

运动和训练 的生理化学

Yundonghexunlian de
shengli huaxue

人民体育出版社

运动和训练的生理化学

作者：P.E.di 普朗佩罗〔瑞〕

J.普尔特曼斯〔比〕

译者：冯炜权 许豪文 华 明

杨奎生 王步标

人民体育出版社

原 版 书 说 明

书名: Physiological Chemistry of Exercise and Training

主编: P.E.di Prampero, (Geneve) J.Poortmans, (Brussels)

出版者: S.Karger. Basel. München. Paris. London
New York. Sydney

出版时间和版次: 1981年出版

运动和训练的生理化学

作者: P.E.di 普朗佩罗[瑞]

J.普尔特曼斯[比]

译者: 冯炜权 许豪文 华 明

杨奎生 王步标

人民体育出版社出版

妙峰山印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

787×1092毫米1/32 字数120千 印张6⁴/32

1986年7月第1版 1986年7月第1次印刷

印数: 1—6,300册

统一书号: 7015·2313 定价: 1.30元

责任编辑: 骆勤方

译 者 的 话

“运动和训练的生理化学”一书出版于1981年，是国际运动生物化学组织在举行第一、二、三、四届运动生物化学会议后，为加强理论联系运动训练实践，所举办的第一届运动训练的生理化学讨论会的论文汇编。这些论文综合了多年来的研究成果，资料新颖，有较大的实用价值。适宜于体育科学研究人员、运动生理、生化工作者、体育医生参考，对教练员和生物学工作者了解体育科学也有帮助。

在翻译过程中，删去了“骨骼肌中钙离子和兴奋收缩的偶联作用”一文，因为该文只是从生物物理学角度论述这方面研究成果，没有联系运动实践，这在一般的生物物理学书籍中也有论述。

由于译者水平所限，译文中难免有不当或错误之处，谨希读者批评指正。

译者

1984年

前　　言

运动生物化学研究组织由国际体育与运动委员会 (UNESCO) 倡议，在1968年布鲁塞尔第一届国际运动生化报告会后诞生的。其后，这个组织召开了三次专题讨论会：在马科林 (Macolin) (1973)；魁北克 (Qnebec) (1976) 和布鲁塞尔 (Brussels) (1979)。这几个会议的任务是共同讨论该专业发展领域中大家感兴趣的问题，评论当前的学术问题，公布未发表过的研究结果，最后广泛交流思想和推广新的实验。

但是，我们感到目前尚未实现第二个主要任务，即向参加体育运动实际工作的人，也就是体育医生、教练员和运动员们介绍资料。

近年来，我们已决定从经验主义者转向训练的科学技术的实际工作者，我们开始去了解运动与细胞物质代谢的联系，能量生成中不同分解阶段间的相互关系。

为了完成上述任务，研究组织的全体成员受委托对第一届运动和训练生理化学国际会议进行准备，演讲包括许多方面，由研究组织成员和一些其他科学工作者来进行。

参加会议共116人，其中38人不是意大利人。通过向全部参加者的填表调查，认为这次会议是正确的。74%参加者认为这些报告是适当的、好的和有用的。另外，90%参加者欢迎再举行相同内容的会议。

会议秘书长：普朗佩罗 (P.E.di Prampero)

主席：普尔特曼斯 (J.Poortmans)

运动生物化学研究组织成员

主席：普尔特曼斯 (J.Poortmans比利时)

成员：普朗佩罗 (P.E.di prampero意大利/瑞典)；哈拉兰比 (G.Haralambie西德)；霍洛西 (J.Hollszy美国)；赫曼森 (L.Hermansen挪威)；霍华德 (H.Howald瑞典)；雅可夫列夫 (N.Jakovlev苏联)；柯尔 (J.Kenl 西德)；克努特金 (H.Kunttgen美国)；米蒂维尔 (G.Me'tivier加拿大)；纽肖尔姆 (E.Newsholme英国)；索尔廷 (B.Saltin 丹麦)。

(冯炜权译 关英校)

目 录

第一部分 肌肉收缩和运动的力能学.....	(1)
肌肉收缩的直接能源	G.马雷查尔 (1)
运动中的有氧和无氧能量来源	
.....	P. O. 阿斯特兰德 (9)
人体最大无氧代谢功率	
.....	P.E.di普朗佩罗, P.莫格诺尼 (25)
短时间极量运动时肌肉疲劳	L. 赫曼森 (31)
第二部分 供能物质的利用.....	(38)
肌肉中糖利用的调节与能量需要和疲劳的关系	
.....	E.A 纽肖尔姆 (38)
体育运动和训练对正常人和肥胖人脂肪代谢的影响	
.....	P. 比约恩托普 (48)
蛋白质代谢:运动和训练的影响	
.....	J.普尔特曼斯 (52)
超长距离跑的生理学	C.T.M.戴维斯 (62)
第三部分 心肺功能和肾功能.....	(73)
通气的控制	H.G. 克努特金 (73)
运动时的心输出量和血流	
.....	H.H.迪克赫斯, J.柯尔, M.莱曼 (85)
运动和肾功能——运动后蛋白尿	
.....	J.普尔特曼斯 (93)
第四部分 电解质和激素.....	(104)

体育运动时激素的变化与调节	...G. 米蒂维尔(104)
运动时的电解质、微量元素和维生素	
.....	G. 哈拉兰比(118)
第五部分 肌纤维组成和酶潜能(134)
不同类型训练对骨骼肌酶作用力的影响	
.....	F.W. 布恩(134)
耐力训练和骨骼肌酶活性G. 本齐(142)
第六部分 运动与环境(152)
高原运动时的能量代谢P. 塞雷特利(152)
高原上的呼吸功F. 塞贝因(169)
赛跑中风的阻力和助力C.T.M. 戴维斯(176)

第一部分 肌肉收缩和运动的力能学

肌肉收缩的直接能源

G. 马雷查尔 (Mare'chal, 比利时)

热和功

很明显，肌肉收缩能产生机械功，但亦能产生大量的热。优秀的舞蹈家们挤在舞蹈房里做准备活动时，就能证明这个问题。

十九世纪中叶，焦耳认为任何机械功都可转变为热，并且研究出能十分精确表明这种关系的方法，这是物理学发展中一大发现，因为它说明热和机械功是同一基本事物的两个方面。那种从不改变其本质（可以这么说），而可以不同形式表现的事物，被称为“能量”。如果热和机械功是同一“东西”的不同表现形式，那么就可以用同一尺度、同样的单位进行测定。我们不用焦耳采用的老的物理单位，但为了纪念他，我们应用以他的名字来命名的能量单位。在技术上，1 焦耳就是1 牛顿的力使其本身位移1 米时产生的机械

功，要计算出这个单位的大小是困难的，粗略地说，1 焦耳大约等于把一个小苹果从地上拾起放入口袋中所做的功。换句话说，如果用 1 焦耳的能量给一匙（约 5 克）的水加热，这些水的温度能升高大约 $1/20^{\circ}\text{C}$ 。

如果热和功可以互换，可以假设肌肉产生的功能转换成“动物体的热”。然而，很快就可证实这种理论是不切实际的，十分清楚，如果我们身体以热做功，那么，工作时，身体便会变冷。但大多数观察表明，情况恰好相反，工作时身体是暖和的。较详细的研究揭示了身体工作时产生的热，大部分由肌肉本身产生，令人惊讶的是这些研究表明的第二个事实，即肌肉收缩产生的能量，以热形式表现较之以机械功表现多得多。因此，当考虑肌肉产生能量时，必须把热和做功加在一起，肌肉使用总能量（热 + 功）做功的比率，称为效率，在最有利时，效率可高达 0.4，但通常低得多，在 0.2 和 0.3 之间。

如果肌肉产生的机械功不能由体内本身的热转换而来，那么它从何而来呢？

化学能

上述问题难于回答，长期以来，人们认为身体以其本身的生命力做功。活体能活动是天生的、固有的，因此，生命不能运动是高等动物和人死亡的最好标志之一；人能运动是因为活着，这个问题长期以来好象用不着去解释。大约到 1840 年，迈耶、赫姆霍尔兹和焦耳等提出大胆的假设，认为能量既不能创造，也不能消灭。因此，肌肉既不能创造机械功，也不能产生热。

我们知道，人体内进行着许多化学反应，可以假设肌肉的能量从化学变化中转变而来。然而，我们需要一种测定化

学变化时释放能量多少的方法。如果反应在水中自由发生，这个测定就很容易，因为所释放的化学能全部被周围水分子所吸收，这些分子运动速度加快，也就是水温升高，假设反应物A转变为B，1分子A变为1分子B时所释放的热量，称为“分子热函变化”，可用 $-\Delta H_A$ 符号表示（习惯用负号）。如果这些能量能被适当结构利用，那么其小部分（可较个体大些）可转化为机械功。在肌肉中，化学反应不是在水中自由发生，因此，化学反应释放的热函被复杂的结构运用，使肌肉的形状改变和产生收缩，同时做机械功。肌肉形状的改变需要释放能量的少部分，其余皆转为热。

机械功和热各自的大小是不固定的（确实是可变的），但其总和必在化学能释放量之内；有各种理由可认为，肌肉收缩时和收缩后同时发生几种化学反应。这个概念可以容易地引伸为这种情况，把这个过程用下式准确地表示，假设i反应发生在肌肉中，可得公式为：

$$W + Q = -n_1 \Delta H_1 - n_2 \Delta H_2 - ni \Delta Hi \quad (1)$$

这个基本方程式阐明了肌肉中的能量平衡，在等号的左边，表示能量以功(W)或热(Q)的形式离开肌肉；右边表示，各化学反应所利用的能量。 ni 等于在i反应中被动用的物质的量，以克分子计算；而 ΔHi 是i反应的分子热函变化。

能量平衡的对照表

方程式(1)是帮助我们准确地分析肌肉收缩时能量变化的有效方法，并给我们提出有关问题和提供说明问题的试验线索。

方式清楚地说明了应采取的主要步骤，首先，要确定肌肉中产生的化学反应；其次，测定在肌肉收缩中或收缩后产生的每一种基质的数量。在体外分别测定每个化学反应热

函 $(-\Delta H_i)$ 的变化；必须准确地测定肌肉产生的机械功(W)和热(Q)。取得这些材料后，把结果代入方程式(1)，如果每一数值是准确的，那方程式左右是相等的。

确实，这个研究计划看来很庞大，尽管拉瓦西已经迈出了第一步，但最终的研究者仍不会是我们，不过，在几代科学家努力的基础上，我们现在掌握的知识大概已到达研究的后期，但似乎还缺乏详细材料（后面我们还要扼要讨论这个问题，但不排除我们思想认识的主要变化）。

肌肉收缩的化学反应

肌肉收缩时能鉴定的化学反应虽然已很多，但不能鉴定的目前还有不少，看来很难获得一个完全的能量平衡对照表，这种情况在科学上是常见的。和别的研究一样，解决这个困难的一般方法是，不要顾及那些虽然有关系而数量上不重要的内容。我们关心的是肌肉中能量流量，故只需了解那些动用大量能量的反应，就是i反应（即 $n_i \Delta H_i$ ）释放的化学能与肌肉产生的能量（热+功）在数量上必须一致。

虽然这会使有关的化学反应数目大大减少，但仍有各种难以鉴定的化学反应，我们尝试性地用分析方法来抑制基质或破坏酶，以使尽可能多的化学反应停止，但不损害肌肉收缩。

第三种重要的方法是循环反应，如当化合物A释出 ΔH 焦耳/克分子能量，并转化为化合物B；相反，1克分子B转变为1克分子A时，则吸收 ΔH 焦耳/克分子能量。因此，A全部转变为B，接着B又转变为A，可不产生额外能量转换。所以，在能量平衡对照表中，不出现循环反应，这是一种巧妙的性能。这说明在收缩蛋白中没有产生循环变化，所以就不用管他了。大家知道，在收缩蛋白循环转变期间，能量转换

是不少的。某些过程甚至产生大量能量，但随后的一些过程又吸收同样的能量。虽然在肌肉收缩时，收缩蛋白质环境转变中能量平衡对照表可被忽略，但通过不断加入能量，使收缩蛋白质变化继续进行，而负责这种变化的确只有一种化学反应。

肌肉收缩的直接能源

三磷酸腺苷（ATP）是1928年洛曼在研究肌肉收缩时能量释放的化学反应时发现的。ATP可分解为两个较小的分子，即二磷酸腺苷（ADP）和磷酸（Pi）。1克分子（约625克）ATP释放大量的能量，约相当于48,000焦耳，由此而产生的化学能好象是“集结能”（“Concentrated Energy”），也就是说，分解少量的ATP能做相当大的机械功。如前所述，如果拾起一个苹果需能量1焦耳，那么分解625/48,000克（即13毫克）ATP就可完成这一机械功。要准确测定肌肉收缩时ATP的分解量是十分困难的，能量平衡对照表可用下式表示：

$$W + Q = - n_{ATP} \Delta H_{ATP} \quad (2)$$

(2)式表明，肌肉收缩产生的机械功(W)和热(Q)必须与分解ATP的(n_{ATP})所释放的能量相等。

一直未能用实验方法来证明(2)式，其原因很多，主要原因之一是ATP分解不是肌肉收缩时产生的唯一反应，必须考虑到所发生其它反应，这些反应将在下节中说明。

ATP分子和收缩蛋白之间的能量转换机制还不清楚，只知ATP和肌球蛋白（是一种收缩蛋白质）结合，当ATP被分解，而其产物ADP和Pi仍然结合着。这个复合物和肌动蛋白（另一种重要收缩蛋白质）结合，可将能量转变为机械能，ADP和Pi释出，最后，肌动蛋白与肌球蛋白分离，同时

肌球蛋白便与另一分子ATP结合。这样一来，肌动球蛋白系统的功能和酶一样，能吸收ATP分解放出的能量，并将其转变为机械功。

恢复反应

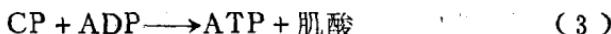
人们可能会问，为什么在正常肌肉收缩时会产生这么多反应？为什么上述过程还不够充分？

答案很简单，肌肉是有限地供应ATP的一个十分有效的机器，它的最大功率超过每公斤体重50瓦，一辆汽车所做的功是100~200千瓦，但汽车重量是1000~2000公斤，这样，每公斤汽车的功率大约相当于一个人的功率，但是，肌肉是比汽车复杂得多的机器。由于种种原因，肌肉中ATP的贮存数量不能太多。事实上，ATP的贮存量是很少很少的，当肌肉以最大功率收缩时，在1~2秒内就把全部ATP分解了。

因此，完全需要有一些化学反应向收缩着的肌肉供给新鲜的ATP，这些反应的作用很重要，不仅因其可供应肌肉所需的ATP，同时也不易正确评价。原因是这些恢复反应并不是以无限制的速率来进行的，所以，这些反应生成ATP的速率就限制了收缩蛋白质分解ATP的速率。因此，肌肉最大功率取决于补充恢复反应的类型。

在肌肉收缩时，有三种主要的恢复系统在工作：

1. 磷酸肌酸系统：磷酸肌酸(CP)能将磷酸基转给ADP，生成ATP和肌酸。



该反应由一种活性很强的酶，磷酸肌酸激酶(CPK)所催化，其反应速度很快。因此，在肌肉细胞质中由于收缩蛋白质活动使ATP分解为ADP的寿命很短，它很快起磷酸

化作用而还原成ATP。所以，进行每公斤体重50瓦的最大功率肌肉活动，可长达2到10秒左右。

2. 糖酵解系统：这个系统由一连串化学反应组成，在这些反应中，糖元（肌细胞质中的正常成分）降解为乳酸，当生成1分子乳酸时，同时有1.5分子ADP磷酸化成为ATP。在该系统中和磷酸肌酸系统一样，由肌肉收缩产生的ADP分子一出现便立即磷酸化为ATP。但这种磷酸化作用的最大速率是相当低的，如果肌肉以最大功率收缩，肌肉中ATP很快便会耗尽，因为肌肉ATP分解速率比糖酵解系统供给ATP的速率大约快1倍，如果糖酵解供给ATP的速率要赶上肌动球蛋白分解ATP的速率，肌肉输出功率必须减少一半（约为每公斤体重25瓦）。

上述两种情况，肌肉收缩都不需要氧，在无氧条件下，肌肉产生功率的过程称为无氧代谢，如果在周围血液中产生乳酸，那就要加上“乳酸的”这个形容词；如果没有生成乳酸，那就用“非乳酸”这个词。

3. 氧化系统：在这个系统中，葡萄糖或脂肪酸氧化成水和二氧化碳，这些反应与ADP磷酸化生成ATP相偶联的。这种磷酸化作用的最大速率是很低的，因为这个系统能以低于肌肉最大功率工作时水解ATP速率的 $1/3$ 的速率磷酸化ADP。这就是说，如果肌肉应用氧化系统产生的能量(ATP)而收缩，它收缩的平均速率水平必须不超过每公斤体重15瓦，这个平均功率相当于最大吸氧量。这两个概念是相联系的，因为氧化系统利用1升氧，便能同时合成0.268克分子（或167.4克）ATP。

肌肉正常收缩的能量平衡

排除氧可以很容易使氧化作用停止，碘乙酸能毒害肌肉

而部分地抑制糖酵解反应，在这种情况下，唯一提供肌肉收缩所需能量的重要化学反应是ATP的分解和ADP被CP的磷酸化（公式3）。

刺激动物离体肌肉，准确地测定收缩时出现的机械功（W）和热（Q），以估计ATP的含量(n_{ATP})和被应用的CP (n_{CP})量是可能的。其能量平衡公式为：

$$W + Q = -n_{ATP}\Delta H_{ATP} - n_{CP}\Delta H_{CP} \quad (4)$$

在公式(4)中， ΔH_{ATP} 和 ΔH_{CP} 是在活体外测定ATP的水解和公式(3)恢复期反应时的热函变化，结果分别为-48和+14千焦耳/克分子。

肌肉是否产生机械功（等张收缩）或不产生机械功（等长收缩），能量平衡对其都是适用的，即使肌肉活动被迫过分伸展时，能量平衡公式也是适用的，在这种情况下，外部环境对肌肉作的功，在公式(3)中，其符号是相反的。

这些结果是十分令人满意的，它给肌肉功的来源提供了定量的测定方法。但它仅解决肌肉利用能量时既不是太少也不是太多的问题。例如，对青蛙缝匠肌的实验表明，如果肌肉释放能量（热+功）低于每克肌肉100毫焦耳时（如在0℃下，等长收缩2秒钟），肌肉收缩化学反应约有每克肌肉40毫焦耳的能量来源还弄不清楚，这样，一定具有一种人们尚不清楚的化学过程在提供能量，这些超量热是由某些能引起肌肉收缩的其它的化学反应产生的。

另一方面，如果肌肉收缩时（如在20℃下，等长强直收缩10秒），消耗能量超过每克肌肉0.5焦耳，从那些尚不清楚的化学反应中可释放相当大部分能量，这部分能量约相当于肌肉释放总能量的 $\frac{1}{3}$ ，目前还不知道肌肉中有什么化学反应

能产生这么大量的超额热。

最后，更困难是，甚至在肌肉收缩释放能量是中等数量时，亦有能量消耗与能量生成化学反应暂时分离的情况，也就是说，至少有一些中间反应至今尚不清楚。

结论

本文报告的实验是用青蛙肌肉进行的，关于人体能量平衡的实验至今还未进行。假定人的肌肉功率是从肌动球蛋白起作用的引起化学机械换能作用中获得的，因为肌动球蛋白能动用贮存在ATP中的能量，人体中ATP的利用和三种恢复反应引起的ATP再合成是确定的，但直至现在，准确地测定人体糖酵解的功率（即乳酸生成速率）或瞬时热的生成还不可能。因此，在肌肉最大功率收缩时所动用的一部分能量可能来自至今还不清楚的某种能源。

（冯炜权译 许豪文 关英豪校）

运动中的有氧和无氧能量来源

P.O.阿斯特兰德（Astrand, 瑞典）

老式的能量生成过程

无氧代谢过程是在不需氧参与下进行的，这个过程在几十亿年以前早已存在。很明显，在地球周围的大气层，原来或多或少存在游离氧。英国生物化学家霍尔丹曾经指出，稀薄的大气层里有没有游离氧存在是无生命有机物向生命有机物进化的先决条件。地球大约在四十六亿年前就存在了，但最初从无生命有机物到有生命的有机物显然是在十亿年以后。第一个原始的单细胞类似今天的酵母菌，它通过光合作用可