

# Variables de interés en el estudio de los efectos del ejercicio excéntrico sobre el rendimiento deportivo. Revisión bibliográfica

▪ **JUAN ANTONIO CARREÑO CLEMENTE**

▪ **JUAN ANTONIO LÓPEZ CALBET**

Doctores en Educación Física.  
Departamento de Educación Física.  
Universidad de Las Palmas de Gran Canaria

▪ **Palabras clave**

*Ejercicio excéntrico, Daño muscular, Electromiografía, Fuerza muscular*

## ▪ Abstract

*Eccentric exercise, especially when it causes a marked degree of stretching, is associated with delayed onset muscle soreness (DOMS). Pain appear on the areas submitted to exercise some hours after the end of exercise, peaking, in general, between 24 and 72 hours latter. Usually, pain is accompanied by a small swelling, lower ranged of articular displacement, stiffness and loss of strength. One of the most prominent characteristics of DOMS is hypersensitivity, which is manifested by a reduction in pain threshold to mechanical stimulation, such that stimuli usually innocuous (just a mild pressure in the affected area) trigger painful sensations. This phenomenon is called mechanical allodynia. During the last years eccentric-induced muscle injuries have earned growing interest in the scientific community likely due to the fact that DOMS are associated with reduced sport performance. This review focus on the main variables that have been studied to assess the functional and structural impairment caused by eccentric muscle actions.*

## ▪ Key words

*Eccentric contraction, Exercise, Fatigue*

## Resumen

El ejercicio excéntrico, especialmente si implica un importante grado de estiramiento del músculo contraído, se asocia a dolor muscular tardío o “agujetas” que aparece en regiones musculares sometidas a esfuerzo, horas después de la finalización del ejercicio, alcanzando su máxima intensidad, generalmente, entre las 24 y las 72 horas. Normalmente se acompaña de una ligera tumefacción, disminución del rango de movimiento articular, rigidez y pérdida de fuerza. Una de las características principales de las “agujetas” es la hipersensibilidad, la cual se manifiesta debido a una reducción del umbral de dolor a la estimulación mecánica, de tal manera que estímulos normalmente inocuos (como una ligera presión en la zona afectada) desencadenan sensación dolorosa. A este fenómeno se le denomina *alodinia mecánica*. Durante los últimos tiempos, ha sido considerable el interés suscitado en la comunidad científica por las lesiones que se producen en los músculos como consecuencia de las contracciones musculares excéntricas. Este interés obedece, en parte, a los efectos negativos que puede tener el daño muscular causado por las contracciones musculares excéntricas sobre el rendimiento deportivo.

## Introducción

Las contracciones musculares excéntricas son aquellas en las que se produce un

alargamiento de la musculatura implicada, como consecuencia durante la contracción muscular la distancia entre los discos Z aumenta (López Calbet, 1998). Aunque algunos autores, especialmente del ámbito de la biomecánica (mucho menos del ámbito de la Fisiología) abogan por la utilización del término “acción muscular excéntrica” para referirse a la “contracción muscular excéntrica” en esta revisión se empleará el término “contracción muscular excéntrica”, pues de momento creemos que es el más adecuado, ya que lo utilizan la mayoría de los científicos, especialmente de los científicos que publican en revistas de alto impacto (Asp y Richter 1996; Enoka 1996; Proske y Morgan 2001).

Las contracciones musculares excéntricas sirven para frenar movimientos, lo cual implica que este tipo de contracciones tengan especial importancia en el desarrollo de diferentes acciones deportivas. En numerosas ocasiones, las acciones deportivas implican una combinación de contracciones concéntricas y excéntricas que son conocidas como ciclos de estiramiento-acortamiento (CEA) (Asmussen y Bonde-Petersen, 1974, Komi y Bosco, 1978; Van Ingen Schenau y otros, 1997; López Calbet y otros, 1995a, 1995b, 1998; Komi, 2000), implicados en acciones de salto, carrera, lanzamientos. A continuación examinaremos las distintas variables que han sido analizadas para tratar de determinar la repercusión estruc-

tural y funcional que comporta la realización de contracciones musculares excéntricas.

### **Producción de fuerza**

La realización de contracciones voluntarias máximas ha sido utilizada por varios investigadores a la hora de estudiar los efectos de las contracciones excéntricas sobre la musculatura (Jakeman y Maxwell, 1993; Nosaka y Clarkson, 1996). La producción de la contracción muscular máxima comporta la generación de fuerzas muy elevadas. Una característica importante de estos modelos es el control del ángulo de articulación en el que se generan las fuerzas, ya que el efecto del momento de fuerza es dependiente del ángulo en cada momento (Pincivero y otros, 2000; Trimble y otros, 2000).

La producción de fuerzas es dependiente también de la relación fuerza-velocidad del movimiento. Lo ideal sería efectuar las medidas a la misma velocidad de alargamiento o acortamiento. Sin embargo, esto último no se puede conseguir, nisiquiera en esfuerzos isocinéticos, en los que se trabaja con una resistencia tal que la velocidad del movimiento permanezca constante. Sin embargo, no existen movimientos isocinéticos puros pues, en cualquier caso para llegar a la velocidad seleccionada en dichos dispositivos se ha de acelerar desde velocidad cero. En cambio, en las acciones musculares dinámicas la velocidad varía durante la ejecución del movimiento.

Además, existen otros elementos perturbadores cuando se determinan las fuerzas generadas durante contracciones voluntarias máximas, como pueden ser la fatiga o la motivación de los sujetos. Primero, es complicado diferenciar entre la reducción de rendimiento causada por la fatiga y la ocasionada por alteraciones en la generación de fuerza debidas al daño muscular (Fitts, 1994). Segundo, incluso con individuos altamente motivados nunca existe seguridad acerca de si el grado de activación de las unidades motoras ha sido máximo o no (Sale, 1987; Tesch y otros, 1990).

Morgan y Allen (1999) dividen las causas de la pérdida de tensión tras la realización de un ejercicio excéntrico en 5 categorías:

1. Cambios en el sistema nervioso central, o en la unión neuromuscular.
2. Disminución o ausencia de excitabilidad de las células musculares, debido, probablemente al grave daño celular.
3. Fallo o atenuación de la liberación de  $Ca^{++}$ .
4. Cambios en la sensibilidad al  $Ca^{++}$  por parte de la maquinaria contráctil.
5. Desorganización de la maquinaria contráctil.

La fuerza desarrollada por un músculo depende de múltiples factores (Calbet y otros, 1999) que se pueden dividir en dos categorías: factores centrales y factores periféricos. Los factores centrales abarcan todos los procesos necesarios para producir la contracción muscular que tienen lugar en el sistema nervioso, mientras que los factores periféricos abarcan todos los procesos celulares de la contracción muscular, que acontecen en las fibras musculares propiamente dichas. Para determinar si existe un déficit de activación muscular debido a un fallo en los procesos que tienen lugar en el sistema nervioso (fatiga central) se ha utilizado la estimulación eléctrica. Así, si la fuerza generada por un músculo es superior cuando se aplica estimulación eléctrica superpuesta sobre la acción voluntaria máxima, entonces se asume que existe un déficit de activación por fallo central. Numerosos estudios han demostrado que la pérdida de fuerza causada por el ejercicio excéntrico obedece fundamentalmente a factores periféricos (Faulkner y otros, 1993; Ingalls y otros, 1998). En cuanto a la importancia de la excitabilidad de las células musculares, diferentes estudios histológicos (Armstrong y otros, 1983; McCully y otros, 1986), demuestran que existen terminaciones nerviosas dañadas, aunque también se ha observado una reducción de tensión en fibras musculares no dañadas (Balnave y Allen, 1995; Morgan y otros, 1996).

Todo esto, hace suponer que los supuestos 1 y 2 producen una disminución de tensión en todos los casos.

También existen evidencias de cambios en la liberación de  $Ca^{++}$  (caso 3) (Balnave y Allen, 1995; Warren y otros, 1993). Otras investigaciones, basadas en el estudio de los elementos ultraestructurales del músculo (Macpherson y col, 1996) encontraron mayores déficit, bajo condiciones similares, en fibras rápidas que en lentas, a pesar que el daño encontrado en ambos tipos de fibra, fue similar. En esta misma línea (Warren y col, 1993), encontraron que el déficit de fuerza en los músculos dañados es debido a un fallo en el proceso de excitación, concretamente en algunos pasos anteriores a la liberación del  $Ca^{++}$  por el retículo sarcoplásmico, mientras que, la habilidad para conducir los potenciales de acción en las fibras musculares lesionadas no se encuentra alterada.

El ejercicio excéntrico y el daño que comporta pueden causar, también, alteraciones en la maquinaria contráctil (casos 4 y 5), aunque la pérdida de generación de fuerza depende de la longitud de la musculatura en el momento de realizar el ejercicio excéntrico (Morgan y Allen, 1999). Por ello es muy importante el ángulo de la articulación implicada al que se mide la fuerza muscular (Katz, 1939; Wood y otros, 1993; Talbot y Morgan, 1998).

### **Fuerza isométrica máxima**

Lieber y otros (1991) encontraron en un experimento realizado con estiramiento pasivo, contracciones isométricas y excéntricas en diferentes grupos de sujetos, que la disminución de la fuerza isométrica máxima fue mayor en el grupo que realizó ejercicio excéntrico (69 %), que en los grupos que realizaron ejercicio isométrico (31 %) y estiramientos (13 %).

Otras investigaciones, basadas en el estudio de los elementos ultraestructurales del músculo de rata (Macpherson y otros, 1996) encontraron mayor déficit de fuerza, bajo condiciones similares, en fibras rápidas que en lentas, a pesar que el daño encontrado en ambos tipos de fibra, fue similar.

Independientemente del mecanismo responsable de la lesión muscular, ésta se traduce en una disminución proporcional

de la FIM (Fuerza isométrica máxima) y de la tensión desarrollada durante las contracciones excéntricas (Howell y otros, 1993; Fitts, 1994). Howell y otros (1993) sometieron a 13 sujetos no entrenados a un régimen de contracción muscular excéntrica de los flexores del codo. Los autores comprobaron que la FIM disminuyó un 35 % al día siguiente y que tres días después del ejercicio sólo alcanzaban un 70 % del valor inicial. Diez días después, aún no habían recuperado el nivel de fuerza inicial, incluso algunos sujetos tardaron 5 semanas en recuperar un 50 % de la proporción de FIM perdida con las contracciones excéntricas. Durante el período evaluado, el brazo contralateral mostró una ligera mejora en la FIM, debido posiblemente al efecto aprendizaje. Este estudio ilustra las consecuencias negativas que puede derivarse de un trabajo basado en contracciones musculares excéntricas en sujetos no entrenados. Últimamente, estudios relacionados con la producción de fuerza tras la realización de ejercicio excéntrico destacan que no hay grandes diferencias en la pérdida de fuerza entre hombres y mujeres. No obstante, un mayor número de mujeres experimentó una reducción superior al 70 %, pero la recuperación fue más rápida que la encontrada en los hombres (Sayers y Clarkson, 2001). No obstante, los estrógenos podrían tener un efecto protector que podría estar relacionado con la menor liberación de enzimas musculares a la sangre después del ejercicio excéntrico en las mujeres (Kendall y Eston 2002).

### **Fuerza dinámica**

Varios autores han demostrado que el músculo ejercitado excéntricamente pierde capacidad para generar tensión (Armstrong, 1990; Hortobagyi y otros, 1998; Ingalls y otros, 1998; Linnamo y otros, 2000). No obstante, la mayoría de los investigadores se han centrado principalmente en el estudio de contracciones musculares estáticas de las extremidades superiores (Armstrong, 1990), mientras que son menos los trabajos que han analizado la repercusión que tiene el ejercicio excéntrico sobre la capacidad contráctil dinámi-

ca, desconociéndose por completo cómo pueden afectar las contracciones musculares excéntricas a la capacidad de salto y al funcionamiento del denominado ciclo estiramiento-acortamiento (Horita y otros, 1999; Hortobagyi y otros, 1998; McHugh y otros, 2000; Warren y otros, 2000).

La altura alcanzada en un salto vertical depende de múltiples factores, pero principalmente de la fuerza desarrollada en la fase de impulsión y de la velocidad con la que se desarrolla esa fuerza. Tanto las alteraciones estructurales de las fibras musculares y/o tejido conjuntivo muscular, como las modificaciones que puede experimentar el proceso de activación neural podrían ser responsables de la disminución de fuerza que sigue al ejercicio excéntrico (Armstrong, 1990; Hortobagyi y otros, 1998; Ingalls y otros, 1998) y, en consecuencia, disminuir la capacidad de salto en los días siguientes a la realización de un ejercicio excéntrico poco usual. Varios estudios sostienen esta hipótesis. Miles y otros (1997) usando un modelo de ejercicio excéntrico consistente en la realización de 50 extensiones resistidas mediante la contracción excéntrica de los flexores del brazo, detectaron un enlentecimiento del movimiento y un aumento del tiempo necesario para alcanzar la máxima activación electromiográfica. Hortobagyi y otros (1998) también observaron un descenso de la fuerza dinámica de extensión de la pierna después de que los sujetos efectuaran 100 contracciones excéntricas a una intensidad equivalente al 80 % de la fuerza excéntrica máxima. En ese mismo estudio se comprobó que la actividad electromiográfica integrada aumentó tras el ejercicio excéntrico, recuperando los valores iniciales 7 días después. Al contrario que Hortobagyi y otros (1998), otros autores no han detectado cambios de la actividad electromiográfica en los días siguientes al ejercicio excéntrico (Horita y otros, 1999; McHugh y otros, 2001; Warren y otros, 2000).

En los saltos precedidos por un contramovimiento, los más utilizados en las actividades deportivas, la contracción muscular excéntrica se sigue inmediatamente de una contracción muscular concéntrica que es la que realmente impulsa el centro

de masas corporal hacia arriba. El mecanismo por el que el contramovimiento permite saltar más no está claro, no obstante, se han propuesto tres tipos de potenciación: potenciación elástica, potenciación refleja y potenciación del proceso contráctil. La influencia que el ejercicio excéntrico puede tener sobre los mecanismos de potenciación del salto con contramovimiento es desconocida. Algunos autores han encontrado una mayor respuesta refleja (mayor potenciación refleja) al estiramiento muscular después del ejercicio excéntrico (Hortobagyi y otros, 1998). A través de activar el reflejo miotático, el estiramiento brusco provocado por el contramovimiento podría facilitar la descarga de las motoneuronas  $\alpha$  (Avela y Komi, 1998a; Avela y Komi 1998b; Avela y otros, 1999a; Gollhofer y Kyrolainen, 1991). Sin embargo otros autores han observado una menor respuesta refleja al estiramiento después de contracciones musculares excéntricas de menor intensidad, pero de mayor duración (Avela y Komi 1998b; Avela y otros, 1999a; Avela y otros, 1999b; Bulbulian y Bowles, 1992; Moritani y otros, 1990; Nicol y otros, 1996). La ganancia de altura de vuelo en el salto vertical al efectuar un contramovimiento también se ha atribuido al mecanismo de potenciación elástica que consiste en el aprovechamiento de la energía potencial elástica que se acumula en tendones y demás elementos elásticos del tejido muscular durante el estiramiento brusco (Asmussen y Bonde-Petersen, 1974; Komi y Bosco, 1978). Puesto que el ejercicio excéntrico se asocia a un descenso de la rigidez que puede oponer el músculo al estiramiento (Horita y otros, 1999), podría disminuir la capacidad para acumular y, por tanto, para aprovechar la energía potencial elástica que podría acumularse en la fase de contramovimiento. Finalmente, el mecanismo de potenciación del proceso contráctil por contramovimiento (Bobbert y otros, 1996; Edman y otros, 1978) podría verse igualmente afectado por las contracciones musculares excéntricas, al provocar éstas alteraciones en el proceso de liberación y recaptación del calcio (Friden y Lieber, 1996; Warren y otros, 1993a; Warren y otros, 1993b).

## **Rango de movimiento**

El rango de movimiento articular se define como el arco de movimiento que una articulación puede desarrollar. El rango de movimiento articular depende principalmente de la longitud muscular. Además, depende de la piel, del tejido subcutáneo, tendones, cápsula articular y propiedades óseas. Este método ha sido utilizado en multitud de investigaciones acerca de la producción de daño muscular inducido por ejercicio (Nosaka y Clarkson, 1992a, b; 1995; 1996a, b).

En general, cuanto más severo es el daño muscular menor es el rango de movimiento residual tras el ejercicio excéntrico (Nosaka y Clarkson, 1994, 1995, 1996). Esta limitación en el movimiento articular se ha asociado a la rigidez muscular (Nosaka y Clarkson, 1994, 1995, 1996; Armstrong, 1990; Lieber y otros, 1991).

## **Histología**

El análisis histológico utilizando microscopio óptico o electrónico, ha sido utilizado por varios investigadores como método de medida a nivel muscular de la producción de daño muscular (Friden y otros, 1983, Hikida y otros, 1991; Lieber y otros, 1991). Las variables histológicas, no obstante, han correlacionado poco con los indicadores funcionales del grado de lesión muscular. Las limitaciones que presentan las variables histológicas para valorar el grado de lesión muscular causado por el ejercicio excéntrico son:

- Las muestras son obtenidas de pequeñas biopsias de un músculo. Estas biopsias representan sólo una pequeña fracción del músculo estudiado, así que la representatividad del músculo es siempre cuestionable.
- Las biopsias necesarias elevan los niveles de CK (Creatinaquinasa) (Hikida y otros, 1991), lo que podría producir confusiones acerca de este y otros marcadores intracelulares de lesión muscular.
- La pérdida de fuerza en contracciones voluntarias máximas no se ha relacionado con el número de fibras afectadas en el análisis histológico (Friden y otros,

1983). La disminución de fuerza se produce inmediatamente tras el protocolo de ejercicio excéntrico, mientras que las anomalías histológicas no se evidencian hasta varios días después (Friden y otros, 1983).

## **Niveles sanguíneos de proteínas musculares**

Las contracciones musculares excéntricas se acompañan de una serie de cambios hematológicos y bioquímicos como la leucocitosis, que correlaciona con los niveles de AST (aspartato aminotransferasa), LDH (Lactato Deshidrogenasa), ALT (alanina aminotransferasa), CK, SOD (superóxido dismutasa) y ácido úrico. La evolución de la leucocitosis se considera un marcador del daño y de la evolución de la recuperación muscular (Kayashima y otros, 1995). Además, puede observarse tras el ejercicio excéntrico, aumento en la destrucción de colágeno, medido por el aumento en orina de hidroxipolina e hidroxilisina (Brown y otros, 1997, 1999) y de la Anhidrasa carbónica III en el suero, la cual posee buena correlación con la CK (Takala y otros, 1989). También, se ha comenzado a utilizar como marcador de la lesión muscular, la Troponina de músculo esquelético (sTnl), al ser ésta un marcador específico, fácilmente detectable a las dos horas del ejercicio, con un pico máximo a las 24 horas (Sorichter y otros, 1997).

Los niveles sanguíneos de CK, LDH, glutámico-oxalacético transaminasa y mioglobina han sido utilizadas como marcadores de lesiones musculares producidas por el trabajo excéntrico en muchos estudios (Clarkson y otros, 1986; Clarkson y Ebbeling, 1988; Newham y otros, 1987; Newham y otros, 1983; Nosaka y Clarkson, 1996a, 1996b).

Rodenburg y otros (1993) encontraron que los niveles sanguíneos de CK y mioglobina correlacionaban significativamente con el descenso de la fuerza máxima de la contracción voluntaria y con el rango de movimiento.

Se ha constatado, no obstante una disociación entre los niveles sanguíneos de proteínas musculares y la capacidad para generar tensión, especialmente después

de varias sesiones de ejercicio excéntrico. En estas condiciones se observan incrementos de la concentración de CK, mientras que la alteración de la capacidad contráctil es mínima (Newham y otros, 1987). Por tanto, parece que los niveles sanguíneos de CK son independientes de los signos histológicos de lesión (Fielding y otros, 1993).

En otro estudio (Nosaka y Clarkson, 1992a) investigaron la relación entre la producción de CK y la cantidad de masa muscular que participó en la realización del ejercicio excéntrico. Dividieron a 22 mujeres en dos grupos, las cuales realizaron 24 contracciones excéntricas máximas de los flexores del codo usando un sólo brazo o los dos brazos a la vez. Los autores no observaron ninguna relación entre la masa muscular activada y el aumento de la concentración sanguínea de CK.

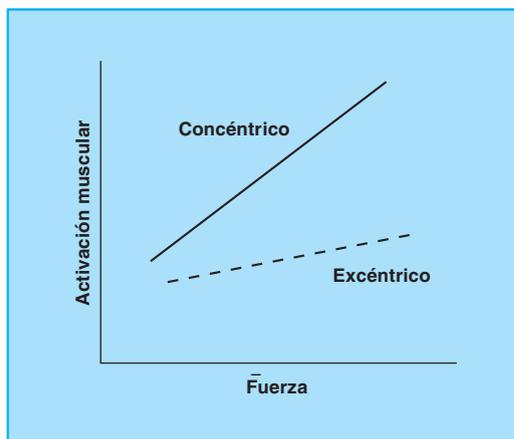
## **Dolor muscular**

El dolor muscular es la variable más utilizada en los estudios realizados acerca del proceso de lesión muscular que provoca el trabajo excéntrico en la musculatura. Sin embargo, el dolor muscular correlaciona de manera débil con los cambios en las funciones musculares tanto en términos de magnitud como en el tiempo transcurrido desde la realización del ejercicio (Rodenburg y otros, 1994; Saxton y otros, 1995). Como ocurre con los niveles en sangre de proteínas miofibrilares, el dolor ocurre bastante después de la alteración funcional evaluada como pérdida de fuerza y de rango de movimiento articular.

## **Actividad electromiográfica**

Para el estudio del efecto que tiene la realización de contracciones musculares excéntricas sobre la transmisión neuromuscular, la velocidad de conducción de las fibras musculares o el comportamiento de las unidades motoras, se han analizado variables relacionadas con el espectro (frecuencia media y frecuencia mediana del espectro) y la amplitud de la señal electromiográfica. La frecuencia media, al igual que la mediana, del espectro aumenta cuando se reclutan más unidades motoras

■ FIGURA 1.  
Diferencias en la activación neuromuscular en contracciones excéntricas y concéntricas (Enoka, 1996).



rápidas y cuando se produce fatiga muscular durante la contracción isométrica. La amplitud de la señal electromiográfica proporciona información acerca del número de unidades motoras activadas así como de la frecuencia de descarga y el grado de sincronización de las unidades motoras activadas. La amplitud se puede medir a partir de la integración de la señal electromiográfica rectificadas (De Luca, 1984, 1997; Kauranen y col, 2001).

Para un determinado nivel de fuerza, la amplitud de la señal electromiográfica es menor durante la contracción muscular excéntrica que durante la contracción muscular concéntrica en el músculo no fatigado (Enoka 1996; Linnamo y otros, 2002) (Figura 1). Cuando se comparan contracciones musculares excéntricas y concéntricas efectuadas en un dinamómetro isocinético a la misma intensidad relativa se observa que, a intensidades submáximas, la frecuencia media del espectro de la señal electromiográfica es mayor durante las contracciones excéntricas, mientras que no se observan diferencias al 100 % de la fuerza voluntaria máxima (McHugh y otros, 2002). En cambio, otros investigadores han encontrado una frecuencia media del espectro similar en las contracciones excéntricas y concéntricas efectuadas al mismo nivel de fuerza (Linnamo y otros, 2002).

McHugh y otros (2000) observaron que durante las contracciones musculares ex-

céntricas repetidas la relación entre la actividad electromiográfica y la fuerza desarrollada, así como la frecuencia media del espectro de la señal electromiográfica aumentan paulatinamente con la repetición de las contracciones. En cambio durante las contracciones musculares concéntricas ambas variables electromiográficas permanecieron estables. Estos hallazgos fueron interpretados como indicativos de la existencia de un reclutamiento selectivo de unas pocas unidades motoras durante el ejercicio excéntrico que deben soportar, por tanto, mayor estrés, lo cual implica un mayor riesgo para la integridad de las fibras. En contraste, Linnamo y otros (2000) comunicaron un descenso de la frecuencia mediana del espectro electromiográfico tanto después de realizar 100 contracciones excéntricas máximas de los flexores del brazo, como después de efectuar 100 contracciones concéntricas máximas del mismo grupo muscular, en un día diferente.

Kroon y Naeije (1991) encontraron que el aumento de la amplitud del EMG, medida al 40 % de la FIM, es menor tras la realización de contracciones submáximas isométricas y concéntricas (40 % de la FIM) hasta la extenuación, que cuando se realizan contracciones excéntricas submáximas hasta el agotamiento. Estos efectos sobre la actividad electromiográfica, corroborados en posteriores investigaciones (Lepers y otros, 2000; Sbriccoli y otros, 2001) podrían significar que los cambios encontrados en relación con la magnitud del daño y la disminución de las capacidades contráctiles de la musculatura tras la realización de ejercicio excéntrico, se relacionan con problemas a nivel de transmisión neuromuscular.

En este mismo sentido, Leger y Milner (2001) observaron como tras la realización de contracciones excéntricas máximas de la musculatura abductora del pulgar de la mano, se producía una disminución del 7-10 % en la frecuencia media de la señal electromiográfica durante una contracción isométrica de 60 segundos de duración.

Carson y otros (2002) observaron un aumento de la actividad electromiográfica durante las contracciones excéntricas,

efectuadas inmediatamente después de terminar un ejercicio excéntrico del bíceps braquial que comportó un descenso de la fuerza isométrica máxima de un 31 %. Mientras que no observaron cambios significativos en el brazo contralateral que sirvió de control. Sin embargo, otros investigadores no encontraron diferencias significativas en las medidas de actividad electromiográfica integrada ni de la frecuencia media de la señal electromiográfica 48 horas después de la realización de un ejercicio excéntrico que produjo "agujetas" (Kauranen y col, 2001). De igual modo, en estudios realizados en nuestro laboratorio (Carreño, 2001; Carreño y otros, 2001), no encontramos diferencias significativas en la amplitud media de la señal electromiográfica 24 a 48 horas tras la realización de un ejercicio excéntrico de "sentadillas" hasta la extenuación. Sólo la actividad electromiográfica integrada máxima presentó un aumento significativo 1 hora después de la realización del ejercicio excéntrico al realizar una contracción isométrica, volviendo a niveles normales a los dos días. En concordancia con nuestros resultados, Hamlin y Quigley (2001) observaron también un incremento de la amplitud de la señal electromiográfica durante la contracción muscular isométrica máxima mantenida durante 30 segundos, cuando ésta se efectuó al terminar 20 minutos de ejercicios de stepping.

En resumen, las contracciones musculares excéntricas son percibidas como más fáciles, requieren menos gasto energético y comportan una menor activación electromiográfica que las contracciones concéntricas efectuadas a la misma intensidad absoluta o relativa. No obstante, cuando las contracciones musculares excéntricas se van repitiendo se observa, en general, un aumento de la actividad electromiográfica al mismo nivel de fuerza y un incremento de la frecuencia media del espectro electromiográfico. Ambos cambios son compatibles con fatiga y refractariedad en la respuesta de algunas fibras musculares a la estimulación. Inmediatamente después de efectuar numerosas contracciones musculares excéntricas la

fuerza isométrica máxima está disminuida y, en consecuencia, el ejercicio es percibido como más dificultoso. En concordancia con lo anterior Carson y otros (2002) han demostrado que tras la realización de contracciones musculares excéntricas que causen pérdida de fuerza aumentan tanto el grado de activación motora cortical como el grado de activación muscular.

### Otras variables utilizadas

La resonancia magnética nuclear o la tomografía computerizada (Howell y otros, 1993; Rodenbourg y otros, 1994; Nosaka y Clarkson, 1996a) y la ecografía (Nosaka y Clarkson, 1996a), han sido utilizadas en los estudios sobre los efectos del ejercicio excéntrico.

De la misma manera, diferentes investigaciones han estudiado el comportamiento del  $P^{31}$  (fósforo inorgánico) que se mide mediante resonancia magnética nuclear, la acumulación de  $P^{31}$  se asocia a un mayor daño muscular. Aldridge y otros (1986) no encuentran mayores cantidades de fósforo justo después de la realización de ejercicio excéntrico en el antebrazo, sin embargo, el mismo exámen realizado al día siguiente, cuando aparece el dolor muscular, si evidencia un aumento relevante del fosfato inorgánico. Recientemente (Lund y otros, 1998) han encontrado resultados similares en un experimento realizado en el músculo cuádriceps.

Otro de los marcadores utilizados en el estudio del daño muscular producido por ejercicio excéntrico es el Zinc. Nosaka y Clarkson (1992b), realizaron un estudio para determinar el incremento del nivel plasmático de Zinc tras la realización de un ejercicio causante de daño muscular. Aunque el protocolo del ejercicio fue mixto (concéntrico/excéntrico) no observaron grandes variaciones en los marcadores habituales de daño (FIM, rango de flexión y extensión, dolor muscular, CK) tras las contracciones excéntricas. Sin embargo, los niveles de Zinc no variaron tras la realización de cualquiera de los ejercicios, lo que sugiere que el ejercicio productor de “agujetas” no determina un incremento en los niveles del Zinc plasmático.

### Conclusiones

La importancia que el estudio de las contracciones musculares excéntricas tiene en los últimos años para los investigadores y profesionales del deporte, ha deparado la investigación de gran cantidad de marcadores para el análisis de los efectos que este tipo de contracciones tiene sobre la musculatura. En este artículo, hemos tratado de abordar aquellas más relevantes. La generación de fuerzas, tanto estática como dinámica, el rango de movimiento articular, el análisis histológico y de los niveles de proteínas sanguíneas procedentes de la musculatura ejercitada, el nivel de dolor y la actividad electromiográfica son las variables que han concitado mayor interés en la comunidad científica. Estos estudios han permitido demostrar irrefutablemente que el ejercicio excéntrico inusual se asocia a alteraciones en la estructura muscular que puede repercutir negativamente sobre el rendimiento deportivo, independientemente de que causen más o menos dolor muscular tardío. Queda por esclarecer cuáles son el mecanismo último responsable del dolor muscular y hasta qué punto los cambios provocados por el ejercicio excéntrico pueden desencadenar adaptaciones beneficiosas a medio-largo plazo.

Para concluir, a modo de aplicación práctica, destacar dos cuestiones importantes: las contracciones musculares excéntricas son útiles para desarrollar fuerza excéntrica muy necesaria en muchos deportes (frenar caídas, saltar, etc) ya que permiten reclutar selectivamente a unidades motoras rápidas (Verkhoshansky, 1986; Enoka, 1996). Además, pueden ser útiles en el tratamiento y prevención de lesiones como la tendinitis y la tendinosis aquilea (Alfredson y otros, 1998, 1999, 2000). Son necesarias nuevas investigaciones para poder desarrollar programas de entrenamiento que permitan obtener los beneficios que potencialmente puede proporcionar la realización de ejercicios excéntricos, pero evitando los perjuicios que pueden asociarse al ejercicio excéntrico exagerado o mal programado.

### Bibliografía

- Aldridge, R.; Cady, E. B.; Jones, D. A. y Obleter, G. (1986). Muscle pain after exercise is linked with an inorganic phosphate increase as shown by  $^{31}P$  NMR. *Biosci Rep* (6), 663-667
- Alfredson, H.; Pietila, T.; Jonsson, P. y Lorentzon, R. (1998). Heavy-load eccentric calf muscle training for the treatment of chronic Achilles tendinosis. *Am J Sports Med* (26), 360-366.
- Alfredson, H.; Nordstrom, P.; Pietila, T. y Lorentzon, R. (1999). Bone mass in the calcaneus heavy loaded eccentric calf-muscle training in recreational athletes with chronic achilles tendinosis. *Calcif Tissue Int* (64), 450-455.
- Alfredson, H. y Lorentzon, R. (2000). Chronic Achilles tendinosis: recommendations for treatment and prevention. *Sports Med* (29), 135-146.
- Armstrong, R. B.; Ogilvie, R. W. y Schwane, J. A. (1983). Eccentric exercise-induced injury to rat skeletal muscle. *J Appl Physiol* (54), pp. 80-93.
- Armstrong, R. B. (1990). Initial events in exercise-induced muscular injury. *Med Sci Sports Exerc* (22), 429-435.
- Asmussen, E. y Bonde-Petersen, F. (1974). Reduced stretch-reflex sensitivity after exhausting stretch-shortening cycle exercise. *Acta Physiol Scand* (91), 385-392.
- Asp, S. y Richter, E. A. (1996). Decreased insulin action on muscle glucose transport after eccentric contractions in rats. *J Appl Physiol* (81), 1924-1928.
- Avela, J. y Komi, P. V. (1998a). Reduced stretch reflex sensitivity and muscle stiffness after long-lasting stretch-shortening cycle exercise in humans. *Eur J Appl Physiol* (78), 403-410.
- (1998b). Interaction between muscle stiffness and stretch reflex sensitivity after long-term stretch-shortening cycle exercise. *Muscle Nerve* (21), 1224-1227.
- Avela, J.; Kyrolainen, H.; Komi, P. V. y Rama, D. (1999a). Reduced reflex sensitivity persists several days after long-lasting stretch-shortening cycle exercise. *J Appl Physiol* (86), 1292-1300.
- Avela, J.; Kyrolainen, H. y Komi, P. V. (1999b). Altered reflex sensitivity after repeated and prolonged passive muscle stretching. *J Appl Physiol* (86), 1283-1291.
- Balnavé, C. D. y Allen, D. G. (1995). Intracellular calcium and force in single mouse fibres following repeated contractions with stretch. *J Physiol* (488), 25-36.
- Bobbert, M. F.; Gerritsen, K. G.; Litjens, M. C. y Van Soest, A. J. (1996). Why is countermovement jump height greater than squat jump height?. *Med Sci Sports Exerc* (28), 1402-1412.

- Brown, S.; Day, S. y Donnelly, A. (1999). Indirect evidence of human skeletal muscle damage and collagen breakdown after eccentric muscle actions, *J Sports Sci* (17), 397-402.
- Bulbulian, R. y Bowles, D. K. (1992). Effect of downhill running on motoneuron pool excitability, *J Appl Physiol* (73), 968-973.
- Calbet, J. A. L.; Jimenez Ramírez, J. y Arteaga Ortiz, R. (1999). Factores estructurales determinantes de la fuerza muscular: métodos de estudio. En A. Ferro (ed.), *Biomecánica de la fuerza muscular y su valoración. Análisis científico de la marcha, natación, gimnasia rítmica, badminton y ejercicios de musculación*, Madrid: Consejo Superior de Deportes, 27-55.
- Carson, R. G.; Riek, S. y Shahbazzpour, N. (2002). Central and peripheral mediation of human force sensation following eccentric or concentric contractions, *J Physiol* (539), 913-925.
- Carreño Clemente, J. A. (2001). Efectos de las contracciones musculares excéntricas sobre el comportamiento mecánico del músculo esquelético en seres humanos, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, tesis doctoral, FCAFD, Biblioteca, Campus Universitario de Tafira s/n.
- Carreño Clemente, J. A.; Cortadellas, J.; Arteaga, R. y Calbet, J. A. L. (2001). Force generation and neuromuscular activation during vertical jumps performed under different load conditions after eccentric exercise. 6<sup>th</sup> Annual Congress of the European College of Sports Science. En: *Book of Abstracts*, editado por: Mester J, King G, Strüder H, Tzolakidis E, Osterburg A, Sport und Bunch Strauss GmbH, Colonia, 891.
- Clarkson, P. M.; Apple, F. S.; Byrnes, W. C.; McCormick, K. M. y Triffletti, P. (1986). Creatin kinase isoforms following isometric exercise, *Muscle and Nerve*, 10, 41-44.
- Clarkson, P. M.; Byrnes, W. C.; McCormick, K. M.; Turcotte, L. P. y White, J. S. (1986). Muscle soreness and serum creatine kinase activity following isometric, eccentric and concentric exercise, *Int J Sports Med* (7), 152-155.
- Clarkson, P. M. y Ebbeling, C. (1988). Investigation of serum creatine kinase variability after muscle-damaging exercise, *Clin Sci* (75), 257-261.
- Day, S. H.; Donnelly, A. E.; Brown, S. J. y Child, R. B. (1998). Electromyogram activity and mean power frequency in exercise-damaged human muscle, *Muscle Nerve* (21), 961-963.
- De Lucca, C. J. (1997). The use of surface electromyography in Biomechanics, *J Appl Biomech* (13), 135-163.
- Edman, K. A. P.; Elcinga, G. y Noble, M. I. M. (1978). Enhancement of mechanical performance by stretch during tetanic contractions of vertebrate skeletal muscle fibres. *J Physiol* (281), 139-155.
- Enoka, R. M. (1996). Eccentric contractions require unique activation strategies by the nervous system. *J Appl Physiol* (81), 2339-2346.
- Faulkner, J. A.; Brooks, S. V. y Opitck, J. A. (1993). Injury to skeletal muscle fibers during contractions: conditions of occurrence and prevention. *Physiology Therapy* (73), 911-921.
- Ferragut Fiol, C.; Cortadellas Izquierdo, J.; Navarro del Tuero, J.; Arteaga Ortiz, R. y Calbet, J. A. L. (2001). Masa muscular y fuerza isométrica máxima en jugadores de voleibol de élite. *Archivos de Medicina del Deporte* (en prensa).
- Fielding, R. A.; Manfredi, T. J. y Ding, W. J. (1993). Acute phase response in exercise: 3 neutrophil and IL-1-beta accumulation in skeletal muscle. *Am J Physiol* (265), 166-172.
- Fitts, R. H. (1994). Cellular mechanisms of fatigue. *Physiol Rev* (74), 49-94.
- Friden, J.; Sjoström, M. y Ekblom, B. (1983). Myofibrillar damage following intense eccentric exercise in man, *Int J Sports Med* (4), 170-176.
- Friden, J.; Sjoström, M. y Ekblom, B. (1983). Adaptive response in human skeletal muscle subjected to prolonged eccentric training. *Int J Sports Med* (4), 177-183.
- Friden, J. y Lieber, R. L. (1996). Ultrastructural evidence for loss of calcium homeostasis in exercised skeletal muscle, *Acta Physiol Scand* (158), 381-382.
- Gollhofer, A. y Kyrolainen, H. (1991). Neuromuscular control of the human leg extensor muscles in jump exercises under various stretch-load conditions, *Int J Sports Med* (12), 34-40.
- Hamlin, M. J. y Quigley, B. M. (2001). Quadriceps concentric and eccentric exercise 1: changes in contractile and electrical activity following eccentric and concentric exercise, *J Sci Med Sport* (4), 88-103.
- Hikida, R. S.; Staron, R. S. y Hagerman, F. C. (1991). Serum creatine kinase activity and its changes after a muscle biopsy. *Cin Physiol* (11), 51-59.
- Horita, T.; Komi, P. V.; Nicol, C. y Kyrolainen, H. (1999). Effect of exhausting stretch-shortening cycle exercise on the time course of mechanical behaviour in the drop jump: possible role of muscle damage, *Eur J Appl Physiol* (79), 160-167.
- Hortobagyi, T.; Houmard, J.; Fraser, D.; Dudek, R.; Lambert, J. y Tracy, J. (1998). Normal forces and myofibrillar disruption after repeated eccentric exercise. *J Appl Physiol* (84), 492-498.
- Howell, J. N.; Chleboun, G. y Conatser, R. (1993). Muscle stiffness, strength loss, swelling and soreness following exercise-induced injury in humans. *J Physiol* (464), 183-196.
- Ingalls, C. P.; Warren, G. L.; Williams, J. H.; Ward, C. W. y Armstrong, R. B. (1998). E-C coupling failure in mouse EDL muscle after in vivo eccentric contractions. *J Appl Physiol* (85), 58-67.
- Jakeman, P. y Maxwell, S. (1993). Effect of antioxidant vitamin supplementation on muscle function after eccentric exercise. *Eur J Appl Physiol* (67), 426-430.
- Katz, B. (1939). The relationship between force and speed in muscular contraction. *J Physiol* (96), 45-64.
- Kauranen, K.; Siira, P. y Vanharanta, H. (2001). Delayed-onset muscle soreness and motor performance of the upper extremity. *Eur J Appl Physiol* (84), 302-309.
- Kayashima, S.; Ohno, H.; Fujioka, T.; Taniguchi, N. y Nagata, N. (1995). Leucocytosis as a marker of organ damage induced by chronic strenuous physical exercise, *Eur J Appl Physiol* (70), 413-420.
- Kendall, B. y Eston, R. (2002). Exercise-induced muscle damage and the potential protective role of estrogen. *Sports Med* (32), 103-123.
- Komi, P. V. y Bosco, C. (1978). Utilization of stored elastic energy in leg extensor muscles by men and women. *Med Sci Sports* (10), 261-265.
- Komi, P. V. (2000). Stretch-shortening cycle: a powerful model to study normal and fatigued muscle, *J Biomech* (33), 1197-1206.
- Kroon, G. W. y Naeije, M. (1991). Recovery of the human biceps electromyogram after heavy eccentric, concentric or isometric exercise. *Eur J Appl Physiol* (63), 444-448.
- Leger, A. B. y Milner, T. E. (2001). Motor impairment in the human hand following eccentric exercise. *Eur J Appl Physiol* (84), 213-220.
- Lepers, R.; Pousson, M. L.; Maffiuletti, N. A.; Martin, A. y Van Hoecke, J. (2000). The effects of a prolonged running exercise on strength characteristics. *Int J Sports Med* (21), 275-280.
- Lieber, R. L.; Woodburn, T. M. y Friden, J. (1991). Muscle damage induced by eccentric contractions of 25 % strain. *J Appl Physiol* (70), 2498-2507.
- Lieber, R. L. y Friden, J. (1993). Muscle damage is not a function of muscle force but active muscle strain. *J Appl Physiol* (74), 520-526.
- Linnamo, V.; Bottas, R. y Komi, P. V. (2000). Force and EMG power spectrum during and after eccentric and concentric fatigue. *J Electromyogr Kinesiol* (10), 293-300.
- Linnamo, V.; Strojnik, V. y Komi, P. V. (2002). EMG power spectrum and features of the superimposed M-wave during voluntary eccentric



- and concentric actions at different activation levels. *Eur J Appl Physiol* (86), 534-540.
- López Calbet, J. A.; Arteaga Ortiz, R.; Dorado García, C. y Chavarren Cabrero, J. (1995a). Comportamiento mecánico del músculo durante el ciclo estiramiento acortamiento. I Aspectos biomecánicos. *Archivos de Medicina del Deporte* (12), 133-142.
- (1995b). Comportamiento mecánico del músculo durante el ciclo estiramiento acortamiento. II Factores neuromusculares. *Archivos de Medicina del Deporte* (12), 219-223.
- López Calbet, J. A. (1998). Entrenamiento pliométrico y mejora de la capacidad de salto. *Archivos de Medicina del Deporte* (15), 81-82.
- Lund, H.; Vestergaard-Poulsen, P.; Kanstrup, I. L. y Sejrsen, P. (1998). "Isokinetic eccentric exercise as a model to induce and reproduce pathophysiological alterations related to delayed onset muscle soreness", *Scand J Med Sci Sports* (8), 208-215.
- Macpherson, P. C.; Schork, M. A. y Faulkner, J. A. (1996). Contraction-induced injury to single fiber segments from fast and slow muscles of rats by single stretches. *Am J Physiol* (271), 1438-1446.
- McHugh, M. P.; Connolly, D. A.; Eston, R. G. y Gleim, G. W. (2000). Electromyographic analysis of exercise resulting in symptoms of muscle damage. *J Sports Sci* (18), 163-172.
- McHugh, M. P.; Tyler, T. F.; Greenberg, S. C. y Gleim, G. W. (2002). Differences in activation patterns between eccentric and concentric quadriceps contractions. *J Sports Sci* (20), 83-91.
- McCully, K. K. y Faulkner, J. A. (1986). Characteristics of lengthening contractions associated with injury to skeletal muscle fibres, *J Appl Physiol* (61), 293-299.
- Merskey, H. (1983). Pain terms: a current list with definitions and notes of usage. *Pain* (3), 216-221.
- Miles, M. P.; Ives, J. C. y Vincent, K. R. (1997). Neuromuscular control following maximal eccentric exercise. *Eur J Appl Physiol* (76), 368-374.
- Morgan, D. L.; Claffin, D. R. y Julian, F. J. (1996). The effects of repeated active stretches on tension generation and myoplasmic calcium in frog single fibres, *J Physiol* (497), 665-674.
- Morgan, D. L. y Allen, D. G. (1999). Early events in stretch-induced muscle damage. *J Appl Physiol* (87), 2007-2015.
- Moritani, T.; Oddson, L. y Thorstensson, A. (1990). Electromyographic evidence of selective fatigue during the eccentric phase of stretch/shortening cycles in man. *Eur J Appl Physiol* (60), 425-429.
- Newham, D. J.; Jones, D. A. y Clarkson, P. M. (1987). Repeated high-force eccentric exercise: Effects of muscle pain and damage. *J Appl Physiol* (63), 1381-1386.
- Nicol, C.; Komi, P. V.; Horita, T.; Kyröläinen, H. y Takala, T. E. S. (1996). Reduced stretch-reflex sensitivity after exhaustive stretch-shortening cycle (SSC) exercise. *Eur J Appl Physiol* (72), 401-409.
- Nosaka, K. y Clarkson, P. M. (1992a). Relationship between post-exercise plasma CK elevation and muscle mass involved in the exercise. *Int J Sports Med* (13), 471-475.
- (1992b). Changes in plasma zinc following high force eccentric exercise, *Int J Sports Nutr* (2), 175-184.
- (1994). Effect of eccentric exercise on plasma enzyme activities previously elevated by eccentric exercise. *Eur J Appl Physiol* (69), 492-497.
- (1995). Muscle damage following repeated bouts of high force eccentric exercise, *Med Sci Sport Exerc* (27), 1263-1269.
- (1996). Changes in indicators of inflammation after eccentric exercise of the elbow flexors, *Med Sci Sports Exerc* (28), 953-961.
- Nosaka, K. y Clarkson, P. M. (1996). Variability in serum creatine kinase response after eccentric exercise of the elbow flexors. *Int J Sports Med* (17), 120-127.
- Pincivero, D. M.; Green, R. C.; Mark, J. D. y Campy, R. M. (2000). Gender and muscle differences in EMG amplitude and median frequency, and variability during maximal voluntary contractions of the quadriceps femoris. *J Electromyogr Kinesiol* (10), 189-196.
- Proske, U. y Morgan, D. L. (2001). Muscle damage from eccentric exercise: mechanism, mechanical signs, adaptation and clinical applications. *J Physiol* (537), 333-345.
- Rodenburg, J. B.; Bär, P. R. y Deboer, R. W. (1993). Relations between muscle soreness and biochemical and functional outcomes of eccentric exercise. *J Appl Physiol* (27), 363-370.
- Rodenburg, J. B.; Deboer, R. W. y Schiereck, P. (1994). Changes in phosphorus compounds and water content in skeletal muscle due to eccentric exercise. *Eur J Appl Physiol* (68), 205-213.
- Sale, D. G. (1987). Influence of exercise and training on motor unit activation. *Excerc Sport Sci Rev* (15), 95-151.
- Saxton, J. M.; Clarkson, P. M. y James, R. (1995). Neuromuscular dysfunction following eccentric exercise. *Med Sci Sport Exerc* (27), 1185-1193.
- Saxton, J. M. y Donnelly, A. E. (1995). Light concentric exercise during recovery from exercise-induced muscle damage. *Int J Sports Med* (16), 347-351.
- Sayers, S. P. y Clarkson, P. M. (2001). Force recovery after eccentric exercise in males and females. *Eur J Appl Physiol* (84), 180-186.
- Sbriccoli, P.; Felici, F.; Rosponi, A.; Aliotta, A.; Castellano, V.; Mazza, C.; Bernardi, M. y Marchetti, M. (2001). Exercise induced muscle damage and recovery assessed by means of linear and non-linear sEMG analysis and ultrasonography. *J Electromyogr Kinesiol* (11), 73-83.
- Sorichter, S.; Mair, J.; Koller, A.; Gebert, W.; Rama, D.; Calzolari, C.; Artner-Dworzak, E. y Puschendorf, B. (1997). Skeletal troponin I as a marker of exercise-induced muscle damage, *J Appl Physiol* (83), 1076-1082.
- Takala, T.; Vuori, J.; Rahkila, P.; Hakala, E.; Karpakka, J.; Alen, M.; Orava, Y. y Väänänen, H. (1989). Carbonic anhydrase III and collagen markers in serum following cross-country skiing. *Med Sci Sports Exerc* (21), 593-597.
- Talbot, J. A. y Morgan, D. L. (1998). The effects of stretch parameters on eccentric exercise induced damage to toad skeletal muscle. *J Muscle Res Cell Motil* (19), 237-245.
- Tesch, P. A.; Dudley, G. A. y Duvoisin, M. R. (1990). Force y EMG signal patterns during repeated bouts of concentric or eccentric muscle actions. *Acta Physiol Scand* (138), 263-271.
- Trimble, M. H.; Kukulka, C. G. y Thomas, R. S. (2000). Reflex facilitation during the stretch-shortening cycle. *J Electromyogr Kinesiol* (10), 179-187.
- Van Ingen Schenau, G. J.; Bobbert, M. F. y de Haan, A. (1997). Does elastic energy enhance work and efficiency in the stretch-shortening cycle? *J Appl Biomech* (13), 387-388.
- Verkhoshansky, Y. (1986). Fundamentals of special strength training in sports. *Sportivny Press. Livonia, Michigan*.
- Warren, G. L.; Lowe, D. A.; Hayes, D. A.; Karwoski, C. J.; Prior, B. M. y Armstrong, R. B. (1993a). Excitation failure in eccentric contraction-induced injury of mouse soleus muscle. *J Physiol* (468), 487-499.
- Warren, G. L.; Hayes, D. A.; Lowe, D. A. y Armstrong, R. B. (1993b). Mechanical factors in the initiation of eccentric contraction-induced injury in rat soleus muscle. *J Physiol* (464), 457-475.
- Wood, S. A.; Morgan, D. L. y Proske, U. (1993). Effects of repeated eccentric contractions on structure and mechanical properties of toad sartorius muscle. *Am J Physiol* (265), 792-800.