

**IÄN VAIKUTUS MAKSIMI- JA NOPEUSVOIMAAN ERI LAJITAUSTAN
OMAAVILLA MIEHILLÄ**

Eetu Hopeapuu

Liikuntalääketieteen pro gradu -tutkielma

Liikuntatieteellinen tiedekunta

Jyväskylän yliopisto

Kesä 2020

TIIVISTELMÄ

Hopeapuu, E. 2020. Iän vaikutus maksimi- ja nopeusvoimaan eri lajitaustan omaavilla miehillä. Liikuntatieteellinen tiedekunta, Jyväskylän yliopisto, liikuntalääketieteen pro gradu -tutkielma, 64 s.

Harjoitustaustalla on suuri vaikutus maksimaaliseen voimaan ja tehontuottoon, mutta ikääntyminen johtaa molempien tekijöiden heikentymiseen. On epäselvää, kuinka suuri osa heikentymisestä on ominaisuuden käyttämättömyyttä ja kuinka paljon ikääntymisestä itsestään johtuvaa. Työn tavoitteena oli selvittää, miten lajitausta ja ikä vaikuttavat voimantuotto-ominaisuuksiin eri ikäisillä terveillä miehillä. Pro gradu -työ on osa laajaa Jyväskylän yliopiston Gerontologisen tutkimuskeskuksen tutkimusprojektia ”Urheilijat ikääntymisen ja toimintakyvyn tutkimusmallina”.

Metodit

Poikkileikkaustutkimukseen otettiin nopeus-, voima- ja kestävyysurheilijoita sekä terveitä kontrollihenkilöitä. Tutkittavat muodostivat kaksi ikäryhmää: nuoret, iältään 20-40-vuotiaat (n=104) ja vanhat, iältään 60-80-vuotiaat (n=181). Maksimaalista voimaa mitattiin isometrisellä jalkaprässillä ja penkkipunnerruksella sekä tehontuottoa kevennyshypyillä.

Tulokset

Nuoret

Jalkaprässissä voimaurheilijat (3842 N) olivat vahvempia kuin muut ryhmät (p<0,001). Nopeusurheilijat (2897 N) olivat vahvempia kuin kestävyysurheilijat (p<0,05). Penkkipunnerruksessa voimaryhmäläiset (1541 N) olivat vahvempia kuin muut ryhmät (p<0,01). Nopeusurheilijat (1303 N) olivat vahvempia kuin kestävyysurheilijat tai kontrollit (p<0,001). Kevennyshypyssä nopeus- ja voimaurheilijat (44,2 cm; 41,2 cm) hyppäsivät korkeammalle kuin kestävyysurheilijat (35,9 cm) tai kontrollit (31,0 cm) (p<0,01).

Vanhat

Isometrisessä jalkaprässissä voimaurheilijat (2478 N) olivat vahvempia kuin kestävyysurheilijat tai kontrollit (p<0,05). Penkkipunnerruksessa (966 N) voimaurheilijat olivat vahvempia kuin muut (p<0,001). Kevennyshypyssä nopeus- ja voimaurheilijat (26,4 cm; 24,4 cm) hyppäsivät korkeammalle kuin kestävyysurheilijat (19,8 cm) tai kontrollit.

Johtopäätökset

Nopeus- ja voimaurheilijat säilyttävät voima-arvonsa korkeammalla tasolla ikääntyessä verrattuna kestävyysurheilijoihin ja terveisiin kontrollihenkilöihin, vaikka harjoittelusta huolimatta voima-arvot tippuvat suhteellisesti saman verran. Kestävyysurheilu ei ole yhtä tehokas ylläpitämään suorituskykyä ikääntyvillä.

Asiasanat: Ikä, lajitausta, motorinen yksikkö, jalkaprässi, kevennyshyppy, penkkipunnerrus

ABSTRACT

Hopeapuu, E. 2020. Faculty of Sports and Health Sciences, University of Jyväskylä, Sports and Exercise Medicine, Master's thesis, 64 pp.

This master's thesis is part of a large research project conducted by the Gerontology Research Center of the University of Jyväskylä called ATHLAS (Athlete Aging Study), the purpose of which was to use an athlete model approach to understand the benefits of lifelong regular exercise on functional capacity and musculoskeletal health in old age. Training background has a strong effect on maximal muscle strength and power, but aging causes a decline in these attributes. It is unclear how much of the deterioration is due to disuse of the muscles and how much to aging itself. The aim of this thesis was to assess how training background and age affect the force generation of healthy males.

Methods

For this cross-sectional study speed, strength and endurance athletes and healthy controls of different ages were recruited. Subjects formed two age-groups: young, aged 20-40 (n=104), and old, aged 60-80 (n=181). Maximal strength was measured via an isometric leg press and the use of bench press equipment and muscle power in a counter movement jump test.

Results

The young

In isometric leg press, strength athletes (3842 N) were stronger than other groups ($p < 0.001$). Speed group (2897 N) was stronger than endurance group ($p < 0.05$). In bench press strength athletes (1541 N) were stronger than other groups ($p < 0.01$). Speed athletes (1303 N) were stronger than endurance group or controls ($p < 0.001$). In countermovement jump speed (44,2 cm) and strength (41,2 cm) groups jumped higher than endurance athletes or controls ($p < 0.01$). Endurance athletes (35,9 cm) jumped higher than controls (31,0 cm) ($p < 0.01$).

The old

In the isometric leg press test, strength athletes (2478 N) were stronger than endurance (2011 N) and control group (1807 N) subjects ($p < 0.05$). In the bench press, strength athletes (966 N) were stronger than other groups ($p < 0.001$). In countermovement jump, speed (26,4 cm) and strength groups (24,4 cm) jumped higher than endurance athletes (19,8 cm) or control group subjects (16,7 cm) ($p < 0.01$).

Conclusions

Both speed and strength training hinder the deterioration of maximal strength and muscle power of the legs in aging male athletes compared to the decline in healthy control groups. Endurance training seems to be less effective in helping to retain muscle power and strength.

Key words: Age, performance, motor unit, leg press, countermovement jump, bench press

SISÄLLYS

TIIVISTELMÄ

1 JOHDANTO.....	1
2 MOTORINEN YKSIKKÖ	2
2.1 Hermosolu	2
2.2 Motoneuroni	5
2.3 Lihaskuitu	9
3 LIHASSOLUN RAKENNE.....	11
3.1 Aktiini.....	12
3.2 Myosiini.....	13
3.3 Titiini ja nebuliini	14
3.4 Sarkoplasmakalvosto ja kalsiumionit	14
3.5 Poikittaissilta-teoria	16
3.6 Hidasta ja nopeaa.....	16
4 IKÄMUUTOKSET HERMO-LIHASJÄRJESTELMÄSSÄ	18
4.1 Ikääntyminen heikentää maksivoimaa ja nopeiden lihassolujen määrää	18
4.2 Lihasmassan muutokset ikääntyessä	20
4.3 Harjoittelu & voima.....	21
4.4 Voima ja ikä	23
4.5 Harjoittelusta ja voima.....	24
4.6 Harjoittelulla spesifejä vaikutuksia jo nuoresta alkaen	26
4.7 Harjoittelu ja lihassolujakauma	27
5 TUTKIMUKSEN TAUSTAA.....	29

5.1 Tutkimuskysymykset.....	30
6 METODIT	32
6.1 Tutkittavat.....	32
6.2 Mittarit	32
6.2.1 Isometrinen jalkaprässi	33
6.2.2 Isometrinen vinopenkkipunnerrus	34
6.2.3 Kevennyshyppy	34
6.3 Tilastolliset menetelmät.....	34
7 TULOKSET	35
7.1 Nuoret	35
7.1.1 Jalkakyykky	35
7.1.2 Kevennyshyppy	36
7.1.3 Isometrinen vinopenkkipunnerrus	36
7.2 Vanhat.....	37
7.2.1 Jalkakyykky	37
7.2.2 Kevennyshyppy	38
7.2.3 Isometrinen vinopenkkipunnerrus	38
8 POHDINTA.....	44
8.1 Tutkimuksen rajoitukset	46
8.2 Johtopäätökset	46
LÄHTEET	48

1 JOHDANTO

Ikä ja lajitausta vaikuttavat suuresti kykyyn tuottaa nopeus- ja maksimivoimaa (Häkkinen ym. 1989). Mekanismit voimantuoton muutoksille ja ennen pitkää heikentymiselle tunnetaan osittain. Epäselvää kuitenkin on, mikä osuus voimantuoton ja nopeuden heikentymisestä on iän aiheuttamaa vääjäämätöntä muutosta, ja mikä ominaisuuden harjoittelemattomuutta.

Harjoittelun aiheuttamia muutoksia ja eroja on tutkittu kaiken ikäisillä nopeus-, voima- ja kestävyysurheilijoilla sekä kilpaurheilua harrastamattomilla verrokeilla (Häkkinen ym. 1989; Sipilä & Suominen 1993; Methenitis ym. 2016). Otokoot tutkimuksissa ovat kuitenkin olleet pääosin pieniä, neljästä muutamaan kymmeneen henkilöön.

Tärkeää on kuitenkin tarkastella voimantuoton eroja eri-ikäisillä, mutta samaa lajia harrastavilla henkilöillä tarpeeksi suurella otannalla. Muuttuuko voimantuottokyky iän tai harjoitustaustan mukana vai onko se pääosin geneettistä? Tiedetään, että lihassolujakauma muuttuu ikääntymisen myötä kohti hitaampia solutyyppejä. Lihassolujen absoluuttinen määrä myös pienenee iän myötä. Korhonen ja kumppanit (2006) tarkastelivat veteraanipikajuoksijoiden voimantuoton muutoksia iän mukana, ja havaitsivat, että maksimaalinen voima heikkeni iän mukana. Nopeimpia lihassoluja myös menetettiin iän myötä, ja niiden suurempi määrä korreloi positiivisesti lihaksen tehon tuottoon.

Tässä opinnäytetyössä tarkoituksena on tarkastella eri-ikäisten miesten lajitaustan vaikutusta voiman- ja tehontuottokykyyn. Miehet on jaettu kahteen ryhmään, nuoriin 20–40-vuotiaisiin, ja vanhoihin 60–80-vuotiaisiin. Urheilijat on jaettu kolmeen eri ryhmään: nopeus-, voima- ja kestävyyslajien edustajiin. Lisäksi neljäntenä ryhmänä ovat terveet saman ikäiset kontrollihenkilöt.

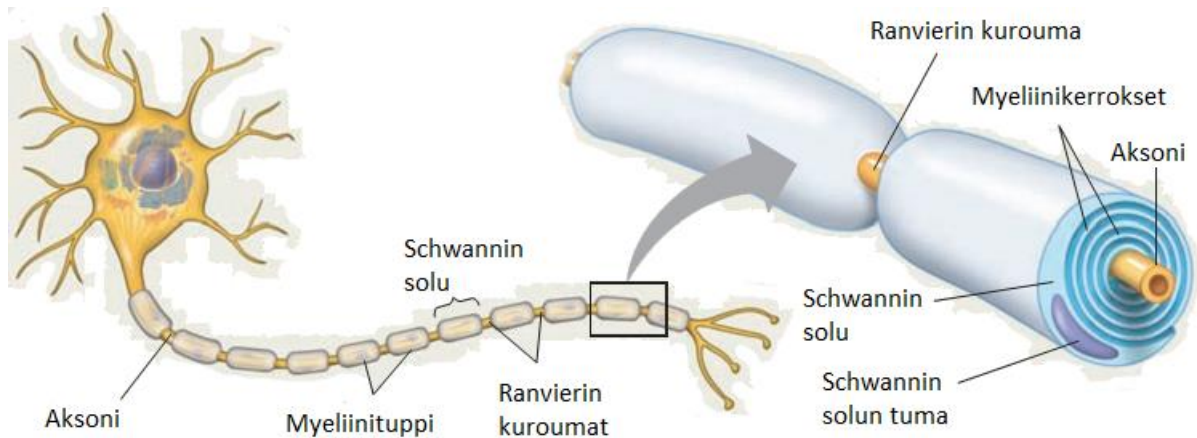
2 MOTORINEN YKSIKKÖ

Motorinen yksikkö on pienin supistuva rakenne hermo-lihasjärjestelmässä. Se koostuu yhdestä motoneuronista ja kaikista siihen kiinnittyvistä lihassoluista (Liddell & Sherrington 1925; Sherrington 1925; Kandel ym. 2013, 773–774). Motoneuronin aksoni eli viejähaarake lähtee selkäytimen etusarvesta, kulkien kohdelihaksen luo, jossa päätejalat haarautuvat ja muodostavat hermo-lihasliitoksen kaikkien hermotettavien lihassolujen luokse. Kun vastaanottava lihassolu saa kemiallisen viestin, käynnistyy lihassupistus (Kandel ym. 2013, 184–186, 775; Campbell 2014, 1071–1074).

Lihakset jaetaan kolmeen pääryhmään: tahdonalaisiin luurankolihasiin, sileään lihakseen ja sydänlihakseen. Sileä lihas ja sydänlihas ovat tahdosta riippumattomia eli autonomisia. Luurankolihakset vastaavat liikkumisesta ja voimantuotosta sekä asennon säilyttämisestä (Park ym. 2014; Lindskog ym. 2015). Tässä työssä jatkossa termit ”lihas” ja ”lihassolu” tarkoittavat aina luurankolihasta tai -lihassolua, ellei toisin mainita.

2.1 Hermosolu

Hermosolu kuljettaa viestiä kohdesolulle, joka voi olla muun muassa toinen hermosolu tai lihas (kuva 1). Hermosolun sisällä viesti kulkee sähköisesti, mutta synapsissa tieto välittyy kemiallisesti (Kandel 2013, 22–23).



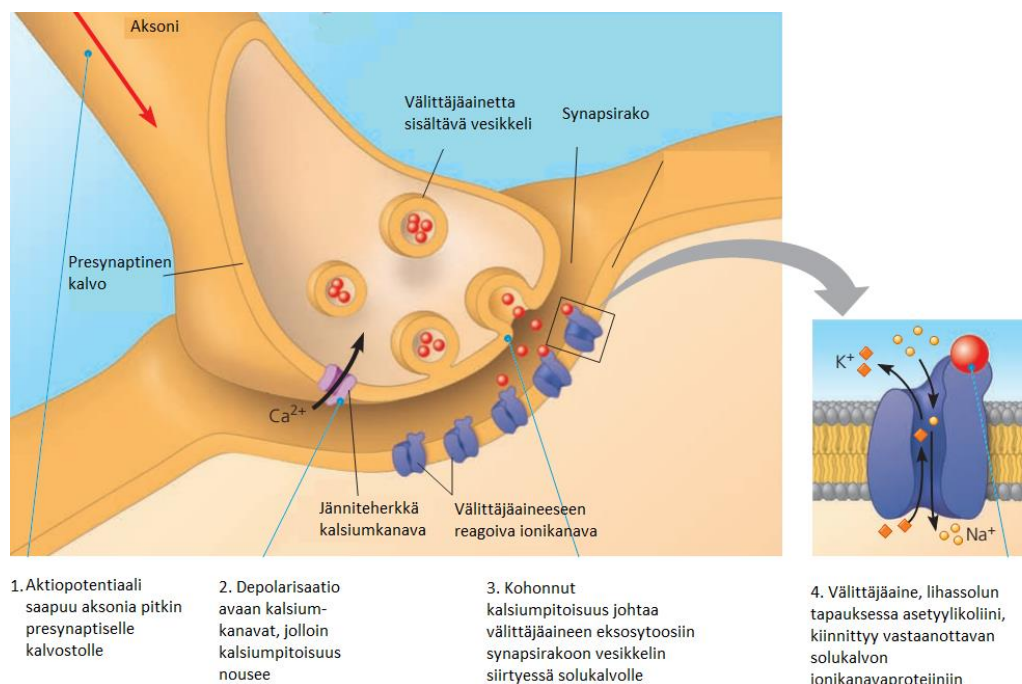
KUVA 1. Hermosolu. Vasemmalla ovat juurimaiset dendriitit eli tuojahaarakkeet, jotka tuovat informaatiota hermosolulle. Sooma eli solukeskus sisältää tyypilliset soluelimet kuten tuman ja ribosomit. Soomasta lähtee aksoni, jota ympäröivät Schwannin solut ja niiden valmistama myeliinituppi. Myeliinituppi nopeuttaa sähköisen impulssin kulkua. Aksoni haarautuu päätejalkoihin, jotka välittävät tiedon kemiallisesti kohdesoluunsa (muokattu lähteestä Campbell ym. 2014, 1070).

Hermosolu eli neuroni voidaan jakaa neljään erilliseen rakenteeseen: soomaan, dendriitteihin, aksoniin ja päätejalkoihin. Näistä tärkein rakenne on sooma eli solukeskus, joka sisältää hermosolun tuman eli geneettisen informaation ja valtaosan soluelimistä. Soomassa valmistetaan suurin osa hermosolun tarvitsemista proteiineista, jotka voidaan kuljettaa vesikkeleiden avulla muualle solun rakenteisiin tai solun ulkopuolelle. Dendriitti eli tuojahaarake on tavallisesti sooman toiminnallinen jatke. Nimensä mukaisesti dendriitit tuovat informaatiota hermosoluun sen ulkopuolelta (Kandel 2013, 71–72, 74–75).

Aksoni eli viejähaarake kuljettaa viestiä sähköisenä hermoimpulssina aktiopotentiaalin muodossa. Aksoni voi olla pituudeltaan millimetrin kymmenesosasta yli kahteen metriin. Lihassupistuksen aiheuttavat motoneuroneiden soomat ovat selkäytimessä kaula- ja rintarangan alueella, joten raajojen distaaliosissa sijaitseviin lihaksiin menevän aksonin tulee olla vähintään toista metriä pitkä (Kandel ym. 2013, 22–23). Aksonia ympäröi, suojaa ja ravitsee myeliinituppi. Myeliinituppi myös nopeuttaa sähköisen viestin kulkeutumista aksonia pitkin (Salzer 2015). Tämä myeliinituppi koostuu 70 prosenttisesti rasvoista ja 30 prosenttisesti proteiineista, ja sitä valmistavat glia- eli hermotukisolut (Bercery & Macklin

2015; Salzer 2015). Ääreishermoston tärkein gliasolu on Schwannin solu. Schwannin solu valmistaa myeliinitupen läpimitaltaan paksummille ääreishermoston neuroneille. Hermosolun tyyppin mukaan myeliiniä sen ympärillä voi olla paljon, vähän tai ei ollenkaan (Monk ym. 2015). Halkaisijaltaan alle yhden mikrometrin aksoneille ei yleensä rakennu myeliinituppea laisinkaan (Salzer 2015). Vaikka hermosolun ympärillä ei olisi eristävää ja aktiopotentiaalia nopeuttavaa myeliiniä, huolehtii Schwannin solu myös näiden myeliinittömien neuronien metabolian eli aineenvaihdunnan tukemisesta ympäröimällä useita yksittäisiä aksoneita (Herbert & Monk 2017).

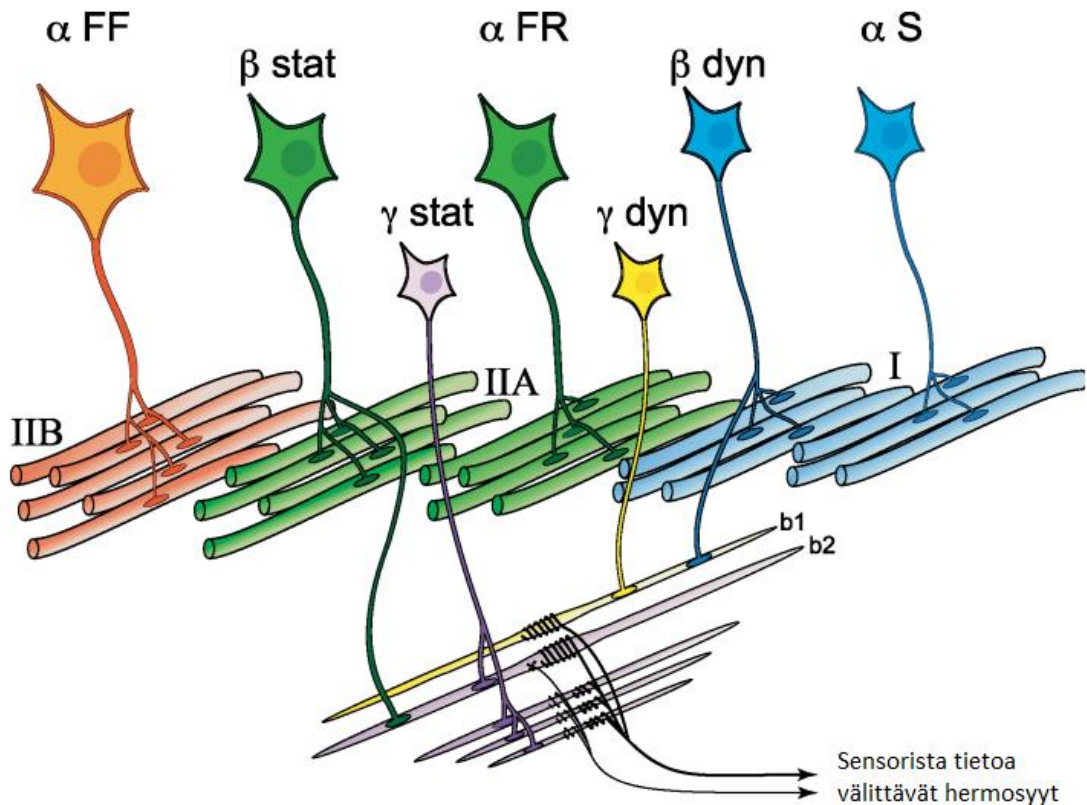
Aksoni päättyy pätejalkaan. Pätejalka muodostaa yhdessä vastaanottavan lihas- tai hermosolun kanssa synapsin (kuva 2). Pätejalkaa ja vastaanottavaa solua erottaa synapsirako. Synapsiraossa tieto välittyy kemiallisesti. Hermo-lihasliitoksessa välittäjäaineena on asetyylikoliini (Kandel ym. 2013, 177–179).



KUVA 2. Synapsi. Aksoni eli viejähaarake haarautuu pätejalkoihin. Pätejalat muodostavat kohdesolunsa kanssa synapsin. Näiden välissä on synapsirako. Synapsiraosta vapautuu välittäjäainetta eli neurotransmitteriä synapsiraon kautta vastaanottavalle solukalvolle. Tämä käynnistää aktiopotentiaalin vastaanottavassa solussa (muokattu lähteestä Campbell ym. 2014, 1072).

2.2 Motoneuroni

Motorisen yksikön tärkein määrittävä tekijä on sen motoneuroni. Jo vuosikymmeniä on tiedetty, että motoneuroneita on erilaisia. Alun perin ne jaoteltiin alatyypeittäin nopeisiin ja hitaisiin yksiköihin (Eccles ym. 1958). Nykyään motoneuronit jaetaan kolmeen pääluokkaan: alfa-, beeta- ja gammamotoneuroneihin (kuva 3) (Sypert & Munson 1981). Näissä on vielä omat alaluokkansa, ja nykyään tunnetaan seitsemän eri motoneuronityyppiä (Manuel & Zytnicki 2011).



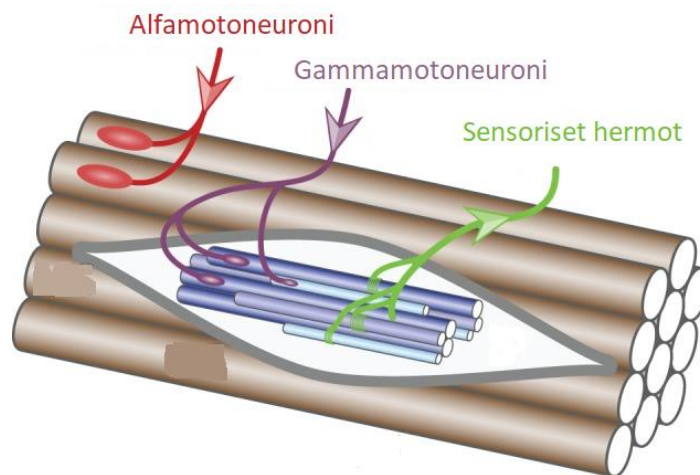
KUVA 3. Motoneuroneita on seitsemää eri tyyppiä. Kolmea alfamotoneuronia (FF–Fast fatigable, FR–Fast fatigue resistant, S–Slow) ja kahta gamma- ja beetamotoneuronia (Stat–Static, Dyn–Dynamic). Alfamotoneuronit hermottavat tahdonalaisia lihassoluja eli ekstrasusaalisäikeitä. Gammamotoneuronit hermottavat erikoistuneita lihaskäämin sisällä olevia lihassoluja eli intrafusaalisäikeitä. Beetamotoneuronit hermottavat sekä ekstrasusaali-että intrafusaalisyytiä (muokattu lähteestä Manuel & Zytnicki 2011).

Alfamotoneuronit ovat motoneuroneista tunnetuimpia, sillä ne ovat suurimpia ja hermottavat pelkästään tahdonalaisia luustolihaksia. Alfamotoneuroneita on kolmea eri tyyppiä, joiden pääasiallinen ero on aksonin koossa ja sähköisen impulssin johtonopeudessa. Suurimmat alfamotoneuronit kuljettavat sähköistä viestiä nopeammin kuin halkaisijaltaan pienemmät yksiköt (Eccles ym. 1958; Sypert & Munson 1981; Manuel & Zytnicki 2011). Hermosolun aksonin läpimitta aktivoi Schwannin solun rakentamaan myeliinitupen. Mitä suurempi aksonin läpimitta on, sitä paksummaksi kehittyy myös ympäröivä myeliinikerros. Aksonin läpimitan ja myeliinin välinen suhde on noin 1:1,5 eli myeliinikerros on paksumpi kuin aksoni motoneuronin koosta riippumatta. Yhdessä nämä muodostavat hermosolun kokonaispaksuuden eli läpimitan (Kandel 2013, 88–89; Salzer ym. 2015). Halkaisijaltaan suurempi neuronin johtaa sähköistä impulssia nopeammin, sillä aktiopotentiaalin muodossa kulkevan sähköisen impulssin eristys on paksussa motoneuronissa parempi (Manuel & Zytnicki 2011).

Alfamotoneuroneiden jaottelu nopeisiin ja hitaisiin oli aikanaan toimiva luokittelutapa, jota käytetään edelleen jonkin verran (Eccles ym. 1958; McArdle ym. 2010, 374; Manuel & Zytnicki 2011). Kuitenkin jo pitkään on tiedetty, että nopeita motoneuroneja on kahta selvästi eri tyyppiä. Siksi nykyään alfamotoneuronit jaetaan kolmeen luokkaan: hitaisiin ja erittäin kestäviin tyypin S-motoneuroneihin (S = slow), nopeimpiin ja väsyviin FF-motoneuroneihin (FF = fast, fatigable) sekä näiden kahden välissä oleviin nopeisiin ja kestäviin FR-motoneuroneihin (FR = fast, fatigue resistant). Hitaiden S-neuroneiden aksoneissa viesti kulkee noin 70–85 metriä sekunnissa, kun nopeammissa motoneuroneissa se on noin 100 metriä sekunnissa (Burke ym. 1973; Sypert & Munson 1981; Frontera & Ochala 2015).

Nopeammissa motoneuroneissa on vähemmän oksidatiivisia entsyymeitä ja niiden glykogeenivarastot kuluvat loppuun ennen hitaampia yksiköitä. Toisin sanoen hitaiden motoneuronien energiankäyttö on taloudellisempaa. Nämä hitaat ja energeettisesti säästäväisemmät motoneuronit rekrytoidaan ennen nopeampia yksiköitä, jos se vain on mahdollista. Suurempi voima tai nopeampi voimantuotto vaatii tyypin FR- tai FF-motoneuronien aktivaation. Näiden hyötysuhde on huonompi, joten ne aktivoidaan vasta tarvittaessa (Manuel & Zytnicki 2011).

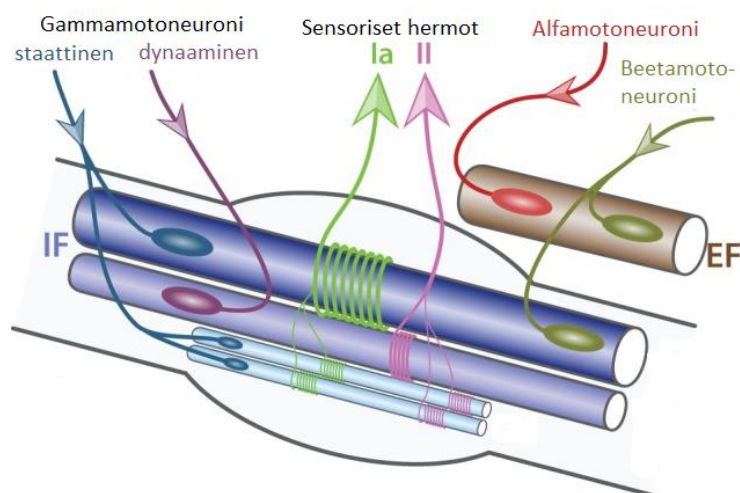
Alfamotoneuroneiden lisäksi lihassoluja supistavat beeta- ja gammamotoneuronit. Gammamotoneuronit (kuva 4) hermottavat lihaskäämien sisällä olevia erikoistuneita lihassäikeitä, jotka säätävät lihaskäämin pituutta. Näitä lihassäikeitä kutsutaan intrafusaalisäikeiksi erotukseksi tavallisten luurankolihasen ekstrasusaalisäikeistä. Intrafusaalisäikeet eivät tuota voimaa tai liikettä, vaan säätämällä käämiä auttavat venytysheijasteen kautta nisäkkään liikkumisessa ja tasapainon säätelyssä. Lihaskäämi reagoi venytykseen ja säätää asentoa lisäämällä tarvittaessa lihaksen ekstrasusaalisäikeiden aktiivisuutta. Gammamotoneuroneita on kahta eri tyyppiä: staattisia ja dynaamisia. Dynaamiset säikeet ovat näistä kahdesta hitaammin aktiopotentiaalia johtavia (Ellaway ym. 2015).



KUVA 4. Lihaskudoksen ekstrasusaalisäikeitä hermottaa alfamotoneuroni. Lihaskudoksen sisällä oleva erikoistunut elin lihaskäämi sisältää erikoistuneita intrafusaalisäikeitä, joita hermottaa gammamotoneuroni. Lisäksi sensoriset hermot vievät lihaskäämiltä tietoa keskushermostoa kohti (muokattu lähteestä Stifani 2014).

Kolmas lihassoluja hermottava on beetamotoneuroni (kuva 5). Beetamotoneuronia voidaan pitää yhdistelmänä alfa- ja gammamotoneuronia, sillä se antaa hermotusta sekä lihassukkuloiden intrafusaalisäikeille että luurankolihasen ekstrasusaalisäikeille (Stifani 2014). Beetamotoneuronit jakautuvat kahteen ryhmään, ja ne on jaettu gammamotoneuronien tavoin staattiseen ja dynaamiseen yksikköön. Dynaaminen beetamotoneuroni on näistä kahdesta hitaampi, ja se toimii S-alfamotoneuronin tavoin aktivoiden vähän voimaa tuottavia

aerobisia luurankolihasia. Lihaskäämissä dynaaminen beetamotoneuroni säättää samoja intafusaalisäikeitä kuin dynaaminen gammamotoneuroni (Manuel & Zytnicki 2011; Radovanovic ym. 2015).



KUVA 5. Lihaskäämin sisällä olevia intrafusaalisäikeitä (IF) hermottavat staattiset (static) ja dynaamiset (dynamic) gammamotoneuronit (Gamma MN). Beetamotoneuronit hermottavat intrafusaalisäikeitä gammamotoneuronien ja ektrafusaalisäikeitä (EF) yhdessä alfamotoneuronien kanssa (muokattu lähteestä Stifani 2014).

Staattinen beetamotoneuroni hermottaa nopeampia ja enemmän voimaa tuottavia ektrafusaalisäikeitä eli samoja soluja kuin FF- tai FR-alfamotoneuronit. Kuitenkin pääasiassa ne hermottavat FR-yksiköitä, ja vain hyvin harva FF-motoneuroneita (Jami ym. 1982). Lisäksi lihaskäämin sisältä se vie supistumiskäskeyjä samoihin intrafusaalisäikeisiin kuin staattinen gammamotoneuroni. Beetamotoneuronit ovat vähemmän tutkittuja kuin muut säikeet, mutta niiden määrän on havaittu olevan merkittävä (Manuel & Zytnicki 2011). Eräässä tutkimuksessa havaittiin kaikista ektrafusaalisäikeitä hermottavista hermosoluista 21 prosenttia olevan staattisia ja 10 prosenttia dynaamisia beetamotoneuroneita. Yhteensä siis 31 prosenttia luurankolihasista liikuttavista hermosoluista kuului beetamotoneuroneihin. Valitettavasti tutkimus oli tehty kissoilla, joten ihmisiin tätä tulosta ei voi siirtää suoraan (Jami ym. 1982). Kuitenkin ihmisiltä on vasta viime vuosina löydetty samat rakenteelliset ja hermostolliset osat lihaskäämeistä kuin muilta kehittyneiltä nisäkkäiltä jo aiemmin. Voidaan spekuloida myös motoneuronien noudattavan samankaltaista jakoa, vaikkei varmaa tutkimusnäyttöä tästä vielä ole (Radovanovic ym. 2015).

2.3 Lihas

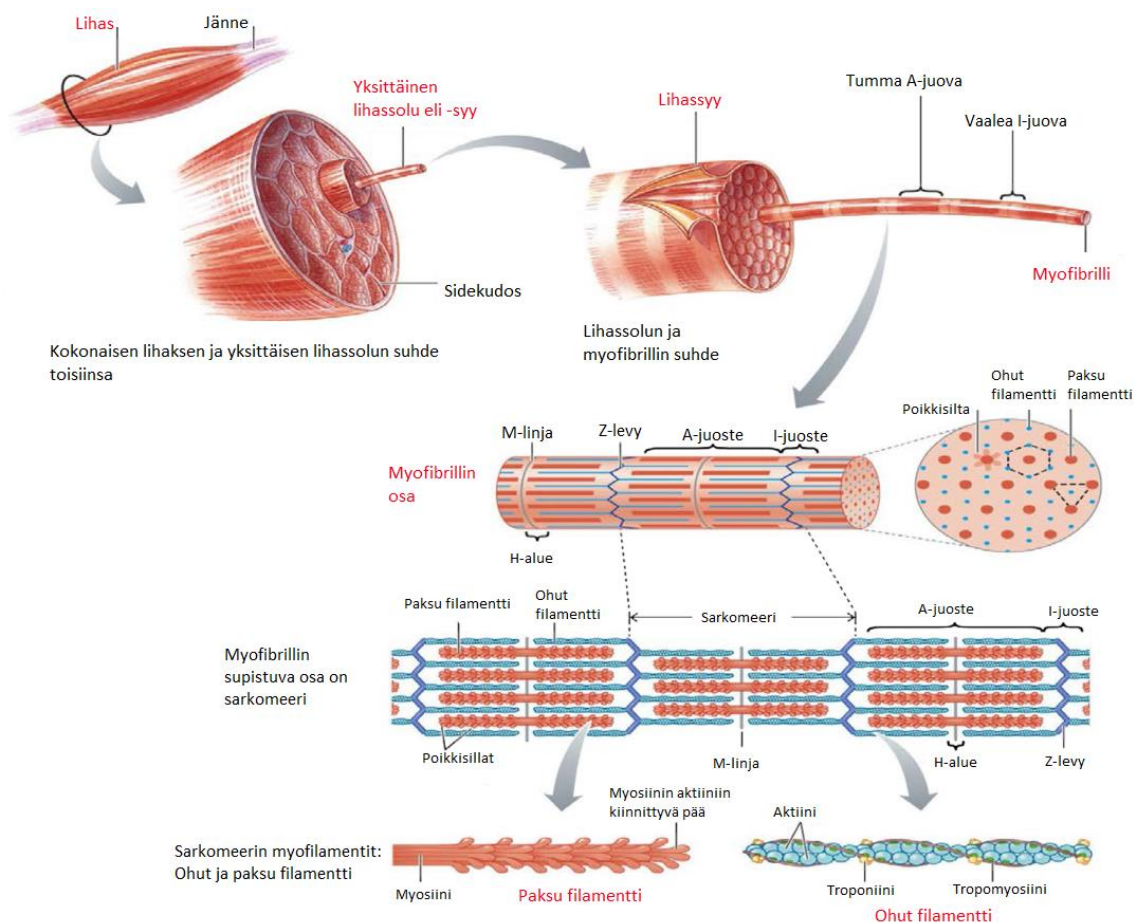
Luurankolihakset mahdollistavat monipuoliset liikkeet, asennon ylläpidon ja voimantuoton. Lihas on plastista kudosta eli se kykenee muokkautumaan kuormituksen mukaan (Frontera & Ochela 2015). Lihakseen kohdistetun rasituksen mukaan se muokkautuu spesifisti. Toisaalta patologiset tilat, inaktiivisuus tai aliravitsemus voivat johtaa lihasatrofiaan eli lihasmassan katoon. Atrofiassa lihassolun sisäisten proteiinien ja soluelinten määrä vähenee (Bonaldo & Sandri 2013). Lihaksen massasta 70 prosenttia on vettä ja 20 prosenttia proteiineja sekä keskimäärin 5 prosenttia hiilihydraatteja. Kuivapainosta eli vesi poistettuna 80 prosenttia on proteiineja, lopun koostuessa pääosin hiilihydraateista, suoloista, mineraaleista ja rasvoista (Frontera & Ochela 2015).

Lihas koostuu lihassolukimpuista, jotka rakentuvat lihassoluista. Yksittäisen lihassolun pituus vaihtelee yhdestä useisiin senttimetreihin ja on paksuudeltaan 50–100 mikrometriä. Lihassolu eli lihassy on monitumainen yksikkö. Sikiövaiheessa lihaksen kantasolut eli myoblastit fuusioituvat suuremmiksi muodostaen lopulta yhden toimivan lihassyyn. Useiden myoblastien tumat tulevat osaksi varsinaista lihassolua, mikä selittää poikkeuksellisen monitumaisuuden (Yan ym. 2013; Chen & Shan 2019).

Osa lihaksen kantasoluista säilyy aikuisella. Nämä satelliittisoluiksi kutsutut solut aktivoituvat vaurion, kuten kontuusiovamman tai pienen repeämän yhteydessä. Vaikka trauman yhteydessä pitkä lihassy vaurioituisi osittain ja menettäisi tumiaan, voivat satelliittisolut aloittaa proliferaatio- eli jakautumisprosessin. Tämän seurauksena lihassolu kykeneekin uusiutumaan satelliittisolujen kiinnittyessä osaksi lihassyttä (Chen & Shan 2019; Forcina ym. 2019).

Yksittäinen lihassy koostuu suuresta määrästä pitkittäisiä, putkimaisia rakenteita, joita kutsutaan myofibrilleiksi. Myofibrillejä on yhdessä solussa tuhansia (kuva 6). Myofibrilli puolestaan sisältää pitkittäin ketjuuntuneita sarkomeereja. Nämä sarkomeerit ovat lihaksen pienimpiä supistuvia yksiköitä ja vastaavat lihaksen voimantuotosta (Cooper 2000; Frontera & Ochela 2015; Chen & Shan 2019).

Sarkomeeri koostuu useista erilaisista proteiineista ja niitä tukevista rakenteista (Bowman 1840). Filamentit eli yhtäjaksoiset pitkät proteiinitketjut toimivat lihassupistuksen perustana (Cooper 2000; Scott ym. 2001). Yhdessä lihassolussa on miljardeja filamentteja. Sarkomeerin filamenteista tutkituimmat ja lihassupistuksen kannalta oleelliset ovat aktiini- ja myosiinifilamentit (Frontera & Ochela 2015). Myosiini on runsaslukuisin proteiini sarkomeerissa, aktiinin ollessa määrällisesti toisena (Bottinelli & Reggiani 2000). Yhdessä aktiini ja myosiini muodostavat 70–80 prosenttia koko lihassolun kaikista proteiineista (Frontera & Ochela 2015).



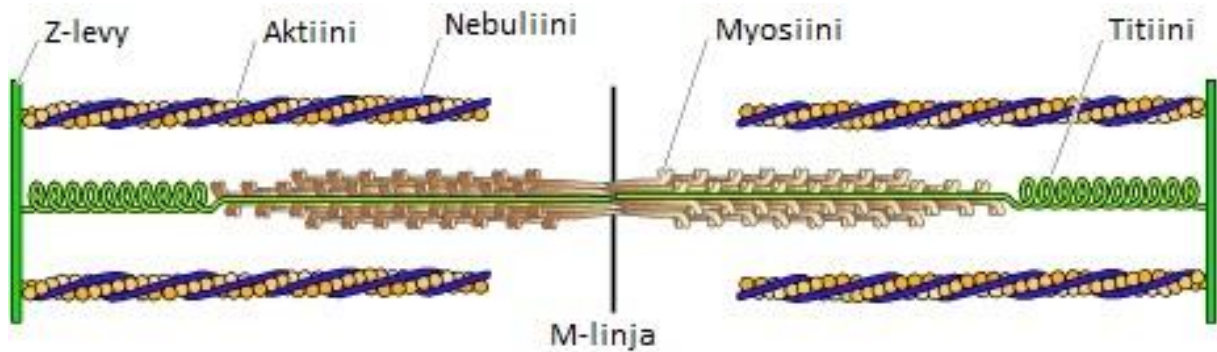
KUVA 6. Lihäs koostuu useista lihassyistä eli -soluista. Yhden lihassyyn sisällä on pitkittäisenä ketjuna tuhansia myofibrillejä. Myofibrillit koostuvat sarkomeereista. Sarkomeeri on lihaksen pienin supistuva yksikkö. Lihassupistuksen aikana sarkomeerissa olevat filamentit, myosiini ja aktiini, liukuvat toistensa lomittain (muokattu lähteestä Frontera & Ochela 2015).

3 LIHASSOLUN RAKENNE

Lihassolujen pienin supistuva yksikkö, sarkomeeri, mahdollistaa lihaksen pituuden muutoksen ja voimantuoton. Sarkomeereja erottavat toisistaan Z-levyt, joissa aktiinifilamentit ovat kiinnittyneinä molemmin puolin. Keskellä sarkomeeriä on M-linja, johon kiinnittyy elimistön suurin proteiini, titiini (kuva 7). Titiini kulkee myosiinin sisällä lähtien Z-levystä kiinnittyen M-linjaan. Yksittäin titiini on siis pituudeltaan puolet sarkomeerin koko pituudesta (Krans 2010; Herzog 2014; Herzog ym. 2015; Li ym. 2016).

Sarkomeeri jaetaan A- ja I-juoviin. I-juovat ovat lähellä Z-levyjä ja sisältävät vain aktiinifilamentteja. Valomikroskoopissa nämä alueet näyttävät vaaleammilta. A-juova koostuu pääosin sekä myosiinin että aktiinin peittämässä alueesta, ja näyttää siksi tummemmalta (Herzog 2014). A-juovan keskellä on vielä ohut kirkkaampi kohta, H-alue. Tässä kohdassa A-juovaa, M-linjan tasolla, ei ole aktiinia ollenkaan vaan ainoastaan myosiinia (Cooper 2000; Krans 2010).

Filamenttiteorian mukaan lihassupistuksen aikana aktiini ja myosiini liukuvat lomittain toisiinsa nähden. Sarkomeeri lyhenee, mutta filamenttien pituudet pysyvät muuttumattomina. Kun päällekkäin olevat sarkomeerit lyhenevät samaan aikaan, nähdään tämä lomittuminen lihaksen lyhentymisenä ja paksuuntumisena. Filamenttien liukumisen aikana myosiinia ja aktiinia sisältävät A-juovat pysyvät lähes muuttumattomina. Pääosin vain aktiinista koostuvat I-juovat katoavat mikroskoopilla tarkasteltuna näkyvistä, sillä ne liukuvat supistuksen aikana kohdakkain myosiinin kanssa (Huxley & Hanson 1954; Huxley & Niedergerke 1954; Krans 2010).



KUVA 7. Sarkomeeri koostuu Z-levyjen välisestä alueesta. Z-linjaan kiinnittyvät ohuet aktiinifilamentit ja titiini. Keskellä on M-linja, josta lähtee myosiinifilamentti. Z-levystä M-levyyn puolen sarkomeerin matkalla kulkee yksittäinen titiiniproteiini. Aktiinia kiertää nebuliini, joka toimii myös avustajaproteiinina (muokattu lähteestä Cooper 2000).

3.1 Aktiini

Aktiinifilamentin spiraalimaisessa rakenteessa kaksi pitkää aktiinimolekyyliä kiertävät toisiaan (Scott ym. 2001). Aktiinifilamentti koostuu noin 460 yksittäisestä aktiiniproteiinista. Näiden ympärille on kietoutunut troponiinista ja tropomyosiinista koostuva proteiinirakenne. Lisäksi ohutketjua tukee vielä yksittäinen erittäin suuri nebuliiniproteiini (Schiaffino & Salviati 1997; Bottinelli & Reggiani 2000).

Tropomyosiini on aktiinin ympärille kiertynyt proteiini. Yksi tropomyosiini on kiinnittyneenä seitsemän aktiinimonomeeriin. Lepotilassa ollessaan tropomyosiini estää lihassupistuksen syntymisen. Tropomyosiini toimii läheisessä yhteistyössä troponiinikompleksin kanssa. Troponiinikompleksi koostuu kolmesta erillisestä troponiiniproteiinista. Nämä ovat troponiinit C, T ja I. Troponiinilla on lihassupistuksen kannalta välttämätön tehtävä, sillä se reagoi sarkoplasmakalvoston vapauttamiin kalsiumioneihin. Vapautunut kalsium kiinnittyy troponiinikompleksin C-osaan. Tämä jälkeen troponiini kääntää tropomyosiinin pois aktiinifilamentin myosiinin kiinnittymiskohtien päältä. Näin myosiiniväkäset voivat kiinnittyä aktiiniin mahdollistaen sarkomeerin supistuksen (Bottinelli & Reggiani 2000; Krans 2010; Frontera & Ochela 2015).

Aktiinilla on kaksi erilaista isoformia eli rakennemuotoa lihassoluissa (Schiaffino & Salviati 1997). Näissä isoformeissa on vain neljän aminohapon ero. Isoformit ovat yleensä hyvin samankaltaisia proteiinirakenteita sisältäen vain pieniä rakenteellisia eroja. Ne toimivat samassa tai lähes samassa tehtävässä kehossa. Isoformit valmistetaan joko samasta geenistä silmukoinnin aikana tai vaihtoehtoisesti saman geeniperheen eri isogeenien välillä. Silmukoinnissa DNA:sta luetusta esiaste-RNA:sta valmistetaan varsinainen lähetti-RNA poistamalla intronit. Samalla voidaan tuottaa erilaisia proteiinin isoformeja, kun vaihdellaan lähetti-RNA:han päätyviä eksoneita. Saman geeniperheen isoformiset proteiinit ovat myös samankaltaisia, vaikka sijaitsevat eri geneeissä tai jopa eri kromosomeissa (Bottinelli & Reggiani 2000).

3.2 Myosiini

Myosiinifilamentti koostuu kuudesta erillisestä myosiiniproteiinista. Jokaisessa filamentissa on kaksi myosiinin raskasketjua sekä kaksi paria myosiinin kevytketjuja (Bottinelli ym. 1991). Myosiinilla on erilaisia raskasketjuja (Wells ym. 1996), joista ihmisellä tavataan luurankolihasissa kolmea eri isoformia eli rakennemuotoa. Näitä myosiinin raskasketjuja (eng. myosin heavy chain) ovat MHC-1, MHC-2A ja MHC-2X (Kandel ym. 2013, 772; Kauranen 2014, 80–83). Joillakin nisäkkäillä, kuten jyrsoilla, kaniineilla ja sioilla on myös myosiinin raskasketjua MHC-2B, mutta ihmisiltä tai hevosilta sitä ei ole löydetty (Bottinelli & Reggiani 2000). Kuitenkin ihmisen perimästä löytyy MHC-2B-geeni kromosomista 17, mutta aikuisten lihakset eivät ekspressoi tätä myosiinin raskasketjua ollenkaan (Canepari ym. 2010).

Hitaat kestävätkä lihassolut ekspressoivat raskasketjua MHC-1 ja nopeat lihassolut ketjuja MHC-2A ja MHC-2X (Bottinelli ym. 1991). Nykyään hitaat ja nopeat lihassyty erotellaankin pääosin myosiinin raskasketjujen mukaan (Canepari ym. 2010; Kandel ym. 2013, 772). Tyyppiä MHC-1 ekspressoivat solut supistuvat hitaammin kuin muut. Kuitenkaan MHC-2A:n ja MHC-2X:n välillä ei ole havaittu tilastollisesti merkitseviä eroja supistusnopeudessa. Sen sijaan tehontuotto eli se, kuinka paljon voimaa voidaan tuottaa samassa aikayksikössä, on MHC-2X:n tyyppillä selvästi muita suurempi (Bottinelli ym. 1991). Näiden kolmen

päämuodon lisäksi on lihassoluja, jotka ekspressoivat kahta eri MHC-tyyppiä. Ihmisillä näitä on kahta: MHC-1- ja MHC-2A-hybridisolu sekä MHC-2A- ja MHC-2X-hybridi. On mahdollista, että nämä hybridisolut ovat muuntautumassa jommaksikummaksi solutyypiksi ja siksi ekspressoivat vielä kahta eri myosiinin raskasketjua (Bottinelli & Reggiani 2000; Canepari ym. 2010).

3.3 Titiini ja nebuliini

Titiini on elimistön suurin proteiini. Se kiinnittyy jousimaisella rakenteella Z-levyihin ja toisesta päästä M-linjaan. Titiini sijaitsee myosiinin keskellä tukien myosiinia, aktiinia, Z-levyä ja M-linjaa. Yhdessä sarkomeerissä on kaksi titiinifilamenttia (Bottinelli & Reggiani 2000; Herzog 2014). Titiini mahdollistaa lihaksen passiivisen venymisen ilman vammautumista. Lisäksi titiinin proksimaalinen osa kiinnittyy aktiifilamenttiin lisäten voimantuottoa. Erittäin tärkeä rooli titiinillä on eksentrisessä voimantuotossa. Eksentrisessä lihastyössä lihaksen pituus kasvaa, vaikka lihas pysyy jännittyneenä. Maksimaalinen voimantuotto eksentrisessä lihastyössä on konsentrista ja isometristä suurempaa. Kuitenkaan energiankulutus ei siitä huolimatta kasva. Tämän passiivisen eli energieettisesti neutraalin voimanlisäyksen mahdollistaa titiinin jousimainen rakenne (Herzog 2014; Herzog ym. 2015; Li ym. 2016; Tskhovrebova & Trinick 2017).

Nebuliini on suuresta koostaan huolimatta huonosti tunnettu proteiini. Vasta 2010-luvulla sen toimintaa on opittu ymmärtämään paremmin. Nykyisen käsityksen mukaan nebuliini toimii sarkomeeriä tukevana rakenteena säätämällä Z-levyjen asentoa, tukemalla myofibrilliä ja tehostamalla lihaksen voimantuottoa. Lisäksi nebuliini säätää kalsiumionien homeostaasia sarkomeerissä (Labeit ym. 2011; Chu ym. 2016; Tskhovrebova & Trinick 2017).

3.4 Sarkoplasmakalvosto ja kalsiumionit

Jokaista tumallista solua ympäröi kaksoiskerroksinen fosfolipidikalvo. Hermo- ja lihassoluissa solukalvossa on kalvopotentiali eli kalvojen eri puolilla on ioneiden johdosta erilainen sähköinen varaus. Kalvopotentialin ylläpitäminen on välttämätöntä hermo- tai

lihassyyn sähköisen viestin johtumiselle. Kun kalvopotentiaalin ero tasoittuu, käynnistää se aktiopotentiaalin kulun solussa. Hermosolussa tämä tarkoittaa viestin kulkua kohteeseen ja lihassolun sarkomeerin supistumista (Schiaffino & Reggiani 1996; Kandel ym. 2013, 71–72; Urry ym. 2017, 98–100, 105).

Lihassolussa solukalvo eli sarkolemma jatkuu solun sisälle saakka tuhansien ohuiden putkistojen kautta. Tätä rakennetta kutsutaan T-putkistoksi, ja se ympäröi myofibrillejä kauttaaltaan. Hermo-lihasliitokselta käynnistytävä aktiopotentiaali leviää nopeasti solukalvolta T-putkia pitkin lihassyyn sisäosiin. T-putken päässä on sarkoplasmakalvoston päätelaajentuma, joka sijaitsee A- ja I-juovien välissä. T-putken ja päätelaajentuman sekä näihin liittyvien proteiinien yhteistä rakennetta kutsutaan triadiksi (Endo 2009; Sorrentino 2011; Gehlert ym. 2015; Reddish ym. 2017).

Sarkoplasmakalvoston päätelaajentuma on kiinnittyneenä varsinaiseen sarkoplasmakalvostoon. Sarkoplasmakalvosto on tavanomaisen eukaryoottisolun sileän solulimakalvoston erikoistunut muunnos. Sarkoplasmakalvosto sisältää monimutkaisen kolmiulotteisen rakenteen, joka ympäröi jokaista yksittäistä myofibrilliä. Sarkoplasmakalvosto säätelee kalsiumtasapainoa sarkomeerin sisällä (Hill ym. 2001; Dirksen 2009; Sorrentino 2011).

Kalsium on elimistölle välttämätön alkuaine. Tunnetuin rooli kalsiumilla on tukirangan eli luiden rakennusaineena (Bronner 2001). Lihassolussa kalsiumilla on sen sijaan täysin toisenlainen rooli lihassupistuksen käynnistymisessä. Aktiopotentiaalin eli sähköisen impulssin saapuessa myofibrilliin kiinnittyvään triadiin, sarkoplasmakalvosto vapauttaa kalsiumioneita (Ca^{2+}) sarkomeerin sisälle (Dirksen 2009; Endo 2009; Sorrentino 2011). Kalsiumionit kiinnittyvät tämän jälkeen troponiini-kompleksin troponiini-C-proteiiniin, jolloin troponiini kääntää tropomyosiinin pois aktiinin kiinnittymiskohtien päältä. Näin myosiiniväkäset voivat tarttua aktiiniin, mikä mahdollistaa sarkomeerin supistumisen (Schiaffino & Reggiani 1996; Scott ym. 2001; Frontera & Ochela 2015).

3.5 Poikittaissilta-teoria

Hugh E. Huxley ja Jean Hanson (1954) sekä Andrew F. Huxley ja Rolf Niedergerke (1954) osoittivat samassa Nature-lehdessä aktiinin ja myosiinin liukuvan toistensa lomittain sarkomeerissa. Aiemmin oli oletettu, että myosiini lyhenisi supistuksen aikana. Muutamaa vuotta myöhemmin Andrew Huxley (1957) esitti ensimmäistä kertaa teoreettisen mallin aktiini- ja myosiinifilamenttien toiminnasta. Hän hypotetisoi, että myosiinissa olisi jokin erillinen ennestään tuntematon ulkonema tai ”väkänen”, joka voisi tarttua aktiinissa olevaan sopivaan kohtaan. Huxley laski matemaattisen mallin mukaisesti mahdollisen voimantuoton ja supistumisnopeuden sarkomeerille (Huxley 1957). Seuranneina vuosikymmeninä Huxleyn hypoteesi osoitettiin oikeaksi myosiinin väkäsiä eli aktiiniin tarttuvia rakenteita myöden (Rayment ym. 1993).

Kun kalsiumionit ovat vapautuneet sarkoplasmakalvostosta ja kiinnittyneet troponiini-kompleksiin, paljastuvat aktiinin kiinnittymiskohdat. Myosiinin päärynänmuotoiset väkäset kykenevät tällöin tarttumaan aktiiniin ja vetämään sitä itseään kohti. Tämä johtaa myosiinin ja aktiinin lomittaiseen liukumiseen ilman kummankaan lyhentymistä. Supistuksen jälkeen myosiiniväkänen irtautuu ja kääntyy pois päin aktiinista, jolloin supistus loppuu. Energia lihassupistukseen saadaan adenosiinitrifosfaatista eli ATP:stä, jota hydrolysoidaan myosiiniväkäsen päässä olevassa ATPaasissa. Ilman uutta ATP-molekyyliä myosiini ei kykene irtautumaan aktiinista (Rayment ym. 1993; Canepari ym. 2010; Krans 2010; Frontera & Ochela 2015; Squire 2016).

3.6 Hidasta ja nopeaa

Lihassolut jaetaan hitaisiin (”punaisiin”) ja nopeisiin (”valkoisiin”) soluihin. Nopeat solut tuottavat sähköisestä ärsykkeestä nopean ja suuren supistuksen, mutta rentoutuvat hyvin pian. Hitaat solut reagoivat samanlaiseen ärsykkeeseen supistumalla ja rentoutumalla hitaammin. Lisäksi maksimaalinen supistustaso jää nopeita yksiköitä hitaammaksi (Kronecker & Stirling 1878). Lihasten väri tulee myoglobiinin eli lihaspunan määrästä. Myoglobiinin tehtävä on varastoida ja kuljettaa happimolekyyliä lihassolussa. Hitaissa yksiköissä myoglobiinia on

paljon, nopeissa yksiköissä vähemmän. Siksi hidas lihassolukko näyttää punaiselta ja nopea lihas vaaleammalta. (Ordway & Garry 2004).

Myoglobiinin määrä vaikuttaa yhtenä tekijänä merkittävästi lihassolun aerobiseen kapasiteettiin. Mitä enemmän happea varastoivaa lihaspuna, sitä kestävämpi lihassolu ja hitaammin väsyvä se on (Ordway & Garry 2004). Näitä kestävimpiä lihassyitä kutsutaan tyyppin I soluiksi. Nopeat vaaleammat solut ovat tyyppin II soluja. Ne jakautuvat vielä voimantuottotehon ja kestävyuden perusteella ihmisellä tyyppin IIA- ja IIX-soluihin. IIX-solut ovat suurimpia ja eniten tehoa tuottavia, mutta myoglobiinin ja aerobisten entsyymien määrä on vähäinen. Tästä syystä ne väsyvät nopeimmin. Tyyppin IIA-lihassyt ovat näiden kahden ääripään välillä, jolloin sekä voimantuotto että kestävyys ovat hyviä (Frontera & Ochela 2015). Voimantuottotehoon vaikuttaa moni asia. Yhtenä merkittävänä on sarkoplasmakalvostosta erittyvien Ca^{2+} -ionien vapautuminen ja kiinnittyminen kohdemolekyyleihin, joka on vähäisempää tyyppin I lihassoluissa verrattuna tyyppin II soluihin (Pette 1984).

Kolmen lihassolutyyppin lisäksi on olemassa näiden hybridimuotoisia soluja, joissa on useampaa kuin yhtä myosiinin raskasketjua. Hybridit voivat olla yhdistelmä kahta solutyyppiä siten, että ne ekspressoivat MHC-I/IIA tai IIA/IIX raskasketjuja tai jopa samaan aikaan kaikkia kolmea. Hybridisolut ovat välimuotoja puhtaista soluista niin voimantuoton, tehon kuin kestävyudenkin osalta. Ne eivät siis ole niin tehokkaita kuin I tyyppin solut eivätkä niin hyviä tehon tuotossa kuin puhdasta IIX raskasketjua olevat solut (Andersen & Aagaard 2000; Trappe ym. 2006).

Mikäli hitaaseen tyyppin I lihassoluun kulkeva S-alfamotoneuroni vaihdetaan nopeaan FF- tai FR-motoneuroniin, muuttuu lihas nopeaksi. Nopea lihassolu taas muuttuu tyyppin I soluksi, mikäli alfamotoneuroni vaihdetaan hitaaseen S-tyypin neuroniin. Lihassolun tyyppiä siis säätelee siihen kiinnittyvä alfamotoneuroni (Buller ym. 1960).

4 IKÄMUUTOKSET HERMO-LIHASJÄRJESTELMÄSSÄ

Iän vaikutuksesta luustolihasisto ja hermojärjestelmä muokkaantuvat niin rakenteellisesti kuin toiminnallisesti. Lihassoima saavuttaa huippunsa keskimäärin 25–30-vuotiaana. Tällä tasolla se pysyy muutamia vuosia, ja voima-arvojen asteittaista laskua tapahtuu viimeistään 40-vuotiaana harjoitustaustasta huolimatta (Larsson ym. 1979; Faulkner ym. 2007). Lihassolujen maksimimäärä saavutetaan noin 24-vuotiaana, ja niiden väheneminen alkaa jo ikävuosien 25–30 välillä (Lexell ym. 1988). Kuitenkin 40-vuotiaaksi saakka lihassolujen määrä pysyy lähes nuoren aikuisen tasolla, ja vasta 50-vuotiaana lihassolukato kiihtyy (Roos ym. 1997; Faulkner ym. 2008).

4.1 Ikääntyminen heikentää maksivoimaa ja nopeiden lihassolujen määrää

Maksimivoiman asteittainen vähentyminen alkaa harjoittelevilla voimaurheilijoilla 40 vuoden iässä, mutta viimeistään 45-vuotiaana (Pearson 2002). Ikä myös heikentää lihaksen supistumisnopeutta niin nopeista kuin hitaista motorisista yksiköistä pääosin koostuvissa lihaksissa (Larsson & Edström 1986). Sekä voiman että tehon tuotto heikkenevät ikääntyessä, mutta suurimmat muutokset ovat nopeimmissa motorisissa yksiköissä (Pollock ym. 2018). Tyypin II-lihassolujen absoluuttinen määrä vähenee iän myötä, ja samoin pienenee lihassolujen pinta-ala. Sen sijaan tyypin I-solujen pinta-ala säilyy ikääntymisen myötä samana, jolloin lihassolujen pinta-alojen välinen suhde muuttuu. Kun nuorilla alle 30-vuotiailla nopeiden lihassolujen määrä on 1,3-kertainen suhteessa hitaisiin, on jo 55-vuotiailla suhde 1:1. Samaan aikaan maksimaalinen voimantuotto heikkenee, mutta kestävyys pysyy samana ja suhteessa maksimivoimaan jopa parantuu (Larsson & Karlsson 1978; Faulkner ym. 2008; Pollock ym. 2015). Mekanismina taustalla on sekä tyypin II-lihassyiden absoluuttinen vähentyminen että niiden pienempi koko. Tämä lisää energieettistä taloudellisuutta maksivoiman vähentymisestä huolimatta, mikä selittää paradoksaalisen havaitun lihaskestävyyden parantumisen iän myötä (Larsson & Karlsson 1978; Lexell ym. 1988).

Lihassyiden ja lihaksen kokonaispinta-alan vähentyminen on vain noin 10 prosenttia ikävuosien 25–50 välillä. Lihassoiman muutos on samankaltainen, eikä suurta tiputusta ole havaittavissa ennen 50 ikävuotta. Tästä eteenpäin lihaskato etenee kiihtyvällä tahdilla 80-vuotiaaksi saakka (Larsson ym. 1979; Lexell ym. 1988; Roos ym. 1997; Rolland ym. 2008). Lihassyiden määrän vähentyminen tässä iässä on suurta, sillä 50-vuotiaasta eteenpäin 30 vuoden aikana lähes 50 % ulomman reisilihaksen soluista menetetään. Jäljelle jääneiden tyyppien I-solujen koko pysyy samana, mutta tyyppien II-solujen pinta-ala pienenee. Nämä muutokset johtavat niin heikentyneeseen voimantuottoon kuin selvään lihaksen poikkipinta-alan pientymiseenkin (Lexell ym. 1988; Faulkner ym. 2007). Toisaalta kaikissa tutkimuksissa ei ole havaittu lihassolujakauman muutosta ikääntyessä. Pollockin ja kumppaneiden (2018) tutkimuksessa ei poikkileikkaustutkimuksessa ollut eroja 55–79-vuotiaiden tyyppien I ja II välillä suhteellisissa osuuksissa tai lihassolun koossa. Tätä erikoista havaintoa voi selittää se, että kaikki tutkimukseen osallistujat olivat kesto- ja harrastavia pyöräilijöitä. Heistä kenellekään iästä riippumatta ei ollut juuri yhtään havaittavaa tyyppien Ix-lihassolua, vaan kaikki solut olivat tyyppiä I tai IIa (Pollock ym. 2018). Kun valtaosin muutokset ikääntyessä ovat tyyppien Ix-solujen häviämistä tai koon pientymistä, voi tämä selittää aiemmista tutkimuksista poikkeavan havainnon (Lexell 1995; Andersen 2003). Edes nuorilla 22-vuotiailla maratonharrastajilla ei havaittu olevan puhtaita Ix-soluja, vaan kaikki olivat joko hitaampia hybridisoluja tai puhtaita I ja IIa tyyppien lihassoluja (Trappe ym. 2006). On siis mahdollista, että kestävyys- ja voimantuntelu vähentää Ix tyyppien soluja jo nuorena tai sitten luontaisesti paljon hitaita lihassoluja omaavat hakeutuvat mieluummin kestävyyslajien pariin. Tällöin ikääntymisestä johtuvia muutoksiakaan ei ole helppo havaita.

Neljän kuukauden kestävyys- ja voimantuntelu pienentää keskimäärin 21 % tyyppien I- ja IIa-lihassolujen kokoa sekä muuttaa lihassolujakaumaa nopeammista hybridisoluista kohti hitaampaa ja kestävämpää tyyppien I-solukkoa nuorilla aikuisilla. Lihassolun pientymisestä huolimatta pohjelihassolujen tehon- ja voimantuotto paranivat maratonharjoittelun myötä. Myosiinin raskasketjun muuntuminen muotoon MHC-1 on siis vain yksi asia lihaksen voimantuotossa eikä välttämättä edes aina merkityksellisin (Trappe ym. 2006). Keskushermoston parantunut lihaksen säätely tai muutokset muissa proteiini- ja rakenteissa voivat selittää selvästi suuremman osan tehontuotosta kuin pelkkä myosiinin raskasketju.

4.2 Lihasmassan muutokset ikääntyessä

Ikääntyminen johtaa keskimäärin 25–35 prosentin lihasmassan menetykseen ikävuosien 25–75 välissä. Samaan aikaan lihaskudoksen sidekudos ja rasvamassa lisääntyvät 81 % (Doherty ym. 1993B; Lexell ym. 1995). Lihasmassan väheneminen alkaa jo ennen 30 ikävuotta, mutta merkitseväksi se muuttuu 50 ikävuodesta eteenpäin. Väheneminen on tästä alkaen 1–1,5 prosenttia vuosittain (Roos ym. 1997; Janssen ym. 2000). Pääosin tyypin I-solut säilyttävät niin määränsä kuin massansa, joten muutos johtuu tyypin II-solujen pienenemistä ja määrän pienentymisestä (Faulkner ym. 2007). Lihassolujen vähentyminen voi johtua motoneuronikadosta tai lihassolun peruuttamattomasta vauriosta, joka johtaa lihassyyn kuolemaan. Terveillä ikääntyvillä lihassolun itsenäinen kuolema myopatian eli lihassairauden vuoksi on harvinaista (Lexell ym. 1995). Solujen määrän vähentymisen syynä näyttäisikin olevan erityisesti selkäytimen etusarvesta lähtevien paksuimpien alfamotoneuronien kato. Ilman motorista hermotusta lihassolu surkastuu ja kuolee. Hitaimpien alfamotoneuroneiden katoa ei tutkimuksissa ole havaittu yhtä selvästi (Doherty & Brown 1993; Doherty ym. 1993A; Doherty ym. 1993B).

Arvioitu alfamotoneuronien kato ikävälillä 20–90 vuotta on 25–50 prosenttia, josta suurin osa tapahtuu viimeisinä vuosikymmeninä. Tämä johtaa kyseisen motorisen yksikön lihassolujen denervatioon eli hermotuksen katoamiseen. Selvästi suurempi osa hävinneistä motoneuroneista on läpimitaltaan paksuja, mutta ilmeisesti myös ohuempia neuroneita tuhoutuu. Lihassoluja ei kuitenkaan häviä samaa määrää, sillä jäljelle jääneet ohuemmat ja hitaammat alfamotoneuronit kykenevät kiinnittymään osaan orvoksi jääneistä lihassoluista (Power ym. 2013; Kwon & Yoon 2017). Tämä reinnervaatioksi kutsuttu tapahtuma muuttaa lihassolujakaumaa hitaampaa suuntaan, sillä ajan myötä nopea lihassolu mukautuu siihen kiinnittyneen uuden motoneuronin mukaiseksi. Ikääntyneillä onkin havaittavissa enemmän hitaita tyypin I-lihassoluja sekä hybridisoluja eli useampaa myosiinin raskasketjua ekspressoivia lihassoluja kuin nuoremmilla (Roos ym. 1997; Erim ym. 1999; Sousa-Victor ym. 2015). Reinnervaaation myötä myös lihaksen sisäinen solujakauma muuttuu. Nuorilla lihaksen solut ovat sattumanvaraisessa järjestyksessä, mutta vanhuksilla on havaittavissa suuria järjestäytyneitä rykelmiä hitaita soluja (Sousa-Victor ym. 2015; Kwon & Yoon 2017). Suuri osa ikääntymiseen liittyvästä lihassolujen kadosta on puutteellisesta reinnervaatiosta

johtuvaa, sillä huolimatta tästä varojärjestelmästä moni nopean motoneuronin menettänyt lihassolu jää ilman uudishermotusta. Tällöin solu surkastuu ja lopulta kuolee (Hendrickse ym. 2018).

Useimmat ikääntymisen fysiologisia vaikutuksia selvittäneet tutkimukset ihmisillä ovat poikkileikkaustutkimuksia (Suominen 2006; Korhonen ym. 2009; Pollock ym. 2015; Pollock ym. 2018). Todellisten ikämuutosten selvittämiseksi Frontera työryhmineen (2000) seurasi 12 vuotta eläkeikäisiä miehiä. Seurannan alussa keski-ikä oli 65 vuotta. Voimantuotto heikkeni tässä ajassa 20–30 prosenttia niin ylä- kuin alavartalossa. Lihasmassaa hävisi samaan aikaan 14,7 prosenttia. Koska koehenkilöiden kehonpaino ei kuitenkaan pienentynyt, korvautui osa menetetyistä lihaksesta rasvamassalla. Toisin kuin useimmissa muissa poikkileikkaus- ja seurantatutkimuksissa, tässä ei havaittu tyypin II-solujen katoa seurannan aikana lihasbiopsiassa. Osalla tutkittavista tyypin II-solujen suhteellinen osuus kasvoi, osalla pieneni. Tutkijoiden mukaan kyse voi olla pienestä otoskoosta johtuneesta sattumasta tai lihasbiopsian virheherkkyydestä. Tässä tutkimuksessa ei myöskään pystytty erittelemään hybridisoluja, joissa on useampaa kuin yhtä myosiinin raskasketjua. Tutkimuksessa havaittu lihasvoiman vähentyminen selittyy 90 prosenttisesti menetetyllä lihasmassalla (Frontera ym. 2000).

4.3 Harjoittelu & voima

Voima on niin arjen askareiden kuin monen urheilulajin perusta. Motoristen yksiköiden toiminta johtaa lihassolujen supistumiseen ja sitä kautta lihaksen voimantuottoon. Voima voi olla luonteeltaan maksimi-, nopeus tai kestovoimaa. Useimmissa lajissa, kuten 100 metrin pikajuoksussa tai jääkiekossa, vaaditaan yhdistelmiä eri voimantuottomuodoista (Häkkinen 1990, 22–23; Kwon & Yoon 2017).

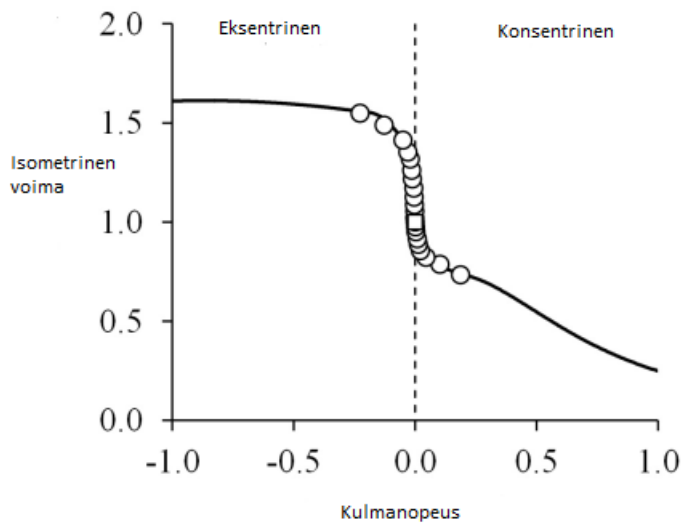
Kestovoimalla tarkoitetaan yleensä aerobista voimantuottokykyä. Hitaat tyypin I-solut omaavat hyvät aerobiset kestovoimaominaisuudet mitokondrioiden suuren määrän takia. Anaerobinen kestävyys on sen sijaan parempi tyypin II-soluilla. Anaerobisessa energiantuotossa ei tarvita happea, vaan lihassolun solulimassa sokeri pilkotaan glykolyysiksi kutsutuksi tapahtumassa. Tämä on nopein tapa tuottaa ATP:tä lihaksiin tehoa vaativassa

suorituksessa, mutta energiataloudellisuudeltaan se on huono (Scott ym. 2001; Hearnis ym. 2018).

Maksimivoima on suurin mahdollinen voimantuottomäärä, johon henkilö kykenee. Mittayksikkönä käytetään yleensä newtonia (N) tai kilogrammaa (kg). Maksimivoimassa voimantuottoajalla on harvemmin merkitystä, mutta ihmiset saavuttavat suurimman voimantuoton keskimäärin viimeistään viiden sekunnin kohdalla (Häkkinen, Mäkelä & Mero 2004, 251–253; Kauranen & Nurkka 2010, 280–284).

Maksimivoima voi olla yksittäisen lihasryhmän eli yhden nivelen ylittävää voimaa kuten polven ojennuksessa. Maksimivoima voi olla myös useamman nivelen ylittävää liikettä, kuten jalkaprässissä, jota kutsutaan moninivelliikkeeksi. Molemmissa edellä mainituissa liikkeissä voimaa tuotetaan polvinivelen yli, mutta jalkakyykyssä lihakset ojentavat myös lonkkaniveltä. Moninivelliikkeissä voimantuoton kesto on tyypillisesti pidempi. Maksimivoimaa voidaan mitata dynaamisesti, jolloin nivelen kulma muuttuu suorituksen aikana tai isometrisesti, jolloin nivelkulma pysyy vakiona koko suorituksen ajan (Kauranen & Nurkka 2010, 276–279).

Nopeusvoima on kyky tuottaa liikettä tai siirtää ulkoista vastusta mahdollisimman nopeasti. Nopeusvoima kertoo suoritustehosta. Teho on siis sitä suurempi, mitä nopeammin työ tehdään. Tehon laskukaavana käytetään tehdyn työn määrää tietyllä nopeudella tai voiman ja ajan tulosta ($P = W / t = F \times t$) (Markovic ym. 2014). Hyvin suurilla konsentrisilla kuormilla liikenopeus hidastuu merkittävästi, jolloin tehontuotto laskee. Toisaalta maksimaalisilla nopeuksilla siirrettävä ulkoisen voiman on oltava pieni. Eksentrisesti suuri liikenopeus sen sijaan kasvattaa tai ylläpitää maksimaalisen voimantuoton. Nämä voidaan havaita nopeusvoimakäyrästä (kuva 8.) (Alcazar ym. 2019). Monessa urheilulajissa ei ole ulkoista vastusta, vaan urheilijan tulee saada siirrettyä oma kehonsa mahdollisimman pitkälle, korkealle tai nopeasti. Nämä kaikki vaativat suurta nopeusvoimaa (Haff & Nimphius 2012).



KUVA 8. Nopeus-voimakäyrä. Kun konsentrisen liikenoisuus kasvaa, maksimaalinen voimantuotto pienenee. Suuri ulkoinen kuorma vaatii konsentrisessa lihastyössä suuren voimantuottoajan. Eksentrisesti suuri liikenoisuus sen sijaan mahdollistaa suurimman voimantuoton (muokattu lähteestä Alcazar ym. 2019).

Suuren tehon aikaan saamiseksi korkea maksimivoimataso on tärkein yksittäinen tekijä. Heikommilla ja nuoremmilla urheilijoilla maksimivoimaharjoittelu parantaa merkittävästi tehontuottokykyä (Häkkinen ym. 1985B; Haff & Nimphius 2012). Esimerkiksi jalkakyykkyvoima korreloi selvästi pikajuoksunopeuden kanssa. Kyykkytuloksen nouseminen yli 10 prosenttia kahden kuukauden harjoittelujakson aikana paransi pikajuoksuaikaa 1,36–7,6 prosenttia (Seitz ym. 2014). Myös Cristean ja kumppaneiden tutkimuksessa (2008) todettiin selvä nopeuden kehitys keski-ikäisillä ja tätä vanhemmilla pikajuoksijoilla voimaharjoittelun myötä. Sen sijaan useita vuosia harjoitelleilla vahvoilla urheilijoilla maksimivoiman kehittäminen ei tuo samanlaista hyötyä tehontuottoon (Cormie ym. 2010; Haff & Nimphius 2012).

4.4 Voima ja ikä

Izquierdon ja kumppaneiden (1999) tutkimuksessa verrattiin keski-ikäisten ja ikääntyneiden lihassmassaa sekä maksimi- ja nopeusvoimaa. Alaraajojen lihassmassa oli ikääntyneillä 13

prosenttia ja maksimimaalinen konsentrisen voima 14 prosenttia pienempi kuin keski-ikäisillä. Lihasmassa ja -voima seurasivat siis lähes identtisesti toisiaan. Isometrinen voima ja yhden jalan voimantuottokyky heikkenivät näitä enemmän, tulosten ollessa ikääntyneillä 25 prosenttia heikompia. Kevennyshypyssä eli nopeaa voimantuottoa vaativassa liikkeessä ikä laskee tuloksia 27–29 prosenttia. Maksimivoima heikentyy lihasmassan menetyksen myötä ikääntyessä. Räjähävä voima ja tehon tuotto heikentyvät vielä maksimaalista voimaa enemmän. Taustalla tässä lienee lihasmassan, erityisesti nopeimpien IIX-solujen, menetyksen lisäksi aivojen hermostollisen käskytyksen heikentyminen sekä vastavaikuttaja- eli antagonistilihasten aktiivisuuden kasvu. Yhdessä nämä muutokset näyttävät ikääntyneillä heikentävän nopean voiman tuottoa (Izquierdo ym. 1999).

Ikääntyminen on heikentänyt voima-arvoja niin poikkileikkaus- kuin seurantatutkimuksissakin. Kova voimaharjoittelu ei myöskään näytä suojaavan voimien heikentymiseltä, sillä ikääntyvillä painonnostajilla havaitaan terveisiin harjoittelemattomiin verrattavissa oleva suhteellinen heikentyminen iän myötä. Erona harjoittelevilla on kuitenkin se, miltä tasolta voimien heikentyminen alkaa. Painon- ja voimanostajien voimien lähtötaso on korkeammalla kuin verrokeilla. Osalla painonnostajista tehontuotto on kaksikymmentä vuotta nuorempien henkilöiden tasolla. Teho- ja voimaharjoittelu auttaa ikääntyneitä säilyttämään voimatasojaan tai nostamaan niitä aiemmalta harjoittelemattomalta tasolta ylemmäs. Vaikka prosentuaalinen heikentyminen on siis samanlaista kaikilla, pystytään voimaharjoittelun avulla säilyttämään – tai harjoittelemattomilla jopa kasvattamaan – voima-arvoja harjoittelemattomalla korkeammalle iästä riippumatta (Pearson ym. 2002).

4.5 Harjoittelutausta ja voima

Harjoittelutaustalla on merkittävä vaikutus voimantuottoon. Jo esimurrosikäisillä harjoittelu tuo spesifejä vasteita maksimi- ja nopeusvoimaan sekä kestävyYTEEN (Häkkinen ym. 1989). Nuorilla aikuisilla jo neljän kuukauden nopeusharjoittelu parantaa mekaanista tehontuottoa ja lihaksen aktiivisuutta (Kyröläinen ym. 1991).

Nuorilla aikuisurheilijoilla tehdyssä tutkimuksessa selvitettiin harjoitustaustan vaikutusta voimantuottoon. Mittareina käytettiin penkkipunnerrusta ja jalkakyykyä 90° polvikulmalla. Molemmista mitattiin sekä yksittäinen maksimivoima että tehontuotto eri kuormilla. Tutkittavat urheilijat olivat painonnostajia, käsipalloilijoita, 800 metrin juoksijoita ja pyöräilijöitä. Verrokkeina oli saman ikäisiä kilpailemattomia mutta terveitä aktiivisia koehenkilöitä (Izquierdo ym. 2002).

Painonnostajien voima-arvot olivat tilastollisesti merkitsevästi suurimmat niin penkkipunnerruksessa kuin jalkakyykyssä kaikkiin muihin verrattuna. Kun tulokset vakioitiin kehonpainoon, ero painonnostajien ja pyöräilijöiden välillä jalkakyykyssä katosi, mutta säilyi niin penkkipunnerruksessa kuin kaikkien muiden ryhmien välillä jalkakyykyssä. Käsipalloilijoiden voimantuotto penkkipunnerruksessa oli suurempi pyöräilijöihin, kestävyysjuoksijoihin ja kontroleihin verrattuna, joiden välillä ei havaittu eroja (Izquierdo ym. 2002).

Tulokset noudattavat siis hyvin lajin vaatimuksia, sillä painonnostajien voima-arvot olivat muita suurempia. Pyöräilijöiden jalkavoimat olivat toiseksi suurimmat, mutta käsipalloilijoiden ja 800 metrin juoksijoiden voimat olivat samalla tasolla. Harjoittelemattomien verrokkien jalkojen voima-arvot olivat muihin verrattuna pienimmät niin absoluuttisilla kuin painoon suhteutettunakin olevilla arvoilla. Sen sijaan kestävyysjuoksussa ja pyöräilyssä vaaditaan yläraajoista vain vähäistä voimantuottoa, mikä näkyy samantasoisina tuloksina harjoittelemattomien kanssa (Izquierdo ym. 2002).

Tuoreemmassa tutkimuksessa Šimunic ja kumppanit (2018) selvittivät uudenlaisen ei-invasiivisen tensiomyografian avulla lihaksen supistusnopeutta ikääntyvillä urheilijoilla ja terveillä saman ikäisillä verrokeilla. Tensiomyografialla mitattu supistusnopeus paranee nopeusharjoittelun avulla ja heikentyy ikääntyessä. Tutkimuksessa selvitettiin veteraanuurheilijoiden sekä terveiden verrokkien lihaksen supistusnopeutta. Urheilijat jaettiin teho- ja kestävyyslajien edustajiin. Teholajeihin hyväksyttiin yleisurheilijoita, jotka kilpailivat pikajuoksussa ja hyppy- tai heittolajeissa. Kestävyyslajien harrastajat juoksivat tai kävelivät 800 metrin ja tätä pidempiä matkoja (Šimunic ym. 2018).

Teholajien edustajien lihaksen supistusnopeus oli suurin. Sen sijaan kestävyyslajien edustajien lihaksen lyhentymisnopeus oli hitaampi kuin terveillä verrokeilla. Tämän tutkimuksen perusteella näyttäisi siis siltä, että kestolajien harrastaminen lisää voimantuoton hidastumista iän myötä. Ikääntyminen kuitenkin heikentää niin naisten kuin miesten lihasten supistusnopeutta, eikä tätä pysty nopeuslajien harrastamisesta huolimatta kokonaan estämään. Silti supistusnopeus pysyy paremmalla tasolla teholajien edustajilla (Šimunic ym. 2018).

4.6 Harjoittelulla spesifejä vaikutuksia jo nuoresta alkaen

Häkkinen ja kumppanit (1989) seurasivat nopeus-, voima- ja kestävyyslajien nuoria urheilijoita sekä terveitä saman ikäisiä verrokkeja vuoden ajan. Jo ennen murrosikää painonnostajien voima-arvot olivat suurempia kuin pika- tai kestävyysjuoksijoilla tai verrokeilla. Vuoden seurannassa erot niin maksimaalisessa voimantuotossa kuin kehon massaan suhteutettuna kehittyivät selvästi painonnostajien eduksi. Nopeusvoimaa testaavassa kevennyshypyssä ei havaittu eroja voima- tai nopeusryhmien välillä, mutta harjoittelemattomiin nähden ero kasvoi tilastollisesti merkitseväksi vuoden seurannan aikana molemmilla ryhmillä. Kestolajien urheilijoilla oli jo seurannan alussa parempi maksimaalinen hapenottokyky kuin muilla urheilijoilla tai verrokeilla. Eroja voimantuotossa ja hapenkäyttökyvyssä näyttäisikin olevan esipuberteetti-ikäisillä 10–13-vuotiailla, ja jo vuoden seuranta lisää nuorten välisiä eroja (Häkkinen ym. 1989).

Methenitis ja kumppanit (2016) selvittivät nuorten aikuisten urheilijoiden sekä terveiden harjoittelemattomien inaktiivisten voimantuotto-ominaisuuksia. Urheilijat olivat voima-, nopeus- ja kestävyyslajien edustajia. Voimaurheilijat harrastivat painonnostoa, nopeusurheilijat kilpailivat pikajuoksussa ja pituushypyssä ja kestävyysurheilijat olivat maratoonareita (Methenitis ym. 2016).

Tutkittavilta mitattiin lihassolujakaumaa ja solujen poikkipinta-alan suhdetta sekä voima-arvoja ja hapenottokykyä. Nopeusurheilijoiden ja harjoittelemattomien välillä ei ollut eroja absoluuttisissa lihassolujakaumissa. Sen sijaan poikkipinta-alassa nopeuslajien edustajilla tyypin IIX-säikeiden koko oli kaikkia muita ryhmiä prosentuaalisesti suurempi.

Kestävyysurheilijoilla tyypin I-solujen määrä oli sekä absoluuttisesti että pinta-alaltaan prosentuaalisesti suurin ja tyypin IIx pienin (Methenitis ym. 2016).

Suurimmat maksimaaliset voima-arvot saavuttivat painonnostajat, nopeusurheilijoiden ollessa toisena. Harjoittelemattomilla ja kestävyysurheilijoilla ei ollut eroja. Tehontuotto kevennyshypyillä mitattuna oli suurin nopeusurheilijoilla ja toiseksi suurin voimaurheilijoilla. Kestävyysurheilijoiden tehontuotto oli heikompi kuin muilla urheilijoilla tai inaktiivisilla sekä absoluuttisesti että kehonpainoon suhteutettuna. Tämän tutkimuksen perusteella vaikuttaa siltä, että maksimivoima pysyy harjoittelemattomilla ja kestävyysurheilijoilla samana, mutta tehontuotto heikkenee merkittävästi maratonia harrastavilla. Nopeusurheilijoiden tehontuotto on suurin ja maksimivoima puolestaan korkein voimaurheilijoilla (Methenitis ym. 2016).

4.7 Harjoittelu ja lihassolujakauma

Kuuden viikon tehoharjoittelun myötä lihassolujakaumassa ei havaittu muutoksia nuorilla harjoitelleilla naisilla. Kuitenkin voimantuottonopeus ja etureisilihasten poikkipinta-ala kasvoivat, maksimivoima parani sekä kevennyshypyn korkeus nousi samanaikaisesti. Sen sijaan 30 minuutin mittainen aerobinen suoritus tehoharjoituksen jälkeen esti lihasmassan kasvua, kevennyshyppykorkeuden kehitystä sekä maksimaalista tehon tuottoa. Voimantuottonopeus ja maksimivoima kehittyivät molemmissa ryhmissä yhtäläisesti (Terzis ym. 2016).

Miehillä samanmittainen tehoharjoittelu ei myöskään muuttanut lihassolujakaumaa mitenkään (Bogdanis ym. 2013). Sekä naisilla että miehillä maksimaalinen tehoharjoittelu johti hypertrofiaan etureiden lihasten kaikissa solutyypeissä. Tehoharjoittelu johtaa siis tyypin II-lihassolujen kasvun lisäksi myös hitaiden tyypin I-solujen kasvuun ainakin ensimmäisen kuuden viikon harjoittelun myötä (Bogdanis ym. 2013; Terzis ym. 2016).

Teho- ja voimaharjoittelun avulla voidaan parantaa maksimaalista voimantuottoa, voimantuottonopeutta sekä kasvattaa nopeiden tyypin II-lihassolujen kokoa. Sen sijaan hitaiden tyypin I-lihassolujen koko ei juurikaan tällaisella puoli vuotta kestäneellä

harjoitusjaksolla kasva. Kevennys- ja pudotushyppyn suoritettu tehoharjoittelun, jossa käytetty ulkoinen vastus on 0–60 % yhden toiston maksimista, myötä tapahtuva hypertrofia on selvästi pienempi kuin lähellä maksimaalista yhden toiston maksimia tehtävä kyykkyharjoittelu. Tehoharjoittelu sen sijaan parantaa voimantuottonopeutta enemmän myös pienillä kuormilla, mutta pidempään jatkunut isoilla kuormilla tehtävä voimaharjoittelu sen sijaan ei tuo samaa kehitystä esille. Voimaharjoittelu kuitenkin parantaa suurilla kuormilla (3000 Newtonia) tehtävää voimantuottonopeutta (Häkkinen ym. 1985A; Häkkinen ym. 1985B). Sekä teho- että voimaharjoittelulla on suora yhteys parantuneeseen urheilulliseen suoritukseen maksimaalisen voimantuoton ja voimantuottoajan lisäksi. Kahdella jalalla suoritettuna kyykkyhypyn hyppykorkeus ja 40 metrin pikajuoksunopeus paranevat jo kymmenen viikon säännöllisellä harjoittelulla (Cormie ym. 2010).

Lihassolun tyyppiin, kokoon ja suorituskykyyn vaikuttavat niin ikä, perimä kuin harjoitustaustakin. Tarkkaa tietoa iän ja harjoitustaustan merkityksestä ei kuitenkaan vielä ole. Tämän pro gradu -työn tavoitteena onkin selvittää, miten ikä ja lajitausta vaikuttavat toimintakykyyn eli voima-arvoihin ja tehontuottoon miesurheilijoilla ja aktiivisilla terveillä verrokeilla.

5 TUTKIMUKSEN TAUSTAA

Pro gradu -työ on osa laajaa Jyväskylän yliopiston Gerontologisen tutkimuskeskuksen tutkimusprojektia ”Urheilijat ikääntymisen ja toimintakyvyn tutkimusmallina”. Koko tutkimuksen englanninkielinen nimi on “Athlete model approach to understand the benefits of lifelong regular exercise on functional capacity and musculoskeletal health in old age - Athlete Aging Study (ATHLAS).

ATHLAS-tutkimuksen alullepanijoita ovat emeritusprofessori Harri Suominen ja dosentti, liikuntatieteiden tohtori Marko Korhonen gerontologian laitokselta. Tällä hetkellä vastuullisena tutkijana ja tutkimusryhmän johtajana toimii Marko Korhonen. Muut ryhmän jäsenet heidän lisäksi ovat professorit Ari Heinonen ja Urho Kujala. Lisäksi ryhmässä on toiminut kaksi tohtoriopiskelijaa, joista toinen väitteli vuonna 2018. Tutkimusprojektia rahoittavat Suomen Akatemia ja Opetus- ja kulttuuriministeriö. Yhteistyötahoja Jyväskylän yliopiston ulkopuolella ovat Helsingin yliopisto, Manchester Metropolitan University, Karolinska Institutet ja German Aerospace (Gerontologian tutkimuskeskus 2019).

Tutkimusprojektin tavoitteena on selvittää elinaikaisen sekä nuoruuteen rajoittuneen voima-, nopeus- ja kestävyysharjoittelun vaikutusta toimintakykyyn myöhemmällä iällä. Tutkimuksessa on käytetty niin pitkittäis- kuin poikkileikkausaineistoja urheilijoiden ja harjoittelemattomien miesten kokonaisvaltaisen toimintakyvyn selvittämiseksi. Projektista on julkaistu jo useita tutkimusartikkeleita aikavälillä 2011–2017. Näissä tutkimuksissa on selvitetty muun muassa luun tiheyttä yleisurheilun teholajeissa, pohjelihaksen toimintakykyä ikääntymisen myötä ja mikro-RNA:n muutosten korrelaatiota suorituskykyyn ikääntyessä (Ireland ym. 2011; Korhonen ym. 2012; Stenroth ym. 2016; Kangas ym. 2017; Kulmala ym. 2017). Hankkeen tarkoituksena onkin ollut selvittää liikunnan hyötyjä ja haittoja kokonaisvaltaisesti sekä tämän myötä edesauttaa iäkkäiden liikuntasuosittelun ja toimintakyvyn tutkimusnäyttöön perustuvaa kehittämistä (Gerontologian tutkimuskeskus 2019).

Tutkimuksen mittaukset on tehty muutamia vuosia sitten, mutta siitä saatua dataa ei ole aiemmin analysoitu. Tämän pro gradu -työn tarkoituksena on selvittää, miten ikä vaikuttaa maksimaaliseen ja räjähtävään voimaan eri lajitaustan omaavilla kilpaurheilija miehillä sekä terveillä aktiivisilla verrokeilla. Lajitaustaltaan tutkittavat on jaettu kolmeen eri ryhmään: nopeus-, voima- ja kestävyysurheilijoihin. Nopeuslajien edustajat ovat pikajuoksijoita sekä pituushyppääjiä ja kolmiloikkaajia, voimaurheilijat painonnostajia ja voimanostajia ja kestävyysurheilijat juoksussa ja hiihdossa kilpailleita.

Iän ja lajitaustan merkitystä on selvitetty useissa aiemmissä tutkimuksissa (Häkkinen 1989; Häkkinen ym. 1989; Methenitis ym. 2016). Korhonen (2009) tarkasteli väitöskirjassaan 100 metrin kilpailunopeuden muutosta iän funktiona keski-ikäisistä 90-vuotiaisiin. Häkkinen ja kumppanit (1989) selvittivät nuorten urheilijoiden eroja voimantuotossa lajista riippuen. Usein on kuitenkin tutkittu kestävyyslajien urheilijoita terveisiin verrokkeihin (Dinenno ym. 2001A; Dinenno ym. 2001B). Räjähtävää voimantuottoa selvittävässä tutkimuksessa otoskoot ovat usein olleet suhteellisen pieniä. Methenituksen ja kumppaneiden (2016) tutkimuksessa selvitettiin kevennyshypyn ja isometrisen jalkaprässin maksimivoimaa ja voimantuottonopeutta aikuisilla eri lajitaustan omaavilla tutkittavilla, mutta tutkittavien määrä oli vain 9–10 henkeä ryhmää kohden.

Nykyään tiedetään, että ikääntyminen ja harjoittelu vaikuttavat voima-arvoihin ja tehontuottoon. Näin laajaa, eri lajien ja ikäryhmien välistä vertailevaa tutkimusta maksimivoiman ja räjähtävän voiman vaikutuksiin ei tiettävästi ole aiemmin tehty. Tavoitteena on selvittää, mitkä erot voimantuotoissa ovat ikään ja mitkä harjoitustaustaan liittyviä tekijöitä. Kyseessä on poikkileikkaustutkimus, jonka mittaukset on tehty vuosina 2012–2013. Nopeuslajien urheilijoista on samalla tehty 10 vuoden pitkäaikaisseurantaa, mutta tässä työssä ei selvitetä näitä muutoksia.

5.1 Tutkimuskysymykset

1. Miten ikä ja lajitausta vaikuttavat ala- ja yläraajojen maksimaaliseen isometriseen voimaan miehillä?

2. Miten ikä ja lajitausta vaikuttavat kevennyshypyillä mitattuun nopeusvoimaan miehillä?

6 METODIT

6.1 Tutkittavat

Tutkimusprotokolla on hyväksytty Jyväskylän yliopiston eettisessä toimikunnassa ja se noudattaa Helsingin julistusta (Suominen ym. 2017). Tutkimuksen urheilijoita sekä kontrollihenkilöitä on rekrytoitu kirjeitse sekä ilmoittamalla mahdollisuudesta osallistua tutkimukseen 2002–2012.

Tutkittavat (N = 285) olivat suomalaisia aikuisia miehiä ja iältään 20–80 vuotta. Koehenkilöt jaettiin nuoriin 20–40-vuotiaisiin (n = 104) ja vanhoihin 60–80-vuotiaisiin (n = 181).

Tutkimuksessa mukana oli kolmesta eri harjoitustaustasta olevia miehiä sekä terveitä saman ikäisiä verrokkihenkilöitä. Harjoittelijat olivat kilpaurheilijoita useita vuosia harrastaneita, hyväkuntoisia henkilöitä. Lajitautaltaan urheilijat olivat nopeus-, voima- ja kestävyyslajien edustajia. Nopeuslajien edustajat olivat yleisurheilijoita, jotka harrastivat pikajuoksua tai pituussuuntaisia hyppylajeja. Voimaurheilijat kilpailivat voima- tai painonnostossa ja kestävyysurheilijat hiihdossa tai kestävyysjuoksussa.

Tutkittavat jaettiin neljään eri ryhmään. Kolmen ryhmän henkilöt olivat useampia vuosia kilpaurheilua harrastaneita nopeus-, voima- ja kestävyysurheilijoita. Neljäs ryhmä koostui aktiivisista terveistä verrokeista, joilla ei kuitenkaan ollut kilpaurheilutaustaa.

Mittaukset suoritettiin vuosien 2012–2013 välisenä aikana. Tutkimus oli luonteeltaan poikkileikkaustutkimus.

6.2 Mittarit

Mittareina opinnäytetyötutkimuksessa olivat maksimaalinen isometrinen jalkaprässi ja vinopenkkipunnerrus sekä kevennyshyppy. Jokaisessa liikkeessä oli mahdollisuus kolmeen

onnistuneeseen yritykseen. Mikäli tutkittavilla oli kipuja tai he halusivat lopettaa ensimmäisen tai toisen yrityksen jälkeen, mittaus keskeytettiin. Kaikki tulokset kirjattiin ylös. Paras mitattu tulos, eli suurin voima-arvo tai korkeimmalle ponnistettu hyppy, jäi voimaan, ja siitä laskettiin eri ryhmien tulokset.

Koska opinnäytetyö on osa laajempaa tutkimusta, kolmen valitun mittarin lisäksi tutkittavilta mitattiin muun muassa luuntiheyttä, polven ojennus- ja koukistusvoimaa sekä kyykkyhyppyä ilman kevennystä. Näitä tuloksia ei kuitenkaan otettu osaksi opinnäytetyötä. Sen sijaan tutkittavien taustatiedoiksi otettiin mukaan pituus, paino, rasvamassa ja rasvaprosentti. Kehon rasvan mittaamiseen käytettiin DEXAa eli matalatehoista röntgensäteilyä hyödyntävää laitetta, joka mittaa säteilyn absorptioon perusteella kehon luu-, lihas- ja rasvamassaa (Bracco ym. 1996).

6.2.1 Isometrinen jalkaprässi

Kahdella jalalla suoritettu isometrinen jalkaprässilaite mittaa polven ojentajien ja lonkan ojentajien voimaa. Mittauksissa käytettiin Jyväskylän liikuntatieteellisen tiedekunnan vaakasuuntaista jalkaprässiä. Laite mittaa horisontaalista voimantuottoa, ja sitä on käytetty useissa Jyväskylän yliopistossa tehdyissä tutkimuksissa (Mero ym. 2013; Hulmi ym. 2015; Ahtiainen ym. 2016; Schumann ym. 2016).

Jalkaprässiliikkeessä ohjeena oli aloittaa suoritus niin räjähtävästi kuin mahdollista ja puristaa täysillä. Samalla mitattiin voimantuottoaika ja ensimmäisten millisekuntien aikana saavutettua voimatasoa, mutta näitä tuloksia ei tässä opinnäytetyössä huomioitu vaan keskityttiin maksimaaliseen voimatulokseen. Voimamittauksessa käytettiin David 200 dynamometriä (David Fitness and Medical Ltd., David Health Solutions, Helsinki). Tutkittavan lonkkakulma oli noin 110 astetta ja polvikulma noin 90 astetta, ja suoritus aika yhdelle mittaukselle keskimäärin 4 sekuntia.

6.2.2 Isometrinen vinopenkkipunnerrus

Penkkipunnerruksella mitataan ylävartalon työntävien lihasten, erityisesti ison rintalihaksen, etummaisesta hartialihaksen & kolmipäisen olkalihaksen voimaa (Murphy & Wilson 1996; Mero ym. 2013). Tässä tutkimuksessa käytettiin Jyväskylän liikuntalaboratorion vinopenkkipunnerruslaitetta, jossa oli asennettuna David 200 dynamometri (David Fitness and Medical Ltd., David Health Solutions, Helsinki). Olkanivel oli suorituksen aikana noin 40° abduktiossa ja kyynärnivel 90° fleksiossa. Yhden suorituksen kesto oli noin 3–4 sekuntia.

6.2.3 Kevennyshyppy

Kevennyshyppy on yksi vertikaalisista eli ylöspäin ponnistettavista hyppyistä. Se vaatii eri nivelalueiden lihaksilta yhtäaikaista, koordinoitua toimintaa. Kevennyshyppy mittaa alaraajojen nopeusvoimaa eli räjähtävän voimantuottoa. Mittarina käytettiin erityistä tähän tarkoitukseen suunniteltua mattoa, joka mittaa hyppykorkeuden ilmassa vietetyn ajan perusteella. (Wilson & Murphy 1996; Korhonen ym. 2009; Methenitis ym. 2016).

Kevennyshypyn alussa voimantuotto on lähinnä eksentristä painopisteen laskiessa alaspäin. Tätä eksentristä vaihetta seuraa isometrinen suunnanmuutoksen vaihe, jossa ulkoista liikettä ei tapahdu. Lopulta liikesuunnan muuttuessa ja painopisteen alkaessa nousta, lihastyö muuttuu konsentriseksi. Samalla varastoitunut elastinen energia edesauttaa hyppyä korkeammalla. Kevennyshypyn tulos korreloi voimakkaasti ($r = 0,92$, $p < 0,01$) maksimaalisen tehontuoton kanssa (Dowling & Vamos 1993).

6.3 Tilastolliset menetelmät

Analysointi suoritettiin SPSS-ohjelman versiolla 22 ANOVAa ja Kruskal-Wallis-testejä käyttäen. ANOVAlla analysoitiin normaalisti jakautuneet ryhmät ja Kruskal-Wallisilla ei-normaali jakautuneet tulokset. Tilastollisen merkitsevyyden rajaksi valittiin yleisesti terveystieteissä käytössä oleva $p < 0,05$.

7 TULOKSET

7.1 Nuoret

Tutkittavia nuoria eli 20–40-vuotiaita miehiä oli yhteensä 104 (taulukko 1). Iältään ja pituudeltaan ryhmissä ei ollut eroja. Sen sijaan paino, rasvamassa ja -prosentti nopeus- ja kestävyysurheilijoilla oli vähäisempi verrattuna voimaurheilijoihin sekä kontrolliryhmän henkilöihin. Voimaurheilijat painoivat enemmän kuin muut, mutta rasvamassassa ja rasvaprosentissa ei ollut eroja verrokkeihin nähden.

TAULUKKO 1. Nuorten (20–40-vuotiaiden) taustatiedot

Harjoittelutausta	n	Ikä (v)	Pituus (cm)	paino (kg)	Rasvamassa (kg)	Rasvaprosentti
Nopeus	19	28,5	180,8	78,2 ^{a,d}	8,0 ^{a,d}	10,4 ^{a,d}
Kestävyys	17	28,5	180,0	72,6 ^{a,d}	7,5 ^{a,d}	10,5 ^{a,d}
Voima	30	30,2	177,6	92,5 ^{a,b,c}	19,1 ^{b,c}	20,8 ^{b,c}
Kontrolli	38	30,1	180,0	83,3 ^{b,c,d}	20,5 ^{b,c}	24,6 ^{b,c}

^a Kontrolliryhmästä tilastollisesti eroava tulos

^b Nopeusryhmästä tilastollisesti eroava tulos

^c Kestävyysryhmästä tilastollisesti eroava tulos

^d Voimaryhmästä tilastollisesti eroava tulos

7.1.1 Jalkakyykky

Nuorten voimaurheilijoiden (n=38) jalkaprässin keskimääräinen tulos Newtonina oli 3842, 95 % luottamusvälin ollessa 3566–4118 N. Nuorilla nopeusryhmäläisillä (n=19) keskivoima oli 2897 N ja 95 % luottamusväli 2550–3244 N. Kestävyysurheilijoilla (n=17) jalkaprässin voima-arvot olivat 2328 N, 95 % LV 1961–2695 N. Kontrolliryhmällä tulokset olivat nopeus- ja kestävyysryhmän välissä. Verrokkien (n=38) keskiarvotulo oli 2608 N, 95 % luottamusvälin ollessa 2362–2853 Newtonia.

Voimaurheilijat olivat vahvempia kuin muiden ryhmien urheilijat ($p < 0,001$). Ero nopeusryhmäläisiin oli keskiarvoltaan 945 Newtonia, kestävyysurheilijoihin 1514 N ja verrokkeihin 1234 N. Nopeuslajien urheilijat olivat vahvempia kuin kestävyysurheilijat ($p = 0,028$) 569 Newtonin verran. Kestävyys- tai nopeusurheilijoiden ja verrokkien välillä ei ollut eroja ($p > 0,05$) (taulukko 3).

7.1.2 Kevennyshyppy

Kevennyshypyssä nopeusurheilijoiden ($n=16$) tulos oli 44,2 cm ja hyppykorkeuden 95 % luottamusväli 41,3–47,0 cm. Voimaurheilijoiden ($n=32$) tulos oli 41,2 cm (95 % LV 39,2–43,3 cm). Kestävyysurheilijat ($n=17$) hyppäsivät 35,9 cm korkeuteen (95 % LV 33,1–38,7). Verrokkiryhmäläiset ($n=38$) saivat tulokseksi 31,0 cm (95 % LV 29,1–32,8 cm).

Nopeuslajien urheilijat ponnistivat kevennyshypyssä korkeammalle kuin kestävyysurheilijat tai verrokkit ($p < 0,001$). Ero kestävyysurheilijoihin oli 8,3 cm ja verrokkeihin 13,2 cm. Nopeus- ja voimalajien urheilijoiden välillä ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja hyppykorkeudessa ($p = 0,099$). Hyppylajien urheilijat hyppäsivät korkeammalle kuin kestävyysurheilijat (5,4 cm, $p = 0,003$) tai verrokkit (10,3 cm, $p < 0,001$). Kestävyysurheilijat ponnistivat korkeammalle kuin verrokkit (4,9 cm, $p = 0,004$) (taulukko 4).

7.1.3 Isometrinen vinopenkkipunnerrus

Nuoret voimaurheilijat ($n=29$) työnsivät vinopenkkipunnerruksessa 1541 Newtonia (95 % LV 1440–1642). Nopeuslajien edustajien ($n=19$) tulos oli 1303 N (95 % LV 1178–1428 N). Kestävyysryhmäläiset ($n=17$) saivat tulokseksi 953 N (95 % LV 820–1085 N) ja kontrolliryhmäläiset ($n=38$) 973 Newtonia (95 % LV 885–1062 N).

Voimaurheilijat olivat muita ryhmiä vahvempia vinopenkkipunnerruksessa. Ero nopeusurheilijoihin oli 238 N ($p = 0,004$), kestävyysurheilijoihin 588 N ($p < 0,001$) verrokkeihin 567 N ($p < 0,001$). Nopeusurheilijat olivat vahvempia kuin kestävyysurheilijat

(350 N, $p < 0,001$) ja verrokkit (329 N, $p < 0,001$). Kestävyysurheilijoiden ja verrokkien välillä ei ollut eroja ($p = 0,795$) (taulukko 5).

7.2 Vanhat

Iältään ryhmät olivat tilastollisesti samanlaiset. Pituudessa oli pieni merkitsevä ero voimaryhmäläisten (171,2 cm) ja kontrolliryhmäläisten (173,7 cm) välillä. Painoltaan nopeus- ja kestävyysryhmäläiset olivat kevyempiä, ja heidän rasvamassansa ja prosenttinsa oli vähäisempi kuin voimaurheilijoilla ja kontrollihenkilöillä. Taustatiedot on eritelty taulukossa 2.

TAULUKKO 2. Ikääntyneiden (60–80-vuotiaiden) taustatiedot

Harjoittelutausta	n	Ikä	Pituus (cm)	paino (kg)	Rasvamassa (kg)	Rasvaprosentti
Nopeus	37	70,7	172,9	72,8 ^{a,d}	11,7 ^{a,d}	16,4 ^{a,d}
Kestävyys	29	70,0	172,9	71,8 ^{a,d}	11,9 ^{a,d}	16,8 ^{a,d}
Voima	70	69,7	171,2 ^a	83,2 ^{b,c}	18,4 ^{b,c}	22,2 ^{a,b,c}
Kontrolli	36	71,2	173,7 ^d	81,1 ^{b,c}	22,7 ^{b,c}	28,3 ^{b,c,d}

^a Kontrolliryhmästä tilastollisesti eroava tulos

^b Nopeusryhmästä tilastollisesti eroava tulos

^c Kestävyysryhmästä tilastollisesti eroava tulos

^d Voimaryhmästä tilastollisesti eroava tulos

7.2.1 Jalkakyykky

Iäkkäillä voimaharjoittelijoilla ($n=72$) jalkakyykyn tulokset olivat 2478 Newtonia, kun 95 % luottamusväli oli 2331–2626 N. Nopeusryhmäläisten ($n=39$) tulos 2103 N (95 % LV 1903–2304 N). Kestävyysryhmäläiset ($n=30$) saivat tulokseksi 2011 N, 95 % luottamusvälin ollessa 1782–2239 Newtonia. Kontrolliryhmäläisillä ($n=40$) voima-arvo keskimäärin oli 1807 N ja 95 % luottamusväli 1609–2005 N.

Vanhempien ikäryhmässä voimaryhmäläiset olivat muita ryhmiä vahvempia ($p < 0,01$). Ero nopeusurheilijoihin oli 375 N, kestävyysurheilijoihin 468 N ja verrokkeihin 671 Newtonia.

Pikalajien edustajat saivat 296 N korkeampia voima-arvoja kuin verrokkit, mutta eroa kestävyysryhmäläisiin ei ollut ($p = 0,549$). Kestävyysurheilijoiden ja verrokkien välillä ei ollut eroja voimissa ($p = 0,186$) (taulukko 3).

7.2.2 Kevennyshyppy

Kevennyshypyn korkeus nopeusurheilijoilla ($n=37$) oli 26,4 cm (95 % LV 24,7–28,2 cm). Voimaurheilijoiden ($n=70$) hyppykorkeus oli 24,4 cm (95 % LV 23,1–25,6 cm). Kestävyysurheilijoiden ($n=29$) tulos puolestaan oli 19,8 cm (95 % LV 17,8–21,7 cm). Verrokkiryhmäläiset hyppäsivät 16,7 senttimetrin korkeuteen (95 % LV 14,9–18,4 cm).

Iäkkäissä nopeus- ja voimalajien edustajat hyppäsivät kevennyshypyssä korkeammalle kuin keistolajien urheilijat tai verrokkit ($p < 0,001$). Nopeusurheilijat hyppäsivät 6,7 cm korkeammalle kuin kestävyysurheilijat ja 9,8 cm korkeammalle kuin verrokkit. Pikalajien edustajilla myös oli tendenssi hypätä hivenen (2,1 cm) korkeammalle kuin voimaurheilijoilla, mutta tulos ei ollut tilastollisesti merkitsevä ($p = 0,058$). Voimaurheilijat hyppäsivät 4,6 cm korkeammalle kuin kestävyysurheilijat ja 7,7 cm korkeammalle kuin verrokkit. Kestävyysurheilijat ponnistivat 3,1 cm korkeammalle kuin verrokkit ($p = 0,02$) (taulukko 4).

7.2.3 Isometrinen vinopenkkipunnerrus

Iäkkäiden voimaurheilijoiden ($n=65$) penkkipunnerrustuloksen keskiarvo oli 966 N (95 % LV 916–1017). Nopeuslajien edustajilla ($n=39$) 742 N (95 % LV 677–806) ja kestävyysurheilijoilla ($n=28$) 712 Newtonia (95 % LV 635–789 N). Kontrolliryhmäläiset työnsivät 659 N (95 % LV 593–726).

Voimaurheilijoiden penkkipunnerrustulos oli kaikkia muita ryhmiä suurempi ($p < 0,001$). Ero nopeusurheilijoihin oli 225 N, kestävyysurheilijoihin 254 N ja verrokkeihin 307 N. Muiden ryhmien välillä ei havaittu eroja penkkipunnerrusvoimissa ($p > 0,05$) (taulukko 5).

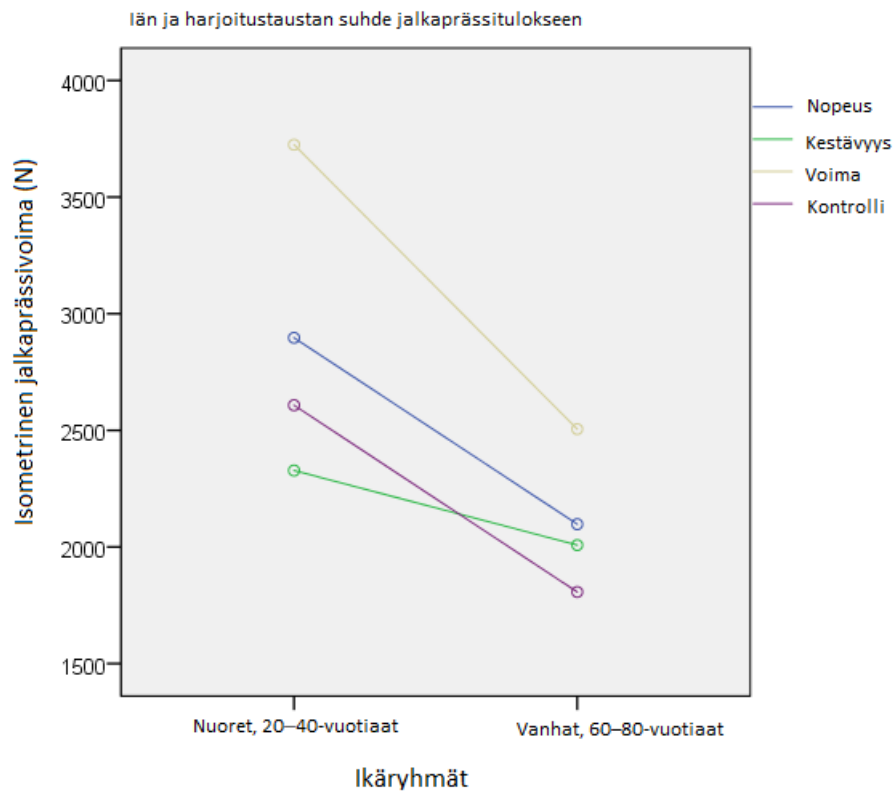
TAULUKKO 3. Nuorten (20–40-vuotiaiden) ja ikääntyneiden (60–80-vuotiaiden) isometrisen jalkaprässin tulokset

Harjoittelutausta	20–40-vuotiaat			60–80-vuotiaat		
	n	Voima (N)	95 % LV	n	Voima (N)	95 % LV
Nopeus	19	2897 ^c	2550 – 3244	39	2103 ^a	1903 – 2304
Kestävyys	17	2328	1961 – 2695	30	2011	1782 – 2239
Voima	30	3842 ^{a,b,c}	3566 – 4118	72	2478 ^{a,b,c}	2331 – 2626
Kontrolli	38	2608	2362 – 2853	40	1807	1609 – 2005
Kaikki	104	2971	2818 – 3124	181	2172	2056 – 2287

^a Kontrolliryhmää tilastollisesti merkitsevästi korkeampi tulos

^b Nopeusryhmää tilastollisesti merkitsevästi korkeampi tulos

^c Kestävyysryhmää tilastollisesti merkitsevästi korkeampi tulos



KUVIO 1. Voimaryhmän isometrinen jalkaprässitulokset on merkitsevästi muita ryhmiä suurempi niin nuorissa kuin vanhoissa. Nuorissa nopeusryhmäläisten voimat ovat suuremmat kuin kontrollien. Kestävyysryhmäläisillä ja verrokeilla ei ole tilastollisesti merkitsevää eroa kummassakaan ikäluokassa.

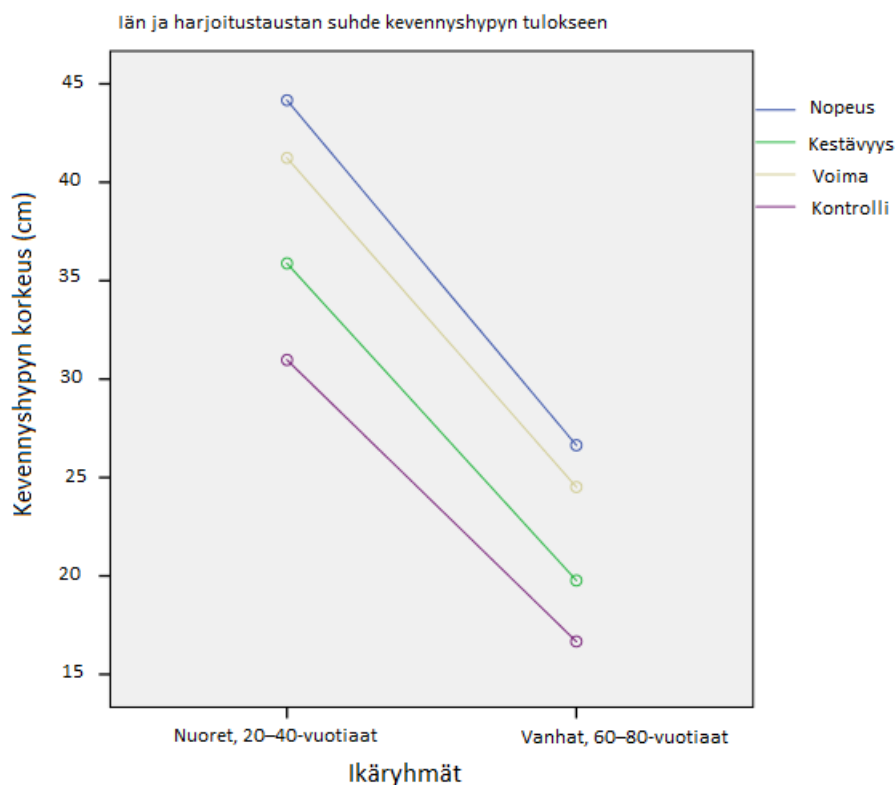
TAULUKKO 4. Nuorten (20–40-vuotiaiden) ja ikääntyneiden (60–80-vuotiaiden) kevennyshypyn tulokset

Harjoittelutausta	20–40-vuotiaat			60–80-vuotiaat		
	n	Hyppykorkeus (cm)	95 % LV	n	Hyppykorkeus (cm)	95 % LV
Nopeus	16	44,2 ^{a,c}	41,3 – 47,0	37	26,4 ^{a,c}	24,7 – 28,2
Kestävyys	17	35,9 ^a	33,1 – 38,7	29	19,8 ^a	17,8 – 21,7
Voima	32	41,2 ^{a,c}	39,2 – 43,3	70	24,4 ^{a,c}	23,1 – 25,6
Kontrolli	38	31,0	29,1 – 32,8	36	16,7	14,9 – 18,4
Kaikki	103	37,0	35,7 – 38,4	172	22,4	21,4 – 23,5

^a Kontrolliryhmää tilastollisesti merkitsevästi korkeampi tulos

^b Nopeusryhmää tilastollisesti merkitsevästi korkeampi tulos

^c Kestävyysryhmää tilastollisesti merkitsevästi korkeampi tulos



KUVIO 2. Nopeus- ja voimaryhmäläiset ponnistivat korkeammalle kuin kestävyysurheilijat tai verrokki molemmissa ikäluokissa. Kestävyysurheilijat ponnistivat korkeammalle kuin verrokki niin nuorissa kuin vanhoissa.

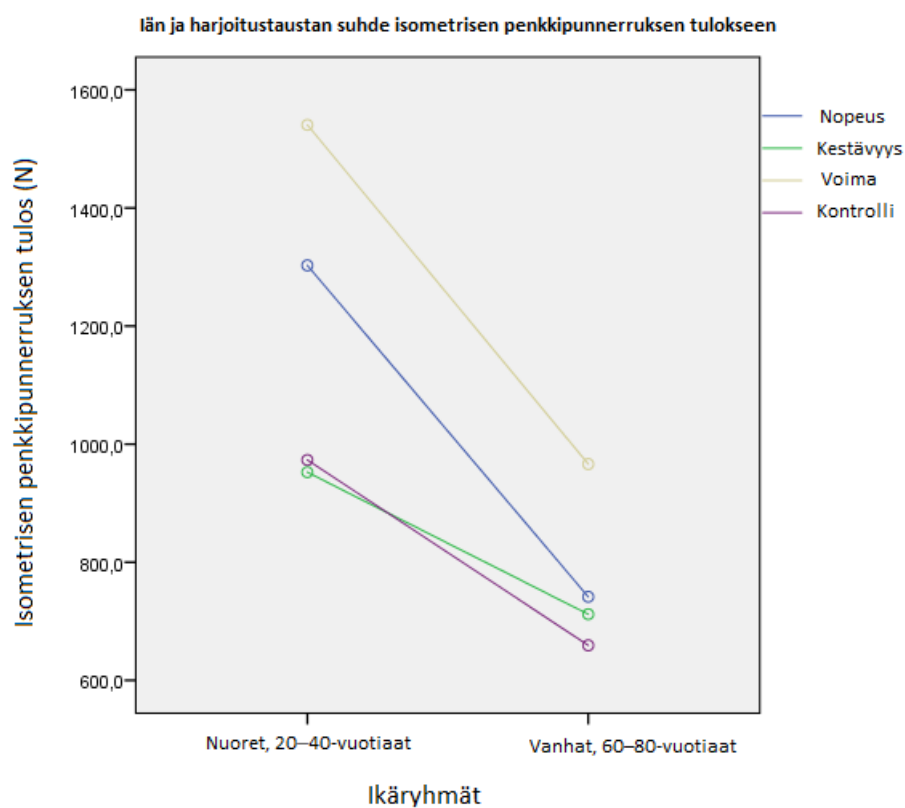
TAULUKKO 5. Nuorten (20–40-vuotiaiden) ja ikääntyneiden (60–80-vuotiaiden) isometrisen vinopenkin tulokset

Harjoittelutausta	20–40-vuotiaat			60–80-vuotiaat		
	n	Voima (N)	95 % LV	n	Voima (N)	95 % LV
Nopeus	19	1303 ^{a,c}	1178 – 1428	39	742	677 – 806
Kestävyys	17	953	820 – 1085	28	712	635 – 789
Voima	29	1541 ^{a,b,c}	1440 – 1642	65	966 ^{a,b,c}	916 – 1017
Kontrolli	38	973	885 – 1062	37	659	593 – 726
Kaikki	103	1190	1133 – 1248	169	805	760 – 850

^a Kontrolliryhmää tilastollisesti merkitsevästi korkeampi tulos

^b Nopeusryhmää tilastollisesti merkitsevästi korkeampi tulos

^c Kestävyysryhmää tilastollisesti merkitsevästi korkeampi tulos



KUVIO 3. Voimaurheilijat punnersivat isometrisessä penkkipunnerruksessa kaikkia muita enemmän molemmissa ikäluokissa. Nuoret nopeusryhmäläiset olivat vahvempia kuin kestävyysurheilijat tai kontrollit, mutta iäkkäissä näiden kolmen ryhmän välillä ei ollut eroja.

Ikäryhmien vaikutti odotetusti kaikilla ryhmillä heikentäen voimantuotto- ja hyppysuorituksia (taulukko 6). Muutoksen suuruudessa oli suuria eroja niin absoluuttisesti kuin prosentuaalisestikin. Voimaryhmien nuorten ja iäkkäiden välillä maksimaalisen voimantuoton ero oli jalkaprässissä suurin 35,5 prosenttia. Absoluuttisen voiman ero oli 1364 Newtonia. Myös verrokeilla ja nopeusryhmäläisillä muutos oli 30 prosentin luokkaa ja voimantuoton ero noin 800 Newtonia. Sen sijaan kestävyysryhmäläisillä ero oli vain 13,6 prosenttia ja ero 317 Newtonia. Tätä selittää osittain kestävyysurheilijoilla nuorissa muita ryhmiä heikomman voimatason.

TAULUKKO 6. Nuorten (20–40-vuotiaiden) ja ikääntyneiden (60–80-vuotiaiden) isometrisen jalkaprässin keskivoiman ero Newtonina ja prosentteina

Harjoittelutausta	20–40-vuotiaat	60–80-vuotiaat	Ryhmien välinen voiman ero	
	Voima (N)	Voima (N)	Newtonia	Prosenttia
Nopeus	2897	2103	-794	- 27,4
Kestävyys	2328	2011	- 317	- 13,6
Voima	3842	2478	- 1364	- 35,5
Kontrolli	2608	1807	- 801	- 30,7
Kaikki	2971	2172	- 799	- 26,9

Nopeusvoimantuottoa mittaavassa kevennyshypyssä ero ikäryhmien välillä olivat noin 40–45 prosenttia. Absoluuttiset erot olivat hyvin samankaltaisia, ollen välillä 14,3–17,8 cm. Muutokset ovat nähtävissä taulukossa 7.

TAULUKKO 7. Nuorten (20–40-vuotiaiden) ja ikääntyneiden (60–80-vuotiaiden) kevennyshypyn tulosten ero senttimetreinä ja prosentteina

Harjoittelutausta	20–40-vuotiaat	60–80-vuotiaat	Ryhmien välinen hyppykorkeuden ero	
	Hyppykorkeus (cm)	Hyppykorkeus (cm)	cm	Prosenttia
Nopeus	44,2	26,4	- 17,8	- 40,3
Kestävyys	35,9	19,8	- 16,1	- 44,8
Voima	41,2	24,4	- 16,8	- 40,8
Kontrolli	31,0	16,7	- 14,3	- 46,1
Kaikki	37,0	22,4	- 14,6	- 39,5

Isometrisessä penkkipunnerruksessa prosentuaaliset erot olivat suurempia kuin jalkaprässissä mutta pienempiä kuin kevennyshypyssä. Vain nopeusryhmillä ero oli yli 40 prosenttia (taulukko 8).

TAULUKKO 8. Nuorten (20–40-vuotiaiden) ja ikääntyneiden (60–80-vuotiaiden) isometrisen vinopenkkipunnerruksen keskivoiman ero Newtonina ja prosentteina

Harjoittelutausta	20–40-vuotiaat	60–80-vuotiaat	Ryhmien välinen voiman ero	
	Voima (N)	Voima (N)	Newtonia	Prosenttia
Nopeus	1303	742	- 561	- 43,1
Kestävyys	953	712	- 241	- 25,3
Voima	1541	966	- 575	- 37,3
Kontrolli	973	659	- 314	- 32,3
Kaikki	1190	805	- 385	- 32,4

8 POHDINTA

Tämä pro gradu -työn tarkoituksena oli selvittää eri-ikäisten miesten voima-arvoja harjoitustausta huomioiden. Ryhmät jaettiin fysiologisten perusteiden mukaisesti nuoriin, 20–40-vuotiaisiin, ja vanhoihin 60–80-vuotiaisiin. Ikäryhmässä 20–40 vuotta fyysinen suorituskyky on huipussa, eikä aiemman tutkimusnäytön perusteella tässä vaiheessa vielä ikä heikennä voima-arvoja. Voima-arvojen heikentyminen alkaa noin 40 vuoden iässä (Roos ym. 1997; Faulkner ym. 2007; Faulkner ym. 2008). Vanhempien ryhmässä suorituskyky on ehtinyt jo heikentyä useita vuosia, joten ikääntymisen tuomat muutokset näkyvät tässä ryhmässä.

Kaikissa lajiryhmässä jalkojen voimantuotto on tärkeässä roolissa, mutta erot tulevat voimantuottotyypistä. Harjoittelun on tiedetty jo pitkään olevan hyvin spesifiä harjoitetuille nivelkulmille ja voimantuottoajoille. Nopeuslajeilla se on räjähtävää, tyypin IIX- ja IIA-lihassäikeiden suorittamaa voimaa ja kestävyyslajeissa pääosin tyypin I-lihassolujen tuottamaa. Voimaurheilijoiden painonnostossa räjähtävän liikkeen suorittajana on pääosin tyypin IIX-solut, kun voimanoston hitaassa suorituksessa kaikki lihassolutyypit – I, IIA ja IIX – ovat mukana liikkeessä. Tämä voi mahdollisesti hieman vääristää voimaurheilijoiden verrattavuutta ryhmän heterogeenisen luonteen takia (Behm & Sale 1993). Ylävartalon lihaksien käyttö eroaa kaikkien lajiryhmien välillä. Nopeusryhmässä ylävartalon voima ei suoraan ole merkittävä lajisuorituksen kannalta. Kuitenkin yleisen lihastasapainon ja telinelähdössä vaadittavan voimakkaan ylävartalokuormituksen vuoksi nopeuslajien edustajat harjoittelevat myös ylävartalon voimaa. Voimalajien edustajat vaativat suurta voimantuottoa yläraajoista ja selästä molemmissa lajimuodoissa. Kestävyyslajeista juoksussa ylävartalon voimantarve on erittäin vähäinen. Sen sijaan hiihdossa niin perinteisellä tavalla kuin luistelutekniikalla hiihdettynä ylävartalosta vaaditaan hyviä kestovoimaominaisuuksia. Sen sijaan räjähtävän ja maksimivoimantuottovaatimukset ovat vähäiset.

Lajiryhmien vertaaminen eri ikäryhmien välillä terveisiin saman ikäisiin tutkittaviin kertoo osittain iän tuomista muutoksista ja osittain lajin vaatimuksista. Kaikissa ryhmissä voimantuotto heikkeni tilastollisesti merkitsevästi iän myötä. Ryhmien väliset voima-arvot ja

hyppykorkeudet myös lähenivät toisiaan, vaikka lajitaustan merkitys säilyikin. Huomattavaa on kuitenkin, että heikentyminen vaikutti olevan prosentuaalisesti samankaltaista lajitaustasta huolimatta, vaikka tätä ei tilastollisesti tarkasteltukaan. Kevennyshypyssä kaikkien ryhmien tuloksen heikentyminen nuorten ja iäkkäiden välillä oli 40–46 prosenttia. Ikämuutokset siis tapahtuvat harjoittelusta huolimatta, mutta harjoittelulla ne voidaan säilyttää paremmalla tasolla.

Tutkimuksen tulokset ovat loogisia ajatellen harjoittelun spesifisyyttä: voimaurheilijat olivat pääosin vahvimpia ja nopeusurheilijoiden pikavoimantuotto oli suurin. Kestävyyslajien urheilijoiden huono menestys verrokkeihin nähden varsinkin nuorempien aikuisten ryhmässä (20–40 vuotta) johtunee siitä, etteivät verrokkit olleet inaktiivisia vaan terveitä liikkuvia henkilöitä. Verrokkien suhteellisen hyvät tulokset tukevat tätä oletusta heidän yleisestä fyysisestä aktiivisuudestaan, vaikkei heillä olekaan erityistä lajiharjoittelutaustaa.

Poikkileikkaustutkimusten ongelma on se, ettei sen perusteella voida osoittaa kausaalisuutta vaan ainoastaan korrelaatioita. Tulosten taustalla voivatkin olla perinnölliset ominaisuudet siitä, että geneettisesti paljon tyypin II-soluja omaavat henkilöt alkavat harrastaa jo nuorena voima- tai nopeuslajeja. Koska tyypin II-solut kykenevät suurempaan voiman- ja tehontuottoon, voisi se osaltaan selittää parempia tuloksia maksimivoimassa tai hyppykorkeudessa. Näin sisäsyntyinen potentiaali lajiin ruokkisi motivaatiota ja auttaisi kilpaharrastuksen jatkumisessa. Toisaalta moni veteraaniurheilija ei ole aloittanut vielä lapsena tai nuorena harrastustaan, vaan systemaattinen harjoittelu ja kilpaurheilu on alkanut vasta aikuisella iällä. Samasta tutkimusprojektista pienemmällä otoksella tehty tulos tukisi tätä, sillä tässä tutkimuksessa noin 60-vuotiailla pikajuoksijamiehillä oli takanaan keskimäärin ”vain” hieman yli 30 vuotta pikajuoksuharjoittelua (Suominen ym. 2017).

Tutkimuksen vahvuutena on se, että eri lajiryhmien ja kontrollien välillä ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja iässä. Mikäli iäkkäissä yhden ryhmän keskiarvoikä olisi ollut 62 ja toisen 78, olisi tämä vaikuttanut merkittävästi tulosten tulkintaan. Nuorten pituudessa ei ryhmien välillä ollut eroja ollenkaan. Iäkkäissäkin vain hyvin pieni, mutta tilastollisesti merkitsevä 2,5 cm ero, oli havaittavissa voima- ja kontrolliryhmäläisten välillä. Sen sijaan

kokonaispainoltaan ja rasvamassalta sekä rasvaprosentilta ryhmät erosivat niin nuorissa kuin vanhoissa. Pika- ja kestävyysurheilijoilla oli vähemmän sekä kokonais- että rasvamassaa ja heidän rasvaprosenttinsa oli matalampi voimaurheilijoihin ja kontrolleihin verrattuna.

8.1 Tutkimuksen rajoitukset

Geneettinen tausta vaikuttaa merkittävästi maksimaalisen ja nopeusvoiman tuottokykyyn (Kyröläinen ym. 2003). Todennäköisesti hyvän aerobisen kapasiteetin omaavat urheilijat ovat jo varhain löytäneet kestävyysurheilusta oman vahvuusalueensa. Toisaalta nopeaa voimantuottoa tarvittaviin lajeihin hakeutuneet henkilöt, joilla luonnostaan on keskimääräistä suurempi osuus tyyppin IIX- ja IIA-lihassoluja. Tällöin harjoitusvaikutuksen merkitys saattaa olla oletettua vähäisempi geneettisten erojen vaikuttaessa taustalla.

Tuloksia suhteessa kehonpainoon tai painoindeksiin ei analysoitu, joten voi olla mahdollista, että voimatulosten paremmuus perustuu pääosin suurempaan lihasmassaan. Näin on ainakin Korhonen ym. (2009) saanut viitteitä.

Tuloksia on analysoitu nyt eri tavoin, ANOVALLA ja Kruskal-Wallis testillä. Voi olla kuitenkin mahdollista, että ei-normaalista jakautunutta aineistoa voisi analysoida parametrisellä testillä, jos muut oletukset täyttyvät. Parametrisen menetelmän hyvänä puolena on pienempi tyyppin II virheiden riski.

8.2 Johtopäätökset

Nuorien voimaurheilijoiden eli painon- ja voimantajien selvästi muita ryhmiä parempi voimantuotto on loogista ajatellen lajin suuri vaatimuksia voimantuotossa. Erona kahdessa lajeissa on voimantuottonopeus. Painonostajien liike on räjähtävä ja suoritus kestää vain hyvin lyhyen aikaa (Soriano ym. 2019). Voimantajien lajisuoritus puolestaan on selvästi hitaampi kestäen useita sekunteja (Aasa ym. 2019). Pikajuoksussa ja pituushypyssä vaaditaan myös hyvää voimatasoa, sillä voimaharjoittelun on todettu parantavan juoksuaikoja lyhyellä matkalla (Seitz ym. 2014). Nopeusurheilijoiden voimatasot olivatkin merkitsevästi

korkeampia kuin kestävyysurheilijoiden. Kuitenkaan eroa verrokkien ja nopeusurheilijoiden välillä ei ollut. Tämän voi selittää valikoituminen tutkimukseen, sillä oletettavasti valtaosa verrokeista oli terveitä kuntoilijoita tai muuten aktiivisia nuoria miehiä, vaikka heillä ei kilpaurheilutaustaa ollutkaan.

Nopeuslajien urheilijoiden hyvän kevennyshypyn korkeuden selittää pikajuoksun ja pituuden vaatimukset räjähtävästä voimantuotosta sekä elastisen energian käytöstä. Voimaurheilijat hyppäsivät myös korkealle, vaikkei näissä lajeissa ole elastisen energian käytön mahdollisuutta, vaan työ tehdään pelkästään konsentrisella lihastyöllä. Kuitenkin suuret maksimivoimatasot selittänevät hyvän hyppykorkeuden.

Ikääntyminen heikentää väistämättä kaikkien ihmisten voiman- ja tehontuottokykyä. Heikentyminen alkaa viimeistään 45-vuoden ikäisenä, usein jo selvästi aiemmin. Ikääntymisen aiheuttama voiman heikentyminen on suhteellisesti samanlaista kaikilla. Kuitenkin harjoitelleet kykenevät säilyttämään ominaisuutensa korkeammalla tasolla kuin harjoittelemattomat terveet kontrollit tai muita ominaisuuksia kehittäneet. Ikään liittyvä lihasmassan menetys voi johtaa sarkopeniaan eli lihasten normaalia suurempaan massan ja toimintakyvyn menetykseen. Sarkopenia lisäksi on riskitekijä erilaisille patologisille tiloille kuten heikentyneelle insuliinin siedolle, mitokondrioiden toimintahäiriöille ja osteoporoosille (Perrini ym. 2010). Mikäli lihaskuntoharjoittelulla voidaan ehkäistä sarkopenian kaltaisia lihasten toimintakykyä heikentäviä tiloja, on tällä myös merkittävä vaikutus iäkkäiden laadukkaiden elinvuosien lisäämisessä.

LÄHTEET

- Aasa, U., Svartholm, I., Andersson, F., & Berglund, L. 2016. Injuries among weightlifters and powerlifters: a systematic review. *British Journal of Sports Medicine* 51 (4), 211–219.
- Ahtiainen, J. P., Hulmi, J. J., Lehti, M., Kraemer, W. J., Nyman, K., Selänne, H., Alen, M., Komulainen, J., Kovanen, V., Mero, A. A., Philippou, A., Laakkonen, E. K. & Häkkinen, K. 2016. Effects of resistance training on expression of IGF-I splice variants in younger and older men. *European Journal of Sport Science* 16 (8), 1055–1063.
- Alcazar, J., Csapo, R., Ara, I., & Alegre, L. M. 2019. On the Shape of the Force-Velocity Relationship in Skeletal Muscles: The Linear, the Hyperbolic, and the Double-Hyperbolic. *Frontiers in Physiology* 10.
- Andersen, J. L. 2003. Muscle fibre type adaptation in the elderly human muscle. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports* 13 (1), 40–47.
- Andersen, J. L. & Aagaard, P. 2000. Myosin heavy chain IIX overshoot in human skeletal muscle. *Muscle & Nerve* 23 (7), 1095–1104.
- Behm, D. G., & Sale, D. G. 1993. Velocity Specificity of Resistance Training. *Sports Medicine* 15 (6), 374–388.
- Bercury, K. K. & Macklin, W. B. 2015. Dynamics and mechanisms of CNS myelination. *Developmental cell* 32 (4), 447–458.
- Billeter, R., Jostarndt-Fögen, K., Günthör, W., & Hoppeler, H. 2003. Fiber Type Characteristics and Myosin Light Chain Expression in a World Champion Shot Putter. *International Journal of Sports Medicine* 24 (3), 203–207.
- Bogdanis, G., Veligekas, P., Selima, E., Spengos, K. & Terzis, G. 2013. Changes in muscle fiber characteristics and leg power after short-term eccentric and ballistic resistance training. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, Volume 45 (5S), Supplement 1, 218.
- Bonaldo, P. & Sandri, M. 2013. Cellular and molecular mechanisms of muscle atrophy. *Disease models & mechanisms* 6 (1), 25–39.

- Bottinelli, R., Schiaffino, S. & Reggiani, C. 1991. Force-velocity relations and myosin heavy chain isoform compositions of skinned fibres from rat skeletal muscle. *The Journal of Physiology* 437 (1), 655–672.
- Bottinelli, R. & Reggiani, C. 2000. Human skeletal muscle fibres: molecular and functional diversity. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 73 (2–4), 195–262.
- Bowman, W. 1840. The minute structure and movements of voluntary muscle. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 130, 457–501.
- Bracco, D., Thiébaud, D., Chioléro, R. L., Landry, M., Burckhardt, P., & Schutz, Y. 1996. Segmental body composition assessed by bioelectrical impedance analysis and DEXA in humans. *Journal of Applied Physiology* 81 (6), 2580–2587.
- Bronner, F. 2001. Extracellular and intracellular regulation of calcium homeostasis. *Scientific World Journal* 1, 919–925.
- Buller, A. J., Eccles, J. C. & Eccles, R. M. 1960. Interactions between motoneurons and muscles in respect of the characteristic speeds of their responses. *Journal of Physiology* 1960 150 (2), 417–439.
- Burke, R. E., Levine, D. N., Tsairis, P. & Zajac, F. E. 3rd. 1973. Physiological types and histochemical profiles in motor units of the cat gastrocnemius. *The Journal of Physiology* 234 (3), 723–748.
- Canepari, M., Pellegrino, M. A., D'Antona, G. & Bottinelli, R. 2010. Skeletal muscle fibre diversity and the underlying mechanisms. *Acta Physiologica* 199 (4), 465–476.
- Chen, B. & Shan, T. 2019. The role of satellite and other functional cell types in muscle repair and regeneration. *Journal of Muscle Research and Cell Motility* 40 (1), 1–8.
- Chu, M., Gregorio, C. C. & Pappas, C. T. 2016. Nebulin, a multi-functional giant. *The Journal of Experimental Biology* 219 (Pt 2), 146–152.
- Cooper, G. M. 2000. *The Cell: A Molecular Approach*. 2nd edition. Sunderland (MA): Sinauer Associates.
- Cormie, P., McGuigan, M. R. & Newton, R. U. 2010. Adaptations in athletic performance after ballistic power versus strength training. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 42 (8), 1582–1598.
- Cristea, A., Korhonen, M. T., Häkkinen, K., Mero, A., Alén, M., Sipilä, S., Viitasalo, J. T., Koljonen, M. J., Suominen, H. & Larsson, L. 2008. Effects of combined strength and

- sprint training on regulation of muscle contraction at the whole-muscle and single-fibre levels in elite master sprinters. *Acta Physiologica* 193 (3), 275–289.
- Degens, H. 2007. Age-related skeletal muscle dysfunction: causes and mechanisms. *Journal of Musculoskeletal & Neuronal Interactions* 7 (3), 246–252.
- Degens, H. 2012. Determinants of Skeletal Muscle Hypertrophy and the Attenuated Hypertrophic Response at Old Age. *Journal of Sports Medicine & Doping Studies* doi: 10.4172/2161-0673.S1-003.
- Del Vecchio, L., Stanton, R., Reaburn, P., Macgregor, C., Meerkin, J., Villegas, J. Korhonen, M. T. 2017. Effects of Combined Strength and Sprint Training on Lean Mass, Strength, Power and Sprint Performance in Masters Road Cyclists. *Journal of Strength and Conditioning Research* doi: 10.1519/JSC.0000000000001960.
- Dirksen, R. T. 2009. Sarcoplasmic reticulum-mitochondrial through-space coupling in skeletal muscle. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism* 34 (3), 389–395.
- Dinenno, F. A., Seals, D. R., DeSouza, C. A. & Tanaka, H. 2001a. Age-related decreases in basal limb blood flow in humans: time course, determinants and habitual exercise effects. *The Journal of Physiology* 531 (Pt 2), 573–579.
- Dinenno, F. A., Tanaka, H., Stauffer, B. L. & Seals, D. R. 2001b. Reductions in basal limb blood flow and vascular conductance with human ageing: role for augmented alpha-adrenergic vasoconstriction. *The Journal of Physiology* 536 (Pt 3), 977–983.
- Doherty, T. J. & Brown, W. F. 1993. The estimated numbers and relative sizes of thenar motor units as selected by multiple point stimulation in young and older adults. *Muscle & Nerve* 16 (4), 355–366.
- Doherty, T. J., Stashuk, D. W. & Brown, W. F. 1993A. Determinants of mean motor unit size: impact on estimates of motor unit number. *Muscle & Nerve* 16 (12), 1326–1331.
- Doherty, T. J., Vandervoort, A. A. & Brown, W. F. 1993B. Effects of ageing on the motor unit: a brief review. *Canadian Journal of Applied Physiology* 18 (4), 331–358.
- Doherty, T. J. & Stashuk, D. W. 2003. Decomposition-based quantitative electromyography: methods and initial normative data in five muscles. *Muscle & Nerve* 28 (2), 204–211.
- Dowling, J. J. & Vamos, L. 1993. Identification of kinetic and temporal factors related to vertical jump performance. *Journal of Applied Biomechanics* 9, 95–110.

- Dumke, C. L., Pfaffenroth, C. M., McBride, J. M. & McCauley, G. O. 2010. Relationship between muscle strength, power and stiffness and running economy in trained male runners. *International Journal of Sports Physiology and Performance* 5 (2), 249–261.
- Eccles, J. C., Eccles, R. M. & Lundberg, A. 1958. The action potentials of the alpha motoneurons supplying fast and slow muscles. *The Journal of Physiology* 142 (2), 275–291.
- Ellaway, P. H., Taylor, A. & Durbaba, R. 2015. Muscle spindle and fusimotor activity in locomotion. *Journal of Anatomy* 227 (2), 157–166.
- Endo, M. 2009. Calcium-induced calcium release in skeletal muscle. *Physiological Reviews* 89 (4), 1153–1176.
- Erim, Z., Beg, M. F., Burke, D. T. & de Luca, C. J. 1999. Effects of aging on motor-unit control properties. *Journal of Neurophysiology* 82 (5), 2081–2091.
- Faulkner, J. A., Davis, C. S., Mendias, C. L. & Brooks, S. V. 2008. The aging of elite male athletes: age-related changes in performance and skeletal muscle structure and function. *Clinical Journal of Sport Medicine* 18 (6), 501–507.
- Faulkner, J. A., Larkin, L. M., Claflin, D. R. & Brooks, S. V. 2007. Age-related changes in the structure and function of skeletal muscles. *Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology* 34 (11), 1091–1096.
- Fitts, R. H. & Widrick, J. J. 1996. Muscle mechanics: adaptations with exercise-training. *Exercise and Sport Sciences Reviews* 24, 427–473.
- Forcina, L., Miano, C., Pelosi, L. & Musarò, A. 2019. An Overview about the Biology of Skeletal Muscle Satellite Cells. *Current Genomics* 20 (1), 24–37.
- Frontera, W. R., Hughes, V. A., Fielding, R. A., Fiatarone, M. A., Evans, W. J. & Roubenoff, R. 2000. Aging of skeletal muscle: a 12-yr longitudinal study. *Journal of Applied Physiology* 88 (4), 1321 - 1326.
- Frontera, W. R. & Ochala, J. 2015. Skeletal muscle: a brief review of structure and function. *Calcified Tissue International* 96 (3), 183–195.
- Gehlert, S., Bloch, W. & Suhr, F. 2015. Ca²⁺-dependent regulations and signaling in skeletal muscle: from electro-mechanical coupling to adaptation. *International Journal of Molecular Sciences* 16 (1), 1066–1095.
- Gerontologian tutkimuskeskus, GEREC. 2019. Urheilijat ikääntymisen ja toimintakyvyn tutkimusmallina (Athlete Aging Study–ATHLAS).

- <http://www.gerec.fi/tutkimus/aktiivisena-vanheneminen/urheilijat-ikaantymisen-ja-toimintakyvyn-tutkimusmallina-marko-korhonen>.
- Guglielmo, L. G. A., Greco, C. C. & Denadai, B. S. 2005. Relationship of maximal aerobic power and muscular strength with the running economy in endurance athletes. *Revista da Associação Médica Brasileira* 11 (1), 57–60.
- Haff, G. G. & Nimphius, S. 2012. Training Principles for Power. *Strength and Conditioning Journal* 34 (6), 2–12.
- Hawkins, S. A., Wiswell, R. A. & Marcell, T. J. 2003. Exercise and the master athlete - a model of successful aging? *The Journals of Gerontology. Series A, Biological Sciences and Medical Sciences* 58 (11), 1009–1011.
- Hearris, M. A., Hammond, K. M., Fell, J. M. & Morton, J. P. 2018. Regulation of Muscle Glycogen Metabolism during Exercise: Implications for Endurance Performance and Training Adaptations. *Nutrients* 10 (3), E298.
- Hendrickse, P., Galinska, M., Hodson-Tole, E. & Degens, H. 2018. An evaluation of common markers of muscle denervation in denervated young-adult and old rat gastrocnemius muscle. *Experimental Gerontology* 8 (106), 159–164.
- Henneman, E., Somjen, G. & Carpenter, D. O. 1965. Functional Significance of Cell Size in Spinal Motoneurons. *Journal of Neurophysiology* 28 (3), 560–580.
- Herbert, A. L. & Monk, K. R. 2017. Advances in myelinating glial cell development. *Current Opinion in Neurobiology* 42, 53–60.
- Herzog, W. 2014. Mechanisms of enhanced force production in lengthening (eccentric) muscle contractions. *Journal of Applied Physiology* 116 (11), 1407–1417.
- Herzog, W., Powers, K., Johnston, K. & Duvall, M. 2015. A new paradigm for muscle contraction. *Frontiers in Physiology* 6, 174. doi: 10.3389/fphys.2015.00174.
- Hill, C. A., Thompson, M. W., Ruell, P. A., Thom, J. M. & White, M. J. 2001. Sarcoplasmic reticulum function and muscle contractile character following fatiguing exercise in humans. *The Journal of Physiology* 531 (Pt 3), 871–878.
- Hulmi, J. J., Laakso, M., Mero, A. A., Häkkinen, K., Ahtiainen, J. P. & Peltonen, H. 2015. The effects of whey protein with or without carbohydrates on resistance training adaptations. *Journal of the International Society of Sports Nutrition* 12, 48. doi: 10.1186/s12970-015-0109-4.

- Huxley, A. F. 1957. Muscle structure and theories of contraction. *Progress in Biophysics and Biophysical Chemistry* 7, 255–318.
- Huxley, H. E. & Hanson, J. 1954. Changes in the cross-striations of muscle during contraction and stretch and their structural interpretation. *Nature* 173 (4412), 973–976.
- Huxley, A. F. & Niedergerke, R. 1954. Structural changes in muscle during contraction: Interference microscopy of living muscle fibres. *Nature* 173 (4412), 971–973.
- Häkkinen, K., Alén, M. & Komi, P. V. 1985B. Changes in isometric force- and relaxation-time electromyographic and muscle fibre characteristics of human skeletal muscle during strength training and detraining. *Acta Physiologica Scandinavica* 125 (4), 573–585.
- 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 (1), 77–88.
- Häkkinen, K., Komi, P. V. & Alén, M. 1985A. Effect of explosive type strength training on isometric force- and relaxation-time, electromyographic and muscle fibre characteristics of leg extensor muscles. *Acta Physiologica Scandinavica* 125 (4), 587–800.
- Häkkinen, K., Kraemer, W. J., Kallinen, M., Linnamo, V., Pastinen, U. M. & Newton, R. U. 1996. Bilateral and unilateral neuromuscular function and muscle cross-sectional area in middle-aged and elderly men and women. *The Journals of Gerontology. Series A, Biological Sciences and Medical Sciences* 51 (1), B21–29.
- Häkkinen, K. 1989. Neuromuscular and hormonal adaptations during strength and power training. *Journal of Sports Medicine and Physical Fitness* 29 (1), 9–29.
- Häkkinen, K. 1990. Voimaharjoittelun perusteet. Vaikutusmekanismit, harjoitusmenetelmät ja ohjelmointi. Jyväskylä: Gummerus.
- Häkkinen, K., Mero, A. & Kauhanen, H. 1989. Specificity of endurance, sprint and strength training on physical performance capacity in young athletes. *The Journal of Sports Medicine and Physical Fitness* 29 (1), 27–35.
- Häkkinen, K., Mäkelä, J. & Mero, A. 2004. Voima. Teoksessa Mero, A., Nummela, A., Keskinen, K. & Häkkinen, K. (toim.) *Urheiluvallmennus. Kuormitusfysiologiset,*

- ravintofysiologiset, biome-kaaniset ja valmennusopilliset perusteet. Jyväskylä: VK-Kustannus, 251–292.
- Ireland, A., Korhonen, M. T., Heinonen, A., Suominen, H., Baur, C., Stevens, S., Degens, H. & Rittweger, J. 2011. Side-to-side differences in bone strength in master jumpers and sprinters. *Journal Musculoskeletal and Neuronal Interactions* 11 (4), 298–305.
- Izquierdo, M., Häkkinen, K., Gonzalez-Badillo, J. J., Ibáñez, J. & Gorostiaga, E. M. 2002. Effects of long-term training specificity on maximal strength and power of the upper and lower extremities in athletes from different sports. *European Journal of Applied Physiology* 87 (3), 264–271.
- Izquierdo, M., Ibáñez, J., Gorostiaga, E., Garrues, M., Zúñiga, A., Antón, A., Larrión, J. L. & Häkkinen, K. 1999. Maximal strength and power characteristics in isometric and dynamic actions of the upper and lower extremities in middle-aged and older men. *Acta Physiologica Scandinavica* 167 (1), 57–68.
- Jami, L., Murthy, K. S. & Petit, J. 1982. A quantitative study of skeletofusimotor innervation in the cat peroneus tertius muscle. *The Journal of Physiology* 325, 125–144.
- Janssen, I., Heymsfield, S. B., Wang, Z. M. & Ross, R. 2000. Skeletal muscle mass and distribution in 468 men and women aged 18–88 yr. *Journal of Applied Physiology* 89 (1), 81–88.
- Kandel, E., Schwartz, J., Jessell, T., Siegelbaum, S. & Hudspeth, A.J. 2013. *Principles of Neural Science* 5. painos. McGraw-Hill cop: New York.
- Kangas, R., Törmäkangas, T., Heinonen, A., Alén, M., Suominen, H., Laakkonen, E., Kovanen, V., Korhonen, M. T. 2017. Declining physical performance associates with serum FasL, miR-21 and miR-146a in aging athletes. *BioMed Research International*, 8468469. doi: 10.1155/2017/8468469.
- Kauranen, K. 2014. *Lihäs–rakenne, toiminta ja voimaharjoittelu*. Liikuntatieteellisen Seuran julkaisu nro 171. Helsinki: Liikuntatieteellinen seura.
- Kauranen, K. & Nurkka, N. 2010. *Biomekaniikkaa liikunnan ja terveydenhuollon ammattilaisille*. Liikuntatieteellisen Seuran julkaisu nro 166. Helsinki: Liikuntatieteellinen seura.
- Korhonen, M. T. 2009. Effects of aging and training on sprint performance, muscle structure and contractile function in athletes. *Studies in Sport, Physical Education and Health*. Jyväskylä: University of Jyväskylä.

- Korhonen, M. T., Cristea, A., Alén, M., Häkkinen, K., Sipilä, S., Mero, A., Viitasalo, J. T., Larsson, L. & Suominen, H. 2006. Aging, muscle fiber type, and contractile function in sprint-trained athletes. *Journal of Applied Physiology* 101 (3), 906–917.
- Korhonen, M. T., Heinonen, A., Siekkinen, J., Isolehto, J., Alén, M., Kiviranta, I. & Suominen, H. 2012. Bone density, structure and strength and their determinants in aging sprint athletes. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 44 (12), 2340–2349.
- Korhonen, M. T., Mero, A. A., Alén, M., Sipilä, S., Häkkinen, K., Liikavainio, T., Viitasalo, J. T., Haverinen, M. T. & Suominen H. 2009. Biomechanical and skeletal muscle determinants of maximum running speed with aging. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 41 (4), 844–856.
- Kovanen, V. 1989. Effects of ageing and physical training on rat skeletal muscle. An experimental study on the properties of collagen, laminin, and fibre types in muscles serving different functions. *Acta Physiologica Scandinavica. Supplementum* 577, 1–56.
- Krans, J. L. 2010. The Sliding Filament Theory of Muscle Contraction. *Nature Education* 3 (9), 66.
- Kronecker, H. & Stirling, W. 1878. The Genesis of Tetanus. *The Journal of Physiology* 1 (4–5), 384–420.
- Kulmala, J.-P., Korhonen, M. T., Kuitunen, S., Suominen, H., Heinonen, A., Mikkola, A. & Avela, J. 2017. Whole body frontal plane mechanics across walking, running, and sprinting in young and older adults. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports* 27 (9), 956–963.
- Kyröläinen, H., Kivelä, R., Koskinen, S., McBride, J., Andersen, J. L., Takala, T., Sipilä, S. & Komi, P. V. 2003. Interrelationships between muscle structure, muscle strength, and running economy. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 35 (1), 45–49.
- Kyröläinen, H., Komi, P. V. & Kim, D. H. 1991. Effects of power training on neuromuscular performance and mechanical efficiency. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports* 1 (2), 78 - 87.
- Kwon, Y. N. & Yoon, S. S. 2017. Sarcopenia: Neurological Point of View. *Journal of Bone Metabolism* 24 (2), 83–89.

- Labeit, S., Ottenheijm, C. A. & Granzier, H. 2011. Nebulin, a major player in muscle health and disease. *FASEB Journal: Official publication of the Federation of American Societies for Experimental Biology* 25 (3), 822–829.
- Larsson, L. & Ansved, T. 1995. Effects of ageing on the motor unit. *Progress in Neurobiology* 45 (5), 397–458.
- Larsson, L. & Edström, L. 1986. Effects of age on enzyme-histochemical fibre spectra and contractile properties of fast- and slow-twitch skeletal muscles in the rat. *Journal of the Neurological Sciences* 76 (1), 69–89.
- Larsson, L., Grimby, G. & Karlsson, J. 1979. Muscle strength and speed of movement in relation to age and muscle morphology. *Journal of Applied Physiology: Respiratory, Environmental and Exercise Physiology* 46 (3), 451–456.
- Larsson, L. & Karlsson, J. 1978. Isometric and dynamic endurance as a function of age and skeletal muscle characteristics. *Acta Physiologica Scandinavica* 104 (2), 129–136.
- Lexell, J. 1995. Human aging, muscle mass, and fiber type composition. *The Journals of Gerontology. Series A, Biological Sciences and Medical Sciences* 50 A (Special Issue), 11–16.
- Lexell, J. 1997. Evidence for nervous system degeneration with advancing age. *The Journal of Nutrition* 127 (5 Suppl), 1011S–1013S.
- Lexell, J., Taylor, C. C. & Sjöström, M. 1988. What is the cause of the ageing atrophy? Total number, size and proportion of different fiber types studied in whole vastus lateralis muscle from 15- to 83-year-old men. *Journal of the Neurological Sciences* 84 (2–3), 275–294.
- Li, Y., Lang, P. & Linke, W. A. 2016. Titin stiffness modifies the force-generating region of muscle sarcomeres. *Scientific Reports* 15 (6), 24492. doi: 10.1038/srep24492.
- Liddell, E. G. T., & Sherrington, C. S. 1925. Recruitment and some Other Features of Reflex Inhibition. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 97 (686), 488–518.
- Lindskog, C., Linné, J., Fagerberg, L., Hallström, B. M., Sundberg, C. J., Lindholm, M., Huss, M., Kampf, C., Choi, H., Liem, D. A., Ping, P., Våremo, L., Mardinoglu, A., Nielsen, J., Larsson, E., Pontén, F. & Uhlén, M. 2015. The human cardiac and skeletal muscle proteomes defined by transcriptomics and antibody-based profiling. *BMC Genomics* 16 (1), 475. doi: 10.1186/s12864-015-1686-y.

- Manuel, M. & Zytnicki, D. 2011. Alpha, beta and gamma motoneurons: functional diversity in the motor system's final pathway. *Journal of Integrative Neuroscience* 10 (3), 243–276.
- Marin & Zytnicki 2011 Alpha, beta and gamma motoneurons - functional diversity in the motor system's final pathway. *Journal of Integrative Neuroscience* 10 (3), 243–276.
- Markovic, S., Mirkov, D. M., Nedeljkovic, A., & Jaric, S. 2014. Body size and countermovement depth confound relationship between muscle power output and jumping performance. *Human Movement Science* 33, 203–210.
- Mero, A. A., Hulmi, J. J., Salmijärvi, H., Katajavuori, M., Haverinen, M., Holviala, J., Ridanpää, T., Häkkinen, K., Kovanen, V., Ahtiainen, J. P. & Selänne, H. 2013. Resistance training induced increase in muscle fiber size in young and older men. *European Journal of Applied Physiology* 113 (3), 641–650.
- Methenitis, S., Karandreas, N., Spengos, K., Zaras, N., Stasinaki, A. N. & Terzis, G. 2016. Muscle Fiber Conduction Velocity, Muscle Fiber Composition, and Power Performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 48 (9), 1761–1771.
- Monk, K. R., Feltri, M. L. & Taveggia, C. 2015. New insights on Schwann cell development. *Glia* 63 (8), 1376–1393.
- Murphy, A. J. & Wilson, G. J. 1996. Poor correlations between isometric tests and dynamic performance: relationship to muscle activation. *European Journal of Applied Physiology* 73 (3–4), 353–357.
- Wilson, G. J. & Murphy, A. J. 1996. The use of isometric tests of muscular function in athletic assessment. *Sports Medicine* 22 (1), 19 - 37.
- Nair, K. S. 2005. Aging muscle. *The American Journal of Clinical Nutrition* 81 (5), 953–963.
- Ordway, G. A. & Garry, D. J. 2004. Myoglobin: an essential hemoprotein in striated muscle. *Journal of Experimental Biology* 207 (Pt 20), 3441–3446.
- Park, S. Y., Gifford, J. R., Andtbacka, R. H., Trinity, J. D., Hyingstrom, J. R., Garten, R. S., Diakos, N. A., Ives, S. J., Dela, F., Larsen, S., Drakos, S. & Richardson, R. S. 2014. Cardiac, skeletal, and smooth muscle mitochondrial respiration: are all mitochondria created equal? *American Journal of Physiology. Heart and Circulatory Physiology* 307 (3), H346–352.

- Pearson, S. J., Young, A., Macaluso, A., Devito, G., Nimmo, M. A., Cobbold, M. & Harridge, S. D. 2002. Muscle function in elite master weightlifters. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 34 (7), 1199–1206.
- Perrini, S., Laviola, L., Carreira, M. C., Cignarelli, A., Natalicchio, A. & Giorgino, F. 2010. The GH/IGF1 axis and signaling pathways in the muscle and bone: mechanisms underlying age-related skeletal muscle wasting and osteoporosis. *Journal of Endocrinology* 205, 201–210.
- Pette, D. 1984. J.B. Wolffe memorial lecture. Activity-induced fast to slow transitions in mammalian muscle. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 16 (6), 517–528.
- Pollock, R. D., Carter, S., Velloso, C. P., Duggal, N. A., Lord, J. M., Lazarus, N. R. & Harridge SD. 2015. An investigation into the relationship between age and physiological function in highly active older adults. *Journal of Physiology* 593 (3), 657–680.
- Pollock, R. D., O'Brien, K. A., Daniels, L. J., Nielsen, K. B., Rowlerson, A., Duggal, N. A., Lazarus, N. R., Lord, J. M., Philp, A. & Harridge, S. D. R. 2018. Properties of the vastus lateralis muscle in relation to age and physiological function in master cyclists aged 55-79 years. *Aging Cell* doi: 10.1111/ace1.12735.
- Power, G. A., Dalton, B. H. & Rice, C. L. 2013. Human neuromuscular structure and function in old age: A brief review. *Journal of Sport and Health Science* 2 (4), 215–226.
- Randers, M. B., Andersen, J. L., Petersen, J., Sundstrup, E., Jakobsen, M. D., Bangsbo, J., Saltin, B. & Krstrup, P. 2014. Exercise performance and cardiovascular health variables in 70-year-old male soccer players compared to endurance-trained, strength-trained and untrained age-matched men. *Journal of Sports Sciences* 32 (13), 1300–1308.
- Radovanovic, D., Peikert, K., Lindström, M. & Domellöf, F. P. 2015. Sympathetic innervation of human muscle spindles. *Journal of Anatomy* 226 (6), 542–548.
- Rayment, I., Rypniewski, W. R., Schmidt-Bäse, K., Smith, R., Tomchick, D. R., Benning, M. M., Winkelmann, D. A., Wesenberg, G. & Holden, H. M. 1993. Three-dimensional structure of myosin subfragment-1: a molecular motor. *Science* 261 (5117), 50–58.
- Reddish, F. N., Miller, C. L., Gorkhali, R. & Yang, J. J. 2017. Calcium Dynamics Mediated by the Endoplasmic/Sarcoplasmic Reticulum and Related Diseases. *International Journal of Molecular Sciences* 18 (5), pii: E1024.

- Rittweger, J., di Prampero, P. E., Maffulli, N. & Narici, M. V. Sprint and endurance power and ageing: an analysis of master athletic world records. *Proceedings. Biological Sciences* 276 (1657), 683–689.
- Rolland, Y., Czerwinski, S., Abellan Van Kan, G., Morley, J. E., Cesari, M., Onder, G., Woo, J., Baumgartner, R., Pillard, F., Boirie, Y., Chumlea, W. M. & Vellas, B. 2008. Sarcopenia: its assessment, etiology, pathogenesis, consequences and future perspectives. *The Journal of Nutrition, Health & Aging* 12 (7), 433–450.
- Roos, M. R., Rice, C. L. & Vandervoort, A. A. 1997. Age-related changes in motor unit function. *Muscle & Nerve* 20 (6), 679–690.
- Salzer, J. L. 2015. Schwann cell myelination. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 7 (8), a020529. doi: 10.1101/cshperspect.a020529.
- Scott, W., Stevens, J. & Binder-Macleod, S. A. 2001. Human skeletal muscle fiber type classifications. *Physical Therapy* 81 (11), 1810–1816.
- Schiaffino, S. & Reggiani, C. 1996. Molecular diversity of myofibrillar proteins: gene regulation and functional significance. *Physiological Reviews* 76 (2), 371–423.
- Schiaffino, S. & Salviati, G. 1997. Molecular diversity of myofibrillar proteins: isoforms analysis at the protein and mRNA level. *Methods in Cell Biology* 52, 349–369.
- Schmidt, M., Schüler, S. C., Hüttner, S. S., von Eyss, B., von Maltzahn, J. 2019. Adult stem cells at work: regenerating skeletal muscle. *Cellular and Molecular Life Sciences* 76 (13), 2559–2570.
- Schumann, M., Pelttari, P., Doma, K., Karavirta, L. & Häkkinen, K. 2016. Neuromuscular Adaptations to Same-Session Combined Endurance and Strength Training in Recreational Endurance Runners. *International Journal of Sports Medicine* 37 (14), 1136–1143.
- Seitz, L. B., Reyes, A., Tran, T. T., Saez de Villarreal, E. & Haff, G. G. 2014. Increases in lower-body strength transfer positively to sprint performance: a systematic review with meta-analysis. *Sports Medicine* 44 (12), 1693–1702.
- Šimunic, B., Pišot, R., Rittweger, J. & Degens, H. 2018. Age-related Slowing of Contractile Properties Differs between Power-, Endurance- and non-athletes; a Tensiomyographic Assessment. *The Journals of Gerontology. Series A, Biological Sciences and Medical Sciences* doi: 10.1093/gerona/gly069.

- Sipilä, S. & Suominen, H. 1993. Muscle ultrasonography and computed tomography in elderly trained and untrained women. *Muscle & Nerve* 16 (3), 294–300.
- Soriano, M. A., Suchomel, T. J., & Comfort, P. 2019. Weightlifting Overhead Pressing Derivatives: A Review of the Literature. *Sports Medicine* 49 (6), 867 - 885.
- Sorrentino, V. Sarcoplasmic reticulum: structural determinants and protein dynamics. 2011. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology* 43 (8), 1075–1078.
- Sousa-Victor, P., García-Prat, L., Serrano, A. L., Perdiguero, E. & Muñoz-Cánoves, P. 2015. Muscle stem cell aging: regulation and rejuvenation. *Trends in Endocrinology and Metabolism* 26 (6), 287–296.
- Squire, J. M. 2016. Muscle contraction: Sliding filament history, sarcomere dynamics and the two Huxleys. *Global Cardiology Science & Practice* (2), e201611. doi: 10.21542/gcsp.2016.11.
- Stenroth, L., Cronin, N. J., Peltonen, J., Korhonen, M. T., Sipilä, S. & Finni, T. 2016. Triceps surae muscle-tendon properties in older endurance- and sprint-trained athletes. *Journal of Applied Physiology* 120 (1), 63–69.
- Stifani, N. 2014 Motor neurons and the generation of spinal motor neuron diversity. *Frontiers in Cellular Neuroscience* 8, 293. doi: 10.3389/fncel.2014.00293.
- Suominen, H. 2006. Muscle training for bone strength. *Aging Clinical and Experimental Research*, 18 (2), 85–93.
- Suominen, T. H., Korhonen, M. T., Alén, M., Heinonen, A., Mero, A., Törmäkangas, T., & Suominen, H. 2017. Effects of a 20-week high-intensity strength and sprint training program on tibial bone structure and strength in middle-aged and older male sprint athletes: a randomized controlled trial. *Osteoporosis International* 28 (9), 2663–2673.
- Sypert, G. W. & Munson, J. B. 1981. Basis of segmental motor control: motoneuron size or motor unit type? *Neurosurgery* 8 (5), 608–621.
- Terzis, G., Spengos, K., Methenitis, S., Aagaard, P., Karandreas, N. & Bogdanis, G. Early phase interference between low-intensity running and power training in moderately trained females. *European Journal of Applied Physiology* 116 (5), 1063–1073.
- Tskhovrebova, L. & Trinick. J. 2017. Titin and Nebulin in Thick and Thin Filament Length Regulation. Teoksessa: Parry, D. A. D. & Squire, J. M. (toim.) *Fibrous Proteins: Structures and Mechanisms*. *Subcellular Biochemistry* (82), 285–318. Springer, Cham.

- Trappe, S., Gallagher, P., Harber, M., Carrithers, J., Fluckey, J. & Trappe, T. 2003. Single muscle fibre contractile properties in young and old men and women. *The Journal of Physiology* 552 (Pt 1), 47–58.
- Trappe, S., Harber, M., Creer, A., Gallagher, P., Slivka, D., Minchev, K. & Whitsett, D. 2006. Single muscle fiber adaptations with marathon training. *Journal of Applied Physiology* 101 (3), 721–727.
- Trappe, S., Luden, N., Minchev, K., Raue, U., Jemiolo, B. & Trappe, T. A. 2015. Skeletal muscle signature of a champion sprint runner. *Journal of Applied Physiology* 118 (12), 1460–1466.
- Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V. & Reece, J. B. 2017. *Campbell Biology*. 11th Edition. Pearson.
- Wells, L., Edwards, K. A. & Bernstein, S. I. 1996. Myosin heavy chain isoforms regulate muscle function but not myofibril assembly. *The EMBO Journal* 15 (17), 4454–4459.
- Widrick, J. J., Trappe, S. W., Costill, D. L. & Fitts, R. H. 1996. Force-velocity and force-power properties of single muscle fibers from elite master runners and sedentary men. *The American Journal of Physiology* 271 (2 Pt 1), C676–683.
- Wilson, B. C., Downham, D. Y., Lexell, J. & Sjöström, M. 1988. Some probability models for diagnosing neurogenic disorders. *IMA Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology* 5 (3), 167–179.
- Wilson, J. M., Loenneke, J. P., Jo, E., Wilson, G. J. & Zourdos, M. C & Kim, J. S. 2012. The effects of endurance, strength, and power training on muscle fiber type shifting. *Journal of Strength and Conditioning Research* 26 (6), 1724–1729.
- Yan, X., Zhu, M. J., Dodson, M. V. & Du, M. 2013. Developmental programming of fetal skeletal muscle and adipose tissue development. *Journal of Genomics* 1, 29–38.