende Muskeln entfaltet werden, genau aufeinander abgestimmt sein müssen, um zum gewünschten Bewegungsergebnis zu gelangen. Carolan & Cafarelli (1992) konnten in einer achtwöchigen Untersuchung feststellen, dass es bei der Trainingsübung Beinstrecken (isometrisch) über den Untersuchungsverlauf hinweg zu einer deutlichen Reduktion der Aktivität der Beinbeuger kam. Dies hatte zur Folge, dass der Knieextension ein geringerer muskulärer Widerstand entgegengebracht wurde. Da Muskeln, die in einer Bewegung als Antagonisten fungieren, zumeist gelenkstabilisierende bzw. gelenkführende Aufgaben übernehmen und bei betont schnellen Bewegungen zudem für das Abbremsen der beschleunigten Gliedmaßen verantwortlich sind, um Verletzungen der Gelenkstrukturen im Gelenkschlag zu verhindern (86,117), ist bis auf wenige Ausnahmen immer eine gewisse Grundaktivität erforderlich bzw. benötigen die Antagonisten einen optimalen Innervationsgrad (1,9,1123,43). Nach Enoka

(1997) ist eine zunächst starke Aktivierung der Antagonisten eine grundlegende Strategie des Nervensystems, wenn es sich um neue bzw. unbekannte motorische Anforderungen handelt. Wird die Geschwindigkeit einer Bewegung erhöht, so kommt es zunächst zu einem Anstieg der Antagonistenaktivität, wobei hier in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit immer ein Optimaltrend verfolgt wird (Behm 1995; Carpentier et al. 1996) und muss nicht zwangsläufig alle Antagonisten in gleichem Maße betreffen (2,10). Eine Sonderform stellen sehr schnelle Bewegungen dar. Hierbei konnten verschiedene Arbeitsgruppen eine 3-Phasen-Struktur des Innervationsverhaltens feststellen (7,11,86,115,119). Nach einer initialen Aktivierung zu Beginn der Bewegung folgt eine via Elektromyographie belegbare Reduktion des Aktivierungsniveaus, während gleichzeitig der oder die Agonisten eine starke Aktivierung zeigen. Am Ende der Bewegung kommt es dann wieder zu einer deutlich ansteigenden Aktivierung. Es scheint sich dabei um ein vorprogrammiertes Innervationsverhalten zu handeln, das jedoch durch Veränderung der Bewegungsstrategie, der Bewegungsgeschwindigkeit, der Bewegungsamplitude bzw. des jeweiligen Gelenkwinkels, der Kontraktionsform und der Intensität der Belastung moduliert werden kann (2,9,11,23,26,80,86,105).

Diese Darstellung sollte einen kleinen Einblick in die wichtigsten neuronalen Anpassungen an ein Krafttraining gegeben haben. Diese Adaptationen bilden die Grundlage sowohl für Kraftsteigerungen ohne eine Zunahme der Muskelmasse als auch für einen ökonomischen Einsatz und eine präzise aufeinander abgestimmte Aktivierung der Skelettmuskulatur. Im folgenden Teil der Serie werden, wie bereits erwähnt, morphologische Anpassungen thematisiert.

Literaturverzeichnis

1. Aagaard, P., Simonsen, E.B., Andersen, J.L., Magnusson, S.P. & Dyhre-Poulsen, P. (2002). Increased rate of force development and neuronal drive of human skeletal muscle following resistance training. *Journal of Applied Physiology*, 93, 1318-1326.
2. Aagaard, P., Simonsen, E.B., Andersen, J.L., Magnusson, S.P., Bojsen-Møller, F. & Dyhre-Poulsen, P. (2000). Antagonist muscle coactivation during isokinetic knee extension. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 10, 58-67.
3. Adams, G.R., Hather, B.M., Baldwin, K.M. & Dudley, G.A. (1993). Skeletal muscle myosin heavy chain composition and resistance training. *Journal of Applied Physiology*, 74, 911-915.
4. Akima, H., Takahashi, H., Kuno, S.-Y., Masuda, K., Masuda, T., Shimojo, H., Anno, I., Itai, Y. & Katsuta, S. (1999). Early phase adaptations of muscle use and strength to isokinetic training. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 31 (4), 588-594.
5. Akima, H., Kuno, S., Takahashi, H., Fukunaga, T. & Katsuta, S. (2000). The use of magnetic resonance images to investigate the influence of recruitment in the relationship between torque and cross-sectional area in human muscle. *European Journal of Applied Physiology*, 83, 475-480.
6. Allen, G.M., Gandevia, S.C. & McKenzie, D.K. (1995). Reliability of measurements of muscle and voluntary activation using twitch interpolation. *Muscle & Nerve*, 18, 593-600.
7. Angel, R.W. (1981). Electromyographic patterns during ballistic movements in normal and in hemiplegic patients. In: J.E. Desmedt (Edt.), *Progress in Clinical Neurophysiology* (pp.347-357), vol. 9, Basel: Karger.
8. Babault, N., Pousson, M., Ballay, Y. & van Hoecke, J. (2001). Activation of human quadriceps femoris during isometric, concentric, and eccentric contractions. *Journal of Applied Physiology*, 91, 2628-2634.
9. Baratta, R., Solomonow, M., Zhou, B.H., Letson, D., Chuinard, R. & D'Ambrosia, R. (1988). Muscular coactivation. The role of the antagonist musculature in maintaining knee stability. *The American Journal of Sports Medicine*, 16 (2), 113-122.
10. Behm, D.G. & Sale, D.G. (1993). Intended rather than actual movement velocity determines the velocity-specific response. *Journal of Applied Physiology*, 74, 359-368.
11. Behm, D.G. (1995). Neuromuscular implications and applications of resistance training. *Journal of Strength and Conditioning Research*, 9 (4), 264-274.
12. Behm, D.G., Whittle, J., Button, D. & Power, K. (2002). Intermuscle differences in activation. *Muscle & Nerve*, 25, 236-243.

13. Belanger, A.Y. & McComas, A.J. (1981). Extent of motor unit during effort. *Journal of Applied Physiology*, 51 (5), 1131-1135.
14. Bernardi, M., Solomonow, M., Sanchez, J.H., Baratta, R.V. & Nguyen, G. (1995). Motor unit recruitment strategy of knee antagonist muscles in a step-wise, increasing isometric contractions. *European Journal of Applied Physiology*, 70, 493-501.
15. Bigland, B. & Lippold, O.C.J. (1954). Motor unit activity in the voluntary contraction of human muscle. *Journal of Physiology*, 125, 322-335.
16. Bigland-Ritchie, B., Jones, D.A., Hosking, G.P. & Edwards, R.H.T. (1978). Central and peripheral fatigue in sustained maximum voluntary contractions of human muscle. *Clinical Science and Molecular Medicine*, 54, 609-614.
17. Bochdansky, T. (1994). Die Messung der Muskulatur mittels oberflächlicher EMG-Ableitung: Möglichkeiten und Grenzen. In: L. Zichner, M. Engelhardt & J. Freiwald (Hrsg.), *Die Muskulatur - Sensibles, integratives und meßbares Organ* (S.59-67), Wehr: Ciba-Geigy Verlag.
18. Borg, J., Grimby, L. & Hannerz, J. (1979). Motor neuron firing range, axonal conduction velocity, and muscle fiber histochemistry in neuromuscular diseases. *Muscle & Nerve*, 2, 423-430.
19. Bührle, M., Schmidtbleicher, D. & Ressel, H. (1983). Die spezielle Diagnose der einzelnen Kraftkomponenten im Hochleistungssport. *Leistungssport*, 3, 11-16.
20. Bührle, M. & Werner, E. (1984). Das Muskelquerschnittstraining der Bodybuilder. *Leistungssport*, 3, 5-9.
21. Cannon, R.J. & Cafarelli, E. (1987). Neuromuscular adaptations to training. *Journal of Applied Physiology*, 63 (6), 2396-2402.
22. Carolan, B. & Cafarelli, E. (1992). Adaptations in coactivation after isometric resistance training. *Journal of Applied Physiology*, 73, 911-917.
23. Carpentier, A., Duchateau, J. & Hainaut, K. (1996). Velocity-dependent muscle strategy during plantarflexion in humans. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 6 (4), 225-233.
24. Chilibeck, P.D., Calder, A.W., Sale, G. & Webber, C.E. (1998). A comparison of strength and muscle mass increases during resistance training in young women. *European Journal of Applied Physiology*, 77, 170-175.
25. Clamann, H.P., Gilles, D.J., Skinner, R.D. & Henneman, E. (1974). Quantitative measures of output of a motoneuron pool during monosynaptic reflexes. *Journal of Neurophysiology*, 37, 1328-1337.
26. Colson, S., Pousson, M., Martin, A. & van Hoecke, J. (1999). Isokinetic elbow flexion and coactivation following eccentric training. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 9, 13-20.
27. Cope, T.C. & Sokoloff, A.J. (1999). Orderly recruitment among motoneurons supplying different muscles. *Journal of Physiology (Paris)*, 93, 81-85.
28. Davies, C.T.M., Dooley, P., McDonagh, M.J.N. & White, M.J. (1985). Adaptation of mechanical properties of muscle to high force training in man. *Journal of Physiology*, 365, 277-284.
29. Davies J., Parker D.F., Rutherford O.M. & Jones, D.A. (1988). Changes in strength and cross sectional area of the elbow flexors as a result of isometric strength training. *European Journal of Applied Physiology*, 57, 667-670.
30. DeLorme, T.L. & Watkins, A.L. (1951). *Progressive resistance exercise - technic and medical application*. New York: Appleton-Century-Crofts Inc.
31. DeLuca, C.J., LeFever, R.S., McCue, M.P. & Xenakis, A.P. (1982). Behaviour of human motor units in different muscles during linearly varying contractions. *Journal of Physiology*, 329, 113-128.
32. DeLuca, C.J. & Erim, Z. (1994). Common drive of motor units in regulation of muscle force. *Trends in Neuroscience*, 17 (7), 299-305.
33. Dietz, V. (1985). Neurophysiologische Grundlagen des Kraftverhaltens. In: M. Bührle (Hrsg.), *Grundlagen des Maximal- und Schnellkrafttrainings* (S.16-34), Schorndorf: Verlag Hofmann.
34. Dowling, J.J., Konert, E., Ljucovic, P. & Andrews, D.M. (1994). Are humans able to voluntarily elicit maximum muscle force? *Neuroscience*, 179, 25-28.
35. English, A.W. & Wolf, S.L. (1982). The motor unit - anatomy and physiology. *Physical Therapy*, 62 (12), 1763-1772.
36. English, A.W., Wolf, S.L. & Segal, R.L. (1993). Compartmentalization of muscles and their motor nuclei: the partitioning hypothesis. *Physical Therapy*, 73 (12), 857-867.
37. Enoka, R.M. & Stuart, D.G. (1984). Henneman's size principle: current issues. *Trends in Neurosciences*, 7, 226-228.
38. Enoka, R.M. & Fuglevand, A.J. (1993). Neuromuscular basis of the maximum voluntary force capacity of muscle. In: M.D. Grabiner (Edt.), *Current Issues in Biomechanics* (pp. 215-235), Champaign, IL: Human Kinetics.
39. Enoka, R.M. (1994). *Neuromuscular basis of kinesiology*, Champaign, IL: Human Kinetics.
40. Enoka, R.M. (1997). Neural adaptations with chronic physical activity. *Journal of Biomechanics*, 30, 447-455.
41. Erim, Z., De Luca, C.J., Mineo, K., & Aoki, T. (1996). Rank-ordered regulation of motor units. *Muscle & Nerve*, 19, 563-573.
42. Farthing, J.P. & Chilibeck, P.D. (2003a). The effect of eccentric training at different velocities on cross-education. *European Journal of Applied Physiology*, 89, 570-577.
43. Freund, H.J. & Büdingen, H.J. (1978). The relationship between speed and amplitude of the fastest voluntary contractions of human muscles. *Experimental Brain Research*, 31, 1-12.

44. Fukunaga, T. (1976). Die absolute Muskelkraft und das Muskeltraining. *Sportarzt und Sportmedizin*, 11, 255-266.
45. Grabiner, M.D. & Owings, T.M. (1999). Effects of eccentrically and concentrically induced unilateral fatigue on the involved and uninvolved limbs. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 9, 185-189.
46. Garfinkel, S. & Cafarelli, E. (1992). Relative changes in maximal force, EMG, and muscle cross-sectional area after isometric training. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 24 (11), 1220-1227.
47. Grillner, S. & Udo, M. (1971). Recruitment in the tonic stretch reflex. *Acta Physiologica Scandinavica*, 81, 571-573.
48. Häkkinen, K. & Komi, P.V. (1983). Electromyographic changes during strength training and detraining. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 15, 455-460.
49. Häkkinen, K. & Komi, P.V. (1985a). Changes in electrical and mechanical behaviour of leg extensor muscles during heavy resistance strength training. *Scandinavian Journal of Sports Sciences*, 7, 55-64.
50. Häkkinen, K., Komi, P.V. & Tesch, P.A. (1981). Effect of combined concentric and eccentric strength training and detraining on force-time, muscle fiber and metabolic characteristics of leg extensor muscles. *Scandinavian Journal of Sports Sciences*, 3 (2), 50-58.
51. Häkkinen, K., Alén, M. & Komi, P.V. (1985a). Changes in isometric force- and relaxation-time, electromyographic and muscle fibre characteristics of human muscle during strength training and detraining. *Acta Physiologica Scandinavica*, 125, 573-585.
52. Häkkinen, K. & Komi, P.V. (1985b). Effect of explosive type strength training on electromyographic and force production characteristics of leg extensor muscles during concentric and various stretch-shortening cycle exercises. *Scandinavian Journal of Sports Sciences*, 7 (2), 65-76.
53. Häkkinen, K., Komi, P.V., Alén, M. & Kauhanen, H. (1987). EMG, muscle fibre and force production characteristics during a 1-year training period in elite weight-lifters. *European Journal of Applied Physiology*, 56, 419-427.
54. Häkkinen, K. & Häkkinen, A. (1995). Neuromuscular adaptations during intensive strength training in middle-aged and elderly males and females. *Electromyography and Clinical Neurophysiology*, 35, 137-147.
55. Häkkinen, K., Kallinen, M., Linnamo, V., Pastinen, U.-M., Newton, R.U. & Kraemer, W.J. (1996). Neuromuscular adaptations during bilateral versus unilateral strength training in middle-aged and elderly men and women. *Acta Physiologica Scandinavica*, 158, 77-88.
56. Häkkinen, K., Kallinen, M., Izquierdo, M., Jokelainen, K., Lassila, H., Mälkiä, E., Kraemer, W.J., Newton, R.U. & Alén, M. (1998a). Changes in agonist-antagonist EMG, muscle CSA, and force during strength training in middle-aged and older people. *Journal of Applied Physiology*, 84 (4), 1341-1349.
57. Häkkinen, K., Newton, R.U., Gordon, S.E., McCormick, M., Volek, J.S., Nindl, B.C., Gotshalk, L.A., Campbell, W.W., Evans, W.J., Käkkinen, A., Humphries, B.J. & Kraemer, W.J. (1998b). Changes in muscle morphology, electromyographic activity, and force production characteristics during progressive strength training in young and older men. *Journal of Gerontology: Biological Sciences*, 53A (6), B415-B423.
58. Häkkinen, A., Häkkinen, K., Hannonen, P. & Alén, M. (2001a). Strength training induced adaptations in neuromuscular function of premenopausal women with fibromyalgia: comparison with healthy women. *Annals of the Rheumatic Diseases*, 60, 21-26.
59. Häkkinen, K., Kraemer, W.J., Newton, R.U. & Alén, M. (2001b). Changes in electromyographic activity, muscle fibre and force production characteristics during heavy resistance/power strength training in middle-aged and older men and women. *Acta Physiologica Scandinavica*, 171, 51-62.
60. Häkkinen, K., Alén, M., Kraemer, W.J., Gorostiaga, E., Izquierdo, M., Rusko, H., Mikkola, J., Häkkinen, A., Valkeinen, H., Kaarakainen, E., Romu, S., Erola, V., Ahtiainen, J. & Paavolainen, L. (2003). Neuromuscular adaptations during concurrent strength and endurance training versus strength training. *European Journal of Applied Physiology*, 89, 42-52.
61. Higbie, E.J., Cureton, K.J., Warren III, G.L. & Prior, B.M. (1996). Effects of concentric and eccentric training on muscle strength, cross-sectional area, and neuronal activation. *Journal of Applied Physiology*, 81, 2173-2181.
62. Henneman, E. (1957). Relationship between size of neurons and their susceptibility discharge. *Science*, 126, 1345-1347.
63. Henneman, E., Somjen, G. & Carpenter, D.O. (1965). Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *Journal of Neurophysiology*, 28, 560-580.
64. Henneman, E., Clamann, H.P., Gillies, J.D. & Skinner, R.D. (1974). Rank order of motoneurons within a pool: law of combination. *Journal of Neurophysiology*, 37, 1338-1349.
65. Henneman, E. (1981). Recruitment of motoneurons: the size principal. In: J.E. Desmedt (Edt.), *Progress in Clinical Neurophysiology* (pp.26-60), Vol. 9, Basel: Karber
66. Hering, G. (2000, Dissertation). *Über mechanische und elektrophysiologische Eigenschaften von so genannten langsamen und schnellen Muskelfasern*.
67. Hollmann, W. (1990). *Training, Grundlagen und Anpassungsprozesse*. Studienbriefe der Trainerakademie Köln des Deutschen Sportbundes – Studienbrief 9. Schorndorf: Verlag Hofmann.
68. Houston, M.E., Froese, E.A., Valeriote, S.P., Green, H.J. & Ranney, D.A. (1983). Muscle performance, morphology and metabolic capacity during strength

- training and detraining: a one leg model. *European Journal of Applied Physiology*, 51, 25-35.
69. Howell, J.N., Fuglevand, A.J., Walsh, M.L. & Bigland-Ritchie, B. (1995). Motor unit activity during isometric and concentric-eccentric contractions of the human first dorsal interosseus muscle. *Journal of Neurophysiology*, 74 (2), 901-904.
 70. Ikai, M. & Steinhaus, A.H. (1961). Some factors modifying the expression of human strength. *Journal of Applied Physiology*, 16, 157-163.
 71. Ikai, M. & Steinhaus, A.H. (1961). Some factors modifying the expression of human strength. *Journal of Applied Physiology*, 16, 157-163.
 72. Ikai, M., Yabe, K. & Ischij, K. (1967). Muskelkraft und muskuläre Ermüdung bei willkürlicher Anspannung und elektrischer Reizung des Muskels. *Sportarzt und Sportmedizin*, 5, 197-204.
 73. Ikai, M. & Fukunaga, T. (1970). A study on training effect on strength per unit cross-sectional area of muscle by means of ultrasonic measurements. *Internationale Zeitschrift für angewandte Physiologie einschließlich Arbeitsphysiologie*, 28, 173-180.
 74. Ishida, K., Moritani, T. & Itoh, K. (1990). Changes in voluntary and electrically induced contractions during strength training and detraining. *European Journal of Applied Physiology*, 60, 244-248.
 75. Jakobi, J.M. & Cafarelli, E. (1998). Neuromuscular drive and force production are not altered during bilateral contractions. *Journal of Applied Physiology*, 84 (1), 200-206.
 76. Jakobi, J.M. & Rice, C.L. (2002). Voluntary muscle activation varies with age and muscle group. *Journal of Applied Physiology*, 93, 457-462.
 77. Jones, D.A. & Rutherford, O.M. (1987). Human muscle strength training: The effects of three different regimes and the nature of the resultant changes. *Journal of Physiology*, 391, 1-11.
 78. Kalmar, J.M. & Cafarelli, E. (1999). Effects of caffeine on neuromuscular function. *Journal of Applied Physiology*, 87 (2), 801-808.
 79. Kamen, G. & DeLuca, C. (1989). Unusual motor unit firing behaviour in older adults. *Brain Research*, 482, 136-140.
 80. Kellis, E. & Baltzopoulos, V. (1998). Muscle activation differences between eccentric and concentric isokinetic exercise. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 30 (11), 1616-1623.
 81. Komi, P.V., Viitasalo, J.T., Rauramaa, R. & Vihko, V. (1978). Effect of isometric strength training on mechanical, electrical, and metabolic aspects of muscle function. *European Journal of Applied Physiology*, 40, 45-55.
 82. Komi, P.V. (1986). Training of muscle strength and power: interaction of neuromotoric, hypertrophic and mechanical factors. *International Journal of Sports Medicine*, 7 (1, Suppl.), 10-15.
 83. Kossev, A. & Christova, P. (1998). Discharge pattern of human motor units during dynamic concentric and eccentric contractions. *Electromyography and Clinical Neurophysiology*, 109, 245-255.
 84. Kukulka, C.G. & Clamann, H.P. (1981). Comparison of the recruitment and discharge properties of motor units in human brachial biceps and adductor pollicis during isometric contractions. *Brain Research*, 219, 45-55.
 85. Loeb, G.E. (1985). Motoneuron task groups: coping with kinematic heterogeneity. *Journal of Experimental Biology*, 115, 137-146.
 86. Marsden, C.D., Obeso, J.A. & Rothwell, J.C. (1983). The function of the antagonist muscle during fast limb movements in man. *Journal of Physiology*, 335, 1-13.
 87. Masakado, Y. (1994). Motor unit firing behavior in man. *Keio Journal of Medicine*, 43 (3), 137-142.
 88. Milner-Brown, H.S., Stein, R.B. & Yemm, R. (1973). Changes in firing rate of human motor units during linearly changing voluntary contractions. *Journal of Physiology*, 230, 371-390.
 89. Milner-Brown, H.S. & Stein, R.B. (1975). The relation between the surface electromyogram and muscular force. *Journal of Physiology*, 246, 549-569.
 90. Moritani, T. & DeVries, H.A. (1979). Neural factors versus hypertrophy in the time course of muscle strength gain. *American Journal of Medicine*, 58, 115-130.
 91. Moss, B.M., Refsnes, P.E., Abildgaard, A., Nicolaysen, K. & Jensen, J. (1997). Effects of maximal effort strength training with different loads on dynamic strength, cross sectional area, load-power and load velocity relationships. *European Journal of Applied Physiology*, 75, 193-199.
 92. Mouraux, D., Stallenberg, B., Dugailly, P.-M. & Brassine, E. (2000). The effect of submaximal eccentric isokinetic training on strength and cross sectional area of the human achilles tendon. *Isokinetics and Exercise Science*, 8, 161-167.
 93. Moritani, T. (2003). Motor unit and motoneurone excitability during explosive movement. In: P.V. Komi (Ed.), *Strength and Power in Sport* (pp.27-49), Oxford (UK): Blackwell Sciences.
 94. Narici, M.V., Roi, G.S., Landoni, L., Minetti, A.E. & Cerretelli, P. (1989). Changes in force, cross-sectional area and neuronal activation during strength training and detraining of human quadriceps. *European Journal of Applied Physiology*, 59, 310-319.
 95. Narici, M.V., Hoppeler, H., Kayser, B., Landoni, L., Claassen, H., Gavardi, C., Conti, M. & Cerretelli, P. (1996). Human quadriceps cross-sectional area, torque and neural activation during 6 months strength training. *Acta Physiologica Scandinavica*, 157, 175-186.
 96. Nørregaard, J., Bülow, P.M. & Danneskiold-Samsøe, B. (1994). Muscle strength, voluntary activation, twitch properties, and endurance in patients with fibromyalgia. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 57, 1106-1111.
 97. Ozmun, J.C., Mikesky, A.E. & Surburg, P.R. (1994). Neuromuscular adaptations following prepubescent strength training. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 26 (4), 510-514.

98. Par t, E.B., Stern, J.T., Schwartz, J.M. & Brook, S. (1981). Functional differentiation within the tensor fasciae latae. *The Journal of Bone and Joint Surgery*, 63-A (9), 1457-1471.
99. Paton, M.E. & Brown, J.M.M. (1995). Functional differentiation within latissimus dorsi. *Electromyography and Clinical Neurophysiology*, 35, 301-309.
100. Pensini, M., Martin, A. & Maffiuletti, N.A. (2002). Central versus peripheral adaptations following eccentric resistance training. *International Journal of Sports Medicine*, 23, 567-574.
101. Pick, J. & Becque, D. (2000). The relationship between training status and intensity on muscle activation and relative submaximal lifting capacity during the back squat. *Journal of Strength and Conditioning Research*, 14 (2), 175-181.
102. Rabita, G., P rot, C. & Lenseil-Corbeil, G. (2000). Differential effect of knee extension isometric training on the different muscles of the quadriceps femoris in humans. *European Journal of Applied Physiology*, 83, 531-538.
103. Roos, M.R., Rice, C.L., Connelly, D.M. & Vandervoort, A.A. (1999). Quadriceps muscle strength, contractile properties, and motor unit firing rates in young and old men. *Muscle & Nerve*, 22, 1094-1103.
104. Rutherford, O.M. & Jones, D.A. (1986). The role of learning and coordination in strength training. *European Journal of Applied Physiology*, 55, 100-105.
105. Sale, D.G. (2003). Neuronal adaptations to strength training. In: P.V. Komi (Edt.), *Strength and Power in Sport* (pp.281-314), Oxford: Blackwell Scientific Publications
106. Seger, J.Y. & Thorstensson, A. (2005). Effects of eccentric versus concentric training on thigh muscle strength and EMG. *International Journal of Sports Medicine*, 26, 45-52.
107. Shima, N., Ishida, K., Katayama, K., Morotome, Y., Sato, Y. & Miyamura, M. (2002). Cross education of muscular strength during unilateral resistance training and detraining. *European Journal of Applied Physiology*, 86, 287-294.
108. Solomonow, M., Baten, C., Smit, J., Baratta, R., Hermens, H., D'Ambrosia, R. & Shoji, H. (1990). Electromyogram power spectra frequencies associated with motor unit recruitment strategies. *Journal of Applied Physiology*, 68 (3), 1177-1185.
109. Taniguchi, Y. (1998). Relationship between the modifications of bilateral deficit in upper and lower limbs by resistance training in humans. *European Journal of Applied Physiology*, 78, 226-230.
110. Toigo, M. & Boutellier, U. (2006). New fundamental resistance exercise determinants of molecular and cellular muscle adaptations. *European Journal of Applied Physiology*, 97, 643-663.
111. Ter Haar Romney, B.M., Denier van der Gon, J.J. & Gielen, C.C.A.M. (1982). Changes in recruitment order of motor units in the human biceps muscle. *Experimental Neurology*, 78, 360-368.
112. Thomas, J.S., Schmidt, E.M. & Hambrecht, F.T. (1978). Facility of motor unit control during tasks defined directly in terms of unit behaviors. *Experimental Neurology*, 59, 384-395.
113. Van Cutsem, M., Duchateau, J. & Hainaut, K. (1998). Changes in single motor unit behaviour contribute to the increase in contraction speed after dynamic training in humans. *The Journal of Physiology*, 513, 295-305.
114. van Zuylem, E.J., Gielen, C.C.A.M. & Denier van der Goen, J.J. (1988). Coordination and inhomogeneous activation of human arm muscles during isometric torques. *Journal of Neurophysiology*, 60 (5), 1523-1548.
115. Waters, P. & Strick, P.L. (1981). Influence of 'strategy' on muscle activity during ballistic movements. *Brain Research*, 207, 189-194.
116. Wickham, J.B. & Brown, J.M.M. (1998). Muscles within muscles: the neuromotor control of intramuscular segments. *European Journal of Applied Physiology*, 78, 219-225.
117. Wierzbicka, M.M., Wiegner, A.W. & Shahani, B.T. (1986). Role of agonist and antagonist muscles in fast arm movements in man. *Experimental Brain Research*, 63, 331-340.
118. Young, A., Stokes, M., Round, J.M. & Edwards, R.H.T. (1983). The effect of high-resistance training on the strength and cross-sectional area of the human quadriceps. *European Journal of Clinical Investigation*, 13, 411-417.
119. Zehr, E.P. & Sale, D.G. (1994). Ballistic movement: muscle activation and neuromuscular adaptation. *Canadian Journal of Applied Physiology*, 19 (4), 363-378.
120. Zhou, S. (2000). Chronic neural adaptations to unilateral exercise: mechanisms of cross education. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 28 (4), 177-184.