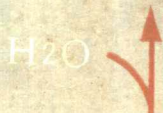


0908

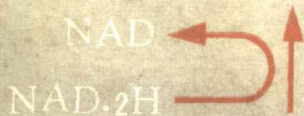
琥珀酸



延胡索酸



苹果酸



乙酰乙酸



CO_2

丙酮酸

运动生物化学

人民体育出版社

运动生物化学

[苏] 恩·恩·雅科夫列夫著

杨奎生、刘铁林 译

王镜岩 校

原 文 书 说 明

书 名: Биохимия Спорта

作 者: Н.Н.Яковлев

出 版 者: Издательство Физкультура и Спорта

出版时间: 1974年

运 动 生 物 化 学

恩·恩·雅科甫列夫 著

杨奎生 刘铁林译 王镜岩校

★

人民体育出版社出版

冶金印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

787×1092毫米1/32 150千 印张 8 20/32

1982年4月第1版 1982年4月第1次印刷

印数: 1—5,000册

统一书号: 7015·2011 定价: 1.05 元

责任编辑: 骆勤方 封面设计: 鲍岳廷

绪 言(节译)

生物化学在运动实践中的渗透越来越深刻了。当前，训练方法的改进，运动能力的提高，运动员作息制度的制订，促进运动员恢复的手段以及运动员的合理营养等方面都不能设想排除运动生化方面的研究。同时，在评定运动员的训练水平以及运动员选材方面不进行身体负荷时的生化检查也是不妥当的。

本书是用现代机能生化的最新知识来武装广大体育科研人员的头脑。在阐述肌肉和肌肉活动生化基础的同时，作者就人体中的生化变化规律及其在具体运动训练中的表现发表了很多看法。同时，还指出如何将作为生理基础的生物化学规律用于解决体育运动的实际问题。

目 录

第一章	生物化学的研究方法, 运动生物化学的任务	1
第二章	肌肉活动的组织结构和化学基础	7
第三章	肌肉收缩和舒张的生物物理和化学机制	17
第四章	活动的肌肉ATP再合成途径以及肌肉活动的能源	27
第五章	血液、内脏和大脑在肌肉活动时的生化变化	44
第六章	肌肉活动时代谢的自动调节	57
第七章	肌肉活动时代谢的神经和内分泌调节	65
第八章	运动时代谢的皮层调节	76
第九章	疲劳的生物化学	88
第十章	肌肉活动后休息期的复原生化过程	99
第十一章	在训练影响下肌肉中的生化变化	112
第十二章	在训练影响下血液和内脏器官的生化变化	119
第十三章	肌肉活动的生化适应性变化的特异性	124
第十四章	速度、力量和耐力的生化基础及其在训练过程中的发展	141
第十五章	在机体内适应性生化变化的某些途径和提高训练效果的某些途径	146
第十六章	准备活动和训练课的生化评定	152
第十七章	受过训练的机体在完成极限负荷或极限负荷时的生化变化	162

第十八章	受过训练的机体肌肉活动时物质代谢调节的特点·····	173
第十九章	解除训练和过度训练体内的生化变化···	187
第二十章	不同运动项目训练时身体的生化变化···	194
第二十一章	运动员对体力负荷反应的生化评定方法·····	222
参考文献	·····	243

第一章 生物化学的研究方法， 运动生物化学的任务

生物化学是研究机体新陈代谢及其调节过程的，也就是研究其化学的转化过程，机体的全部生理机能以及对生活条件变化的适应都是以此为基础的。

物质代谢是一个整体的、复杂的综合系统，如果其中失去了某一个因素，则整个系统也就不能进行正常的活动。其中每一个因素要在整个系统的控制之下，而代谢的单个反应都包含在有严格秩序的代谢循环之中。在代谢循环中的这些单个反应彼此之间的关系是非常密切的。这些关系是由代谢过程的结构性所决定的。代谢过程的结构性是由超分子的亚细胞结构所决定的，也就是说是由严格确定了空间分布关系的酶和辅酶所形成的多酶体系所决定的。多酶体系分布在构成生活细胞物质50%到80%的脂—蛋白膜上。代谢环的自动调节是靠酶分子本身的结构和酶载体的变化，同时也靠单个反应物和生成物浓度的变化来进行的。细胞里的亚细胞群以其结构和分布性组合成为新的整体等等。进入复杂统一体新成份的部分失去某些原有特点而获得了更为优越的特点，新成份的特点在一定程度上被融合于整体之中了。此时，整体所得到的新特点与那些新成份所失去的特点是截然不同的，这是由新成分加入整体时发生的联系所确定的。因而，在机体内我们看到的是一个复杂、连续的分级整体。这个整体概括为：从分子—→超分子结构—→细胞器—→细胞—→组织器官—→机能系统，最后，到完整的有机体。

对代谢的调节与整合问题曾有过许多的研究，虽然积累了大量的资料，但对整合作用的生化机制还不是很清楚的（26, 88, 123, 160, 216, 358, 740），之所以如此，是因为对生物客体进行化学的研究是相当困难的。

В. А. Энгельгардт(359—参考文献序号,下同)认为:研究机体代谢的规律有两条途径,即反应性和整体性。前一条是把整体分成若干简单的部分来研究它们的性质(单个的分解代谢、代谢循环、亚细胞结构的化学机制和机能的研究等,以上均可在体外进行研究)。后一条是对生物组织规律性的研究,即了解整合作用的本质、规律、动力学等。如果说前一条途径是由复杂到简单的过程,那么后一条途径是从简单到复杂的过程。这两方面似乎是对立的,然而它们却是辩证的统一。认识机体中代谢整合作用的高级程度是唯一正确的道路。

进行动物实验和对运动员进行观察必须保持一定的条件,忽视这一点就会导致错误的结论。动物实验应尽可能地接近正常的生理活动。而对运动员进行观察则应最大限度地接近运动实际情况,例如,做动物实验时取随意运动(车轮跑、车轮跳、跑台跑、游泳)就比电刺激运动神经,尤其比直接刺激肌肉更符合实际要求。在运动员身上作实验观察时,虽然为了分析的目的而采用一些实验室的标准负荷,但更应重视运动器械上或运动场馆里的身体练习。

在进行气体代谢或血、尿生化测定的研究时,还是很容易作到保持正常生理条件的,在动物身上采血可以用耳缘静脉(狗、猫、家兔)或尾静脉(大白鼠)。必须在不同血管进行连续性采血时,可采用 London E.S 提出的血管插管术(800)(用金属或塑料管固定在某一血管上)。对于某一块组织的研究是比较复杂的,分离组织往往要切断它同中

枢神经系统、血液循环的联系。对于取样来说，窒息就成了一种不寻常的条件，往往在近乎死亡的条件下进行，这就不能不影响到生化过程，往往完全歪曲了活体染色。在研究不同的基质时，必须迅速地将组织固定（采用液氮或液氧的冷冻方法），从而阻断酶的作用，可以得到组织处于取样时生化状态的“瞬时造影”。使用小动物（小鼠、大白鼠）最好是整体固定，整个投入液氮中（在几秒钟内完全冻透）。进行大动物组织的研究，可借助于采样针采用微量活检的方法或采用 London E.S. 提出来的器官造口法（органостомия）在某器官上长期固定一个大套管（801），该法的优点是在没有复杂手术或麻醉的情况下得到一块组织，其不足之处是重复取样时往往会损伤器官。综合上面这些情况（如果是研究不稳定的基质），组织的取样应当首先在液态气体中迅速地进行固定。用断头、打空气、放血以及往心脏中打氯仿来杀死动物，特别是在研究不稳定的基质时（如三磷酸腺苷、磷酸肌酸、乳酸等）是决不允许的，因为上述作法会造成剧烈的生化变化，完全可能得到一种歪曲了的活体状态。一种例外的情况就是使用啮齿类小动物时（小鼠、大鼠），可以将快速断头和迅速将后肢浸入液氮结合起来。

深麻可以应用，但时间不宜过长，因为它可以破坏生理机能和代谢的神经调节。麻醉时间过短也不好，因为在麻醉初期会出现兴奋的后作用。麻醉剂的选择很有关系，用于生化的研究采用巴比妥盐（阿米妥、环乙烯巴比妥）比脂肪族的麻醉剂要好，因为前一种对代谢的破坏要小得多。酶活性的测定不能采用固定的方法，因为冷冻可以破坏酶体系，酶活性的测定可以用示踪原子的方法或在试管中直接测定都是可以的。采用直接测定方法时，杀死动物、取样和实验标本

的准备工作，必须在 0°C — 4°C 的低温条件下进行，通过切片、组织糜、匀浆、提取液或某种亚细胞结构的悬浮液（线粒体、核、细胞质网等）来进行研究。当研究酶活性时，还要考虑到酶作用的适宜条件（适宜的PH、基质和辅助因素的适宜浓度），需要说明的是，我们所得到的并不是在取样瞬间机体中真正的酶活性，而是酶系统的一种潜能，这种潜能首先取决于酶蛋白含量。在完整的机体中，不同生理条件下的这种潜能，不一定完全表现出来。为了最大限度接近机体的真实情况，就必须遵循一系列的条件，尤其是短的潜伏期（使所研究的反应速度来不及达到最大），在相当程度上改变了取样瞬间体内所处的条件（基质和辅助因素浓度的变化等），把组织切片、组织糜所研究的材料同离体标本工作时所得的材料进行对比。

示踪原子的方法是研究酶活性的重要方法，特别是当某基质浓度不改变，合成与分解酶的活性变化相同的时候，应用放射性同位素标记可以揭示基质代谢的变化。

用人作观察对象时，可以分析呼出气、血、尿和汗液。有一些科研工作者还对唾液进行了分析（8, 109, 677）。一些国外的，特别是瑞典的生化学家用特殊的采样针结合超微量活检的方法，直接取样进行了广泛的研究（688, 703, 705, 737, 502, 704）。

气体代谢可以用不同的方法进行研究。但是在安静时、紧张工作时时和恢复期（直到消除氧债为止）取样都要恒定。运动现场条件下的血样分析，最好用耳血和手指血，前一种较好。因为对于运动员来说，凡是和手指关系较大的项目，手指取血是不大方便的（如篮球、排球、划船和体操等）。另外，取耳血比取手指血，能取更多的血量（可以取到 2ml ），

尤其在用活血糊膏（Фснальгов 为运动医学常用的一种糊剂）预先使耳垂发热时更容易作到。用这种糊剂在30分钟之内只扎一次耳朵就可以连续取血，两次取血的间隔期可用硬膏加以封闭，时间过长时，需要加温或重新穿刺。

在实验室里进行某种特殊的研究时，最好取静脉或动脉血。西欧的生化学家取动脉血时是用Курнар式套管，同时用一根长长的导液管插入尺、股静脉取静脉血（750）。在运动后或定量负荷后（特别是时间短接近极限强度的项目）血液中的化学变化不是在运动后即刻，而是要经过1—3分钟才能达到最大（575，744，835）。我们的实验材料证明：100米跑后血乳酸浓度最大值是2分钟以后，这是因为代谢产物从肌肉到血液必须有一个弥散和运送的时间，这和代谢过程激素调节的惰性也有一定关系（754，755），所以在负荷后取血不能在运动停止后立即进行，而应经过2~3分钟。

尿液的研究。为了对某物质排泄量进行完整的检查，最好搜集一昼夜的尿，但是，由于工作时和工作后某种代谢产物大量排出，会因随后的停滞而冲淡。所以在搜集一昼夜的尿时，最好分成几份，特别应把训练时和休息期的尿分开。例如，训练前2小时，训练中2小时，休息期第一个2小时，第二个2小时以及随后的16小时。这种集尿方法使我们能得到训练对所检查的排泄物质影响的材料，得到一昼夜该排泄物变动的材料和排泄总量的材料。短时间的身体负荷搜集尿样会更困难些。按平时每小时排尿量60—100毫升计，在剧烈的活动时由于尿浓缩，尿量可减少一半左右。因此，要在30分钟以后集尿，时间过短尿量将会过少，意义就不大了。此外，工作时的尿还会和膀胱里的陈尿相混合。工作时的尿在一小时之后再取最为合理（如果负荷时间长取尿时间还可

以延长),但是在这种情况下应当考虑到所搜集的尿样包括有工作时排出的和工作后休息初期排出所稀释了的尿。工作时间越短稀释程度也就越大,这些情况在整理分析材料时都应当考虑到。

研究某些元素的平衡时(氮、磷等),除了分析一昼夜的尿之外,还要分析一昼夜的粪便。实验期前后共持续3~5天,在这期间给受试者可口的洋红或黑莓果吃,这样,在所得的材料中可以区分出是实验期、实验前还是实验后的粪便。把一昼夜的粪便在烤箱中烤干,研成粉末,混匀,这时才可作为分析的粪便样。收集汗可以用棉织衬衣或毛巾,把衬衣或毛巾预先用苏打水浸泡、漂洗后再用蒸馏水清洗、晒干。把吸过汗的衬衣重新放在蒸馏水中浸泡,将所得浸渍物放入真空泵中干燥后,用于分析测定。

唾液的研究是由于唾液和血液相比它的缓冲作用较小,由此可测定它的PH(109,677)变化。唾液反应的改变更容易反映机体酸—碱平衡的紊乱。

有人认为,唾液 K^+ 、 Na^+ 含量的改变(尿也如此)可作为肾上腺皮质机能状态的信号(17, 74, 123, 814)。而唾液淀粉酶活性的改变可视为身体对负荷的反应(130)。不否认肌肉活动对消化腺分泌的影响,以及盐皮质激素对于唾液离子分泌的调节作用。但应指出,类似这种研究都是混有其他许多因素,因而是靠不住的。测定唾液PH变动前提的根据是不足的,如果唾液的PH变动比较剧烈是由于它的缓冲性比血液缓冲性小的缘故,它就不能正确地反映血PH的变化。当唾液PH发生变化时而在血液中很可能PH并不变化。另外,测定是在混合唾液中进行。大家知道,不同唾液腺分泌的成份是有区别的,只有从一定的腺体中,并且在规定

的时间间隔里收集唾液，实验才可能作到严格精确。由于这些原因，国外的生物化学家已经不再研究唾液了。

目前采用微量活检的方法对肌肉进行的研究是富有成效的，但这种方法有着很大的缺点：有相当的损伤性。由于取样很少就需要采用现代化超微量分析方法，作到这一点是很不容易的。就我们自己的工作而言，是反对在人身上采用这种方法的，而主张把动物实验中所揭露的规律性，采用很小损伤的方法的，在运动员身上作进一步的检验对比。也只有把动物实验和对运动员所作的观察合理的配合起来才有可能使运动生物化学取得进展。

运动生物化学是一门独立的学科。运动生物化学的知识广泛地为体育理论和运动医学所利用。首先它为运动训练的一般原则提供了生化根据。其次，它在评定运动员对身体负荷的反应方面提供了标准。

运动生物化学最根本和最终的任务是解决运动实践的问题，如提高各个运动项目的训练效果，决定运动负荷的强度和量，运动和休息的关系，工作能力的提高以及加快恢复，所有这些以及运动实践中提出的许多其他问题，没有作为生理基础的生化知识，没有专门的、系统的肌肉活动时生化变化规律的知识是不能解决的。

第二章 肌肉活动的组织 结构和化学基础

骨骼肌的基本结构单位是多核的肌纤维。它的直径依赖于肌肉的机能特点，但不超过0.1毫米。人肌纤维的长度可达

到12厘米。运动神经在肌纤维表面上形成运动终板，通过纤细的末端分枝同肌纤维实现突触联系，一条肌纤维可以具有若干个神经末梢，通过肌肉神经干的大小不仅和肌肉的大小，同时和肌肉的机能之间存在着一定的比例关系。在动力型、静力型、过渡型的肌肉中，一条神经纤维所通过的肌肉重量分别为1.5毫克、7.5毫克和2.5毫克(128)。肌肉活动的类型越多，则支配肌肉的神经纤维数量也就越多(164)。

感觉神经末梢是神经—肌梭以及包裹着肌纤维束的结缔组织上的游离神经末梢。

对于横纹肌来说，除了有躯体、运动、感觉神经支配之外，还有交感神经支配。大多数作者认为，交感神经支配类似于运动神经终板的形式止于肌纤维上(258,528)。

所有的骨骼肌都有着非常充分的血液供应。这不仅是由于存在着广泛分布的动、静脉血管床、毛细血管网，同时还存在着肌内血管吻合枝，越是活动的肌肉，它的血管网也就越稠密(128,164)。

肌纤维被一层弹性膜所覆盖，即肌纤维膜。肌纤维膜的韧性和弹性决定于类胶原纤维，这些类胶原纤维在肌纤维的表面上形成稠密的网，这种稠密网在电子显微镜下面可以看到。肌纤维膜里面，所谓原生质膜（或称浆膜）厚0.01微米左右，由双分子脂肪层，两面附有高分子蛋白层所组成(22, 29)。它不仅仅在细胞和内环境之间起着隔离作用，同时对细胞之间的物质代谢起着调节作用。原生质膜对于物质的通透是有选择性的，它可以使一种物质完全不能通透，对另外一种物质可双方向通透，而使第三种物质仅仅单方向通透。膜对于不同物质不同程度上的通透性依赖于肌纤维的机能状态而发生变化。此外，膜具有双离子层的绝缘性能，在内、

外表面附有电荷，其电位差约有90—100毫伏，即膜的静息电位。静息膜电位的大小又依赖于细胞膜内、外 K^+ 的浓度差：膜内的 K^+ 浓度要比膜外高20—40倍(835)。膜电位的变化是由于 K^+ 从肌纤维内部逸出的结果，这种变化对于肌肉的收缩机能起着重要作用(630)。肌纤膜的下面是肌浆，即包裹着肌原纤维和细胞器这些收缩成份的蛋白质胶体溶液。肌浆有很高的粘滞性，可延缓肌纤维的收缩和舒张。

肌纤维的化学成份如同其他生活细胞一样，都含有大量的蛋白质。按重量百分比计，71—80%是水，17—21%是蛋白质，3—4%是无机盐。

A. J. Danilevsky 1881年把肌肉蛋白质分为三组：1) 用水提取的；2) 用8—12%氯化铵提取的(收缩蛋白)；3) 用酸、碱提取的(肌间质)(586)。后来H. H. Weber (982)提出将肌肉蛋白分为两组：一种是细胞生存条件下可溶解的，一种是在这种条件下不溶解的。现在，普遍分为三组：肌浆蛋白、肌原纤维蛋白和间质蛋白。对于人来说，按肌肉总蛋白量的百分比计，上面三种蛋白分别占肌肉总蛋白的35%、45%和20% (112, 514, 862, 982)。

用电泳技术可将肌浆蛋白分成11种以上的组份，其中有许多不是个别蛋白质，而是所带电荷和分子量都很接近的蛋白组份(727)。这些蛋白质中首先是多种酶蛋白：酵解酶类、肌酸激酶、肌激酶、腺苷酸脱氨基酶和许多其他的酶，总共50种左右(112, 862)。肌红蛋白属于浆蛋白类，其结构类似血红蛋白，在肌肉中储存氧气(38)。肌红蛋白把血氧运载到肌纤维内部，对于保证肌肉内的氧化过程起着重要作用。肌浆中还包括肌清蛋白，是肌肉的一种储备蛋白质。分

布在线粒体膜上的线粒蛋白有着特殊作用，它具有磷酸化作用的需氧化酶的活性（三羧循环酶和转移电子的呼吸链，后者有含铁的色蛋白类细胞色素）。

在肌浆中除了各种水溶性蛋白外，还有糖元团粒和脂肪滴（545）。

因此，肌原纤维的肌浆对于肌肉的收缩活动，创造了许多有利条件，在肌浆中处理同肌肉收缩有关的反应产物（无机磷、ADP），在肌浆中含有磷酸化系统，即细胞质中的无氧磷酸化系统（肌酸激酶、肌激酶、酵解酶）和线粒体中的氧化磷酸化系统。

肌原纤维中的蛋白，同样可以分成若干组份（112, 514）。在这些组份中首要的是肌球蛋白，它是肌原纤维中最基本的收缩蛋白质，其结构由两种转化了的蛋白所组成，即重的H-酶解肌球蛋白和轻的L-酶解肌球蛋白（662, 861）。肌球蛋白具有ATP~酶的活性（361），属于硫解酶组。肌球蛋白的酶活性取决于它所含有的HIS-基，是B.A.Энгельгардт和M.H.Любимова发现的（361, 618）。这些基团以重金属离子作媒介联系起来。氧化受阻或其他钝化因素可以导致ATP-酶活性的降低并减弱肌球蛋白的收缩性（249, 304, 497）。

在肌原纤维中，另一种很重要的蛋白质是肌动蛋白，是由F.B.Straub发现的（953）。目前公认有两种存在形式，即球状的G-肌动蛋白和纤维状的F-肌动蛋白。后者是前者逆转聚合的产物，在肌肉收缩时，纤维状肌动蛋白同肌球蛋白结合，形成新的肌动球蛋白复合体（953）。

在纤维蛋白元中，除了上述这些主要的蛋白质外，还含有原肌球蛋白和各种水溶性蛋白。原肌球蛋白在无脊椎动物

肌肉中，以及在胚胎肌组织中含量特别多。在成年哺乳动物和人的骨骼肌中，原肌球蛋白占肌原纤维蛋白含量的4%，并且主要存在于Z盘区域(112,249,514,712,862)。显然，原肌球蛋白不是一种单个的蛋白质，而是一种蛋白复合体。由于可以转变成一种很粘的凝胶，所以在静力肌紧张中起着很重要的作用。

肌原纤维中的水溶性蛋白质(Белок Цао, Белок Амберсон等)的性质还不是很清楚，然而其中很多种都具有酶活性。

从肌纤维中得到间质蛋白是很困难的。这种蛋白的一个很重要的特点，是具有很高的弹性。还在19世纪А.Я.Данилевский就确定了这种性质。间质蛋白对肌肉紧张来说具有相反的作用，保证着肌肉收缩后恢复到起始的长度。肌纤维中的非蛋白含氮物有高能磷酸化物(ATP, ADP, 还有其他的三磷酸核苷酸、二磷酸核苷酸、磷酸肌酸)、单磷酸核苷酸(首先是AMP)、核苷、肌酸、肌肽、鹅肌肽(甲基肌肽)、肉毒碱、游离氨基酸、氨、谷胱甘肽等(以上可用萃取方法得到)。

非含氮提取物有糖元、己糖一、戊糖一、丙糖磷酸酯、乳酸、丙酮酸及其他三羧循环中间代谢产物(琥珀酸、柠檬酸等)。甘油三酯及其代谢产物：游离脂肪酸、酮体(β -羟基丁酸和乙酰乙酸)、胆甾醇。在肌肉中还含有大量的磷脂(胆碱磷脂、氨基乙醇脂、肌醇磷脂、丝氨酸磷酸脂等)，这些物质组成肌纤维膜的成份，首先是线粒体膜的成份。最后，在肌纤维中还有各种不同的无机离子。关于肌肉中化学成份含量的材料在很多文献中都有过叙述(112,188,432,752,776)。通过肌纤维亚细胞结构的观察可以发现：对于肌纤维