

YÜKSEK YÜK VE UYARANLARLA YAPILAN ANTRENMANLARA İSKELET KASININ UYUMU

Hakan GÜR*

ÖZET

Yaşantımızda yoğun biçimde kullandığımız kaslarımız işlevsel değişikliklere fizyolojik ve fonksiyonel olarak çok iyi uyum gösterme yeteneğine sahiptir. Araştırmalar, sporcularda ve hastalarda özellikle kuvvet artışı sağlayabilmeye yönelik çalışmalarında iskelet kasının kullanım artısına cevapsal uyumu araştırmak yanında ideal bir antrenman tipi bulmayı da amaçlamışlardır. Bu doğrultuda yapılan çalışmaların değerlendirildiği bu derleme yazıldan elde edilen sonuçlara göre;

1. İzometrik ve izotonik egzersizlerin her ikisi de benzer antrenman prensipleri içerir. Bu antrenman prensipleri araştırmalar tarafından kısaca "kullanılan yükün maksimal istemli kasılmaının (MİK) yüksek bir yüzdesinde olması ve birkaç tekrarlı bir çalışma içermesi gereği" şeklinde özetlenmektedir. Böyle bir antrenman modeli ile kası uyarlanan motor ünitelerin büyük bir bölümünü aktive edilebilmektedir.

2. Kas kesit alanı, mitokondri ve kapiller sayısı, kapiller yoğunluk, motor ünite aktivasyonu, oksidatif ve glikolitik enzim aktivitelerindeki artışlar kasta geliştirilebilen kuvvet ve dayanıklığın açıklanabilir mekanizmalarıdır.

3. Elektriksel uyananların kullanıldığı antrenmanlarla kuvvet üzerine bir etki kasındaki aktive edici sistemi geliştirerek sağlanabilemektedir.

Anahtar Sözcükler : İzometrik ve izotonik antrenman, elektriksel uyanan, kassal kuvvet.

* Uludağ Üniversitesi Tıp Fakültesi Spor Hekimliği Bilim Dalı, Bursa

SUMMARY

ADAPTIVE RESPONSE OF SKELETAL MUSCLE TO TRAINING WITH HIGH LOADS AND STIMULATIONS

Skeletal muscles, which are used frequently in our active life demonstrate very good physiological and functional changes. In studies designed to provide improvement in strength in athletes and patients, researchers have aimed to examine the adaptive response of skeletal muscles to exercise and to find an ideal training regime. The conclusions of this review appraised by the results of these studies are the following:

- 1. Both isometric and isotonic exercise involve similar training principles which are summarized by researchers as to include a high percentage of maximal voluntary contraction (MVC) as a load and few repetitions of motion. By such a training method, it is possible to activate a large number of motor units.*
- 2. Increased muscle cross-sectional area, increased number of mitochondria and capillaries, increased capillary density, increased activity of motor units, and increased activities of oxidative and glycolitic enzymes are possible mechanisms underlying the increase of strength and endurance in muscle.*
- 3. It is also possible to have a similar effect in muscle strength due to improvement of the activating system in muscle using electrical stimulation training.*

Key Words : Isometric and isotonic training, electrical stimulation, muscle strength.

GİRİŞ

Yaşantımızda yoğun olarak kullandığımız kaslarımız işlevsel değişikliklere fizyolojik ve fonksiyonel olarak çok iyi uyum gösterme yeteneğine sahiptir. Bu fonksiyonel değişiklikler; yatak istirahati, eklem hareketlerinin kısıtlanması, sinir-kas sistemi hastalıkları türünden metabolik ihtiyacın azaldığı bir değişiklik olabileceği gibi; egzersiz, periferik sinirlerin elektriksel uyarılması şeklinde metabolik ihtiyaçların arttığı bir değişiklik de olabilir. Bu derleme yazında metabolik ihtiyacın arttığı egzer-

siz ve elektriksel uyarınlara kasın verdiği cevap ve uyum ele alınacaktır. Bu uyum, antrenör ve spor bilimcilerinin ilgisini çektiği kadar spor sa-kathıkları ve çeşitli kas hastalıklarının tedavisi ile uğraşan doktor ve fiz-yoterapistlerin de ilgisini çekmektedir. Ancak düzenlenenecek uygun egzer-siz programları ile hastaları tedavi etmede olumlu gelişmeler sağlanabilmektedir.

1. İSKELET KASININ HİSTOKİMYASAL OLARAK SINIFLANDI-RILMASI VE TERMINOLOJİ

İlk olarak Needham (67) tarafından miyoglobin miktarına göre kırmızı ve beyaz olarak isimlendirilen kas lifleri daha sonraları değişik histokimyasal boyama yöntemleri ile sınıflandırılarak bir dereceye kadar karışıklıklar önlenmiştir (11, 17). Ancak bu boyamalar ile kas liflerinin sınırları iyi çizilip, kas grupları iyi tarif edilememiştir, çünkü oksidatif en-zimlerin boyanması kişilerin aktivite düzeylerinden kolayca etkilenmektedir. Daha sonraları alkali preinkubasyondan sonra yapılan miyofibriller ATPase boyamaları ile fiziksel aktivite düzeyi ile ilişkisiz şekilde kas liflerini tip I ve tip II olarak ikiye ayırmak mümkün olmuştur (19). Bu bayama yöntemi daha da geliştirilerek asit ve alkali preinkubasyonlar ile kas liflerini tip I, IIA, IIB ve IIC olmak üzere 4 ana gruba ayırma olanağı sağlanmıştır (9, 13). Pek sık kullanılmamakla birlikte iskelet kasının diğer bir sınıflandırma yöntemi ise yavaş, hızlı ve orta şiddette kasılan veya kırmızı ve beyaz kas tipi şeklindedir.

Yukarıda bahsedilen boyamalarla tip I olarak isimlendirilen kas lifleri; çok yüksek oranda oksidatif enzim kapasitesi olan, geç yorulan, düşük uyarıma eşiği ve yavaş kasılma özelliği ile beraber daha az motor ünite içeren kas hücresi tipidir (11). Tip II kas lifleri ise daha yüksek glikolitik ve daha düşük oksidatif enzim aktivitesine sahip, çok daha kısa zaman diliminde kasılabilen ve çok daha çabuk yorulma özelliğine sahip bir kas hücresi tipidir (11).

2. İSKELET KASININ ANTRENMANA UYUMU

Kasin boyundaki değişikliklere bakılmaksızın aktif enerji kullanarak yaptığı işe genel anlamda kasılma (contraction) denir. Sıklıkla iki kasılma tipi tarif edilir. Bunlardan; kasın boyunu değiştirmeden olanı izometrik veya statik, boyunu değiştirerek olanı ise dinamik kasılma tipi olarak anılır. Kasın boyunun kısaldığı dinamik kasılmalar konsantrik,

boyunun uzadığı dinamik kasılmalar ise eksantrik kasılma olarak isimlendirilir. Eğer kasılma öncesi yük belirlenmiş ve sadece hız ölçüülüyorsa bu tür dinamik kasılmaya izotonik, eğer hız önceden belirlenmiş ve yük ölçüülüyorsa bu tür dinamik kasılmaya da izokinetik kasılma denir.

2.1. İzometrik Antrenman ve Kuvvet

Araştırmacılar tarafından yapılan çalışmalardaki ortak amaç kuvvet artışını sağlayabilmek için ideal antrenman rejimini bulmaktır. Bu düşünce ile yola çıkan araştırmacılarından bir kısmı triseps, dirsek fleksörleri, diz kuadriseps kaslarının kullanıldığı izometrik kas çalışmalarında kasılma süresi olarak 3-10 saniye, kasılma sayısı olarak 1-42 tekrar, toplam kasılma süresi olarak 5-126 saniye, antrenman gün sayısı olarak 28-100 gün gibi değişik tekrar, süre ve uzunlukta antrenman programları uygulamışlardır (6, 14, 33, 39, 42, 49, 60, Tablo 1). Bu çalışmaların üzerine ortak bir değerlendirme yaptığımızda maksimal istemli kasılmada (MİK) antrenman programlarını takiben % 0 ile 92 arasında bir kuvvet artışı tespit ettiğini görmekteyiz. Dirsek fleksörlerinde çalışan ve her antrenmanda 3(42) ve 30(60) tekrarlı kasılmalar kullanılan iki çalışmada MİK'de sırası ile % 92 ve % 20'lik artışlar tespit edilmiştir. Bu iki çalışmanın sonuçları Hettinger'in (39) "daha uzun süreli, daha kuvvetli ve daha çok kasılmanın kullanıldığı antrenman tipi kuvvet artışını etkilemez" görünüşünü destekler niteliktir.

Tablo 1. Maksimal istemli izometrik kasılmaların kullanıldığı antrenmanların maksimal istemli kasılma (MİK) kuvveti üzerine olan etkileri.

Kasılma Sayısı/Gün	Kasılma Süresi (sn)	Kasılma Sayısı x Süresi	Antrenman Gün sayısı	MİK Artışı (%)	Kaynak No
10	5	50	36	16	(6)
1	5	5	36	0	(6)
42	3	126	35	30	(14)
3	10	30	100	92	(42)
30	3	90	28	20	(60)
5	3-5	15-25	48	20	(49)
30	3	90	30	12	(33)

Izometrik MİK artışını etkileyen bir faktör de yükün oranıdır. Davies ve Young (14) altı hafta süren 3x42 tekrarlı MİK antrenmanın sonunda triceps surea kasında % 30'luk bir MİK artışı tespit etmiştir. Antrenmanlarında yük olarak MİK'i kullanan diğer araştırmacılar da benzer kuvvet artışlarını gözlemlemiştir (6, 33, 42, 49). Bu çalışmaların sonuçları uzun süreli düşük bir kuvvetle yapılan izometrik çalışmaların 3 saniyelik maksimal kuvvetle yapılan kuvvet çalışmasına oranla MİK'in geliştirilmesinde daha az etkili olduğunu göstermektedir.

Kasılma süresi ve günlük kasılma tekrar sayısıyla kuvvet artım oranı arasında bir ilişki gözlenemezken "kasılma süresi x tekrar sayısı" ile kuvvet gelişimi arasında anlamlı bir ilişki vardır (12). Bu da izometrik antrenmanın etkisinin "kasılma süresi x tekrar sayısı"nın büyülüğü ile paralel gelişliğini göstermektedir. Ayrıca motor ünitelerin kasa yüklenebilecek maksimal bir kuvvette belli sayı ve tekrarla daha iyi aktive olabileceği de ifade edilmektedir (60). Motor ünitelerin değişik uyarıma eşiğine sahip olduğunu düşündüğümüzde yüksek uyarı eşiğine sahip motor ünitelerin ancak maksimal veya maksimalın yüksek bir yüzdesindeki bir kasılmaya uyarlabilceği gerçeği ortaya çıkmaktadır. Uzun süreli submaksimal kasılmalarla bu motor üniteleri uyarmak olanaksızdır ve bu tür uyarılarla ancak yüksek uyarıma eşiğine ihtiyaç duyan motor ünitelerin yorgunluktan korunması sağlanabilir.

2.2. İzotonik Antrenman ve Kuvvet

Kuvvetteki anlamlı artışların kullanılan yükün artışı ile yakın ilişkili olduğu kavramı genel bir kanıdır. Bu düşünenden hareketle bu tip antrenmanlar "progresif rezistif egzersiz" olarak anılmaktadır. DeLorme (15) yüksek yük ve az tekrarlı antrenmanlarla kuvvet artışı tespit ederken yükü azaltıp tekrar sayısını artırıldığında ise dayanıklılığın arttığını gözlemlemiştir.

Yük olarak MİK'in % 50-80'nin seçildiği, günde 20-150 tekrarın uygulandığı ve 21-30 gün süreli değişik tip izotonik egzersiz programlarının kuvvet üzerine etkileri değişik araştırmacılar tarafından araştırılmıştır (7, 16, 64, 87, Tablo 2). Bu çalışmalarında izotonik kuvvette % 24-73'lük artıslar elde edilmesine karşın izometrik kuvvette 2 çalışma dışında anlamlı gelişmeler gözlemlenmemiştir. Bu çalışmaları genel olarak değerlendirdiğimizde MİK'in %66'sının altındaki yüklerle yapılan çalışmalarla tekrar sayısı 150 olmasını rağmen izometrik kuvvette olumlu artıslar sağlanamazken MİK'in % 66'sının üstünde yükler kullanıldığında ise anlamlı artıslar sağlanabildiği gözlenmektedir. Sırası ile

2, 4, 6, 8, 10 ve 12 tekrar ve MİK'in % 95, 86, 78, 70, 61 ve de 53'ü oranında yüklerin kullanıldığı bir çalışmada ise antrenmanı takiben en anlamlı kuvvet artışı 4, 6 ve 8 tekrarın uygulandığı denek gruplarında saptanmıştır (8). Bu sonuçlar ışığında araştırmacılar hem yüksek hem de düşük yüklerde yapılan çalışmaların kuvvet artışı üzerine olan etkilerinin yetersiz olduğu görüşünü ifade etmişlerdir. Kullanılan tekrar sayılarındaki yetersizlik böyle bir sonucun nedeni olabilir. Sonuçta, kuvvette belirgin artışlar elde edebilmek için kullanılan yükün oranı yanında tekrar sayısının da belirleyici faktör olduğunu söylemek mümkündür. Yapılan çalışmaların sonuçları ışığında MİK'in % 66'sının üstündeki yükler ve günlük 10 veya üzerindeki tekrarla yapılan izotonik çalışmalarla MİK'de anlamlı artışlar sağlanabilecegi ifade edilebilir.

Tablo 2. Izotonik kuvvet antrenmanı ve etkileri

Yük (%)	Tekrar Sayısı/Gün	Antrenman Gün Sayısı	Izotonik Kuvvet Artışı (%)	İzometrik Kuvvet Artışı (%)	Kaynak No
50	20	21	24	d.y.	(16)
80	12	21	42	d.y.	(16)
60	50	30	27	d.y.	(7)
60	100	30	34	d.y.	(7)
60	150	30	29	d.y.	(7)
66	20	24	t.e.	30	(64)
78	18	24	73	41	(87)

d.y. = değişiklik yok, t.e. = test edilmemiş

Dons ve ark.ları (16) antrenmanda kullanılan toplam iş yükünün etkilerini araştırdıkları çalışmalarında, günlük toplam iş yükünün her iki grup içinde aynı olduğu denek gruplarından birine MİK'lerinin % 50'si ve 12 tekrar, diğerine ise %80'i ve 20 tekrardan oluşan 7 haftalık bir program uyguladıklarında sadece ikinci grupta izotonik kuvvette %42.3'lük anlamlı bir artış tespit etmişlerdir. Ayrıca bu araştırmacılar MİK'de tespit ettikleri artışın kas kesit alanındaki % 30'luk anlamlı bir artışla ilişkili olduğunu da ifade etmişlerdir. Gene bu çalışmada % 50 ile çalışan grupta kas lifi kompozisyonunda bir değişiklik olmaksızın dinamik dayanıklılıkta belirgin bir artış tespit edilmiştir. Kas lifi alanında ise hızlı kasılan / yavaş kasılan oranında % 50 ile çalışan grupta % 12.4'lük

bir artış gözlemlenmiştir. Ikai ve Yabe (43) ise MİK'in 1/3'ünü yorulana-dek kullandıkları haftada 6 gün ve 12 hafta süreyle yaptıkları programı takiben kuvvet artışı tespit edememişlerdir. Bu araştırcılar bu antrenman modelini kas dayanıklılığı için değerlendirdiklerinde ise % 130'luk belirgin bir gelişim gözlemlemişlerdir. Bonde-Petersen ve ark'ları (7) ise dirsek fleksörlerinde MİK'in % 60'ı oranında bir yükü 150, 100 ve 50 kasılma ile uyguladıkları üç grupta 30 günlük antrenmani takiben izometrik kuvvette gelişim tespit edemezken dinamik kuvvet ve dayanıklılıkta belirgin artışlar gözlemlemişlerdir. Bu artışlardan en anlamlısı ise 150 tekrarla çalışan grupta tespit edilmiştir. İzometrik kuvvette belirgin artışlar tespit edilmemesinin sebebi uygulanan programda kullanılan yükün etkili sınırların altında kalması olabilir. Bu araştırcılar aynı antrenman prog-ramına rağmen izometrik ve izotonik kuvvet artışında gözledikleri farklılıklar "her iki tip kuvvet ayrı ayrı faktörlerden etkilenmektedir" görüşü ile açıklamış ve "dayanıklığın dinamik kuvvet artışı ile yakın ilişkili olduğu"nu da ifade etmişlerdir. Bu çalışmada ifade edilen kuvvet ve dayanıklılık arasındaki ilişki, iki parametrenin ölçümünde de araştırcıların birbirine çok benzer test yöntemi kullanımlarının bir sonucu da olabilir. Bu da antrenmanın etkilerini değerlendirmek için dayanıklılık testlerinde MİK testinden farklı yük ve tekrarları içeren uygulamalar kullanmanın daha değerli olacağı şeklinde yorumlanabilir.

Bu çalışmaların sonuçları ışığında izometrik ve izotonik egzersizlerin her ikisinin de benzer antrenman prensipleri içерdiği söylenebilir. Bu da kısaca yükün MİK'in yüksek bir yüzdesinde olması ve birkaç tekrarı içermesi gerektiği şeklinde özetlenebilir. Yapılacak bu tür bir çalışma ile de motor ünitelerin tamamını aktive etmek olanaklıdır. Oluşan yorgunluk bu yükü tekrar kaldırılmayı engelleyecektir ve yükü azaltmak gerekecektir. Fakat yük azalmasına karşın yorgunluğu oluşturan artık ürünler bu motor ünitelerin uyarılma eşiklerini de düşürmektedir. Böylece azalan yükle rağmen bütün motor ünitelerin uyarılması sağlanabilemektedir. Sonuçta antrenmanda inen piramit şeklinde yükün uygulanmasına ve daha düşük yüklerle rağmen bütün kas liflerini antrene etmek mümkün olacaktır. Bu yol yükün düşüğten başlayıp sonrasında artırıldığı bir piramit şeklinde uygulandığında ise başlangıçta bütün motor üniteler dolayısıyla kas lifleri aktive edilememiş olacaktır. Böyle bir antrenman prensibi ile yorgunluk bir anlamda birikerek devam ettiğinden piramidin tepelerine (büyük yüklerle) ulaşmak mümkün olmayacağından emin olmayıacaktır. Böyle bir antrenman prensibi ile yorgunluk bir anlamda bi-

rikerek devam ettiğinden piramidin tepelerine (büyük yüklerle) ulaşmak mümkün olmayacağındır. Bu da kası innerveneden motor ünitelerin tamamının aktive edilememesi ve bütün kas liflerinin antrene edilememesi anlamına gelmektedir.

2.3. Elektriksel Uyarınlarla Oluşturulan Kuvvet

Elektriksel uyarınlarla kasları kuvvetlendirme antrenmanları son yıllarda sıkılıkla uygulanmaktadır. Bu yöntemle kuvvet oluşumu istem dışı olarak, sinir yolu kullanılmadan direkt kas hücrelerinde gerçekleşir. Deri yüzeyine uygulanan elektrodlar yolu ile tek ve kısa ($50\text{ }\mu\text{s'lik}$) bir uyarınla kasılma meydana getirilebilir. Voltajın kuvvet artışı olmayana kadar yavaş yavaş artırılması sonucu ulaşılan en son nokta supramaksimal olarak isimlendirilir ki bu tür bir uyarı ile bütün motor üniteleri aktive etmek mümkündür (60). Elektriksel uyarın kullanarak dirsek fleksörlerinde 5 haftalık bir antrenman programını takiben MİK'de % 20 (61), triceps surea kasında ise 6 haftalık bir antrenmani takiben MİK'de % 30'luk bir artış sağlanabilmiştir (14). Elektriksel uyarınlarla yapılan antrenmanı takiben kapiller yoğunlukta ilk haftadan sonra (10), sarkoplazmik retikulum proteinlerinde ise 3 haftadan sonra (36) farkedilir bir gelişimin olduğu bulguları bu tip bir antrenmanın etkilerini bir kaç haftadan önce gözleyebilmenin güç olduğuna işaret etmektedir. Böyle bir etkinin ortaya çıkmasında yapılan antrenmanın miktar ve süresi de önemli faktörlerdir (75).

Her iki kuadriseps kasına haftada iki kere 2000 Hz'lık uyarının her seferinde 15 dakikalık süre içerisinde 4'er saniyelik toplam 112 kasılma şeklinde uygulandığı bir çalışmada, 5 haftalık dönemi takiben izometrik MİK'de dominant bacakta % 21, diğer bacakta ise % 31'lik bir artış tespit edilmiştir (73). Dinamik kuvvet ve kasın kitlesel büyüğünde ise bir artış gözlemlenmemiştir. Yapılan diğer bir çalışmada ise yine kuadriseps kasının 200 Hz frekansında 0.5 ms'lik uyarınla haftada 4-5 gün, günde 12 kere 15 saniye süreyle 5 hafta uyarılmasını takiben MİK'de % 18'lik bir artışa rağmen kas hücre tipi dağılımı, kesit alanı ve enzimlerinde bir değişiklik tespit edilememiştir (20). Elektriksel uyarınlar ile yapılan antrenmanları takiben kas lifi sayısında bir değişiklik olmadığı da ifade edilmektedir (69). Miyofibriller ATPase boyama teknikleri ile kas tipleri arasındaki olası değişimlerin 6-8 haftadan önce tespit edilememesi (69), bir kısım çalışmalarında bu tür değişikliklerin gözlemlenmemeye nedeninin antrenman süresi olduğu düşüncesini akla

getirmektedir. Böyle bir süre içerisinde kas orta seviyede boyanma özelliğine sahiptir. Bu görüşe karşılık uzun süreli hızlı deşarj uyarınları (2-60 Hz) kullanılan hayvan çalışmasında hızlı kasılan kas lifinden yavaş kasılan kas liflerine bir değişim olduğu bildirilmiştir (28). Elektriksel uyarınların uygulandığı antrenmanları takiben oluşan değişikliklerin sadece kontraktıl ünitelerdeki olası değişiklikler ile sınırlı kalmadığı; hafif zincir myozinler, myofibriller ATPase boyama özelliklerini ve aktivitesinde, Ca almında da gözlendiği ifade edilmiştir (80). Ayrıca hızlı kasılan kas lifinden yavaş kasılana bir değişim için devamlı düşük frekanslı (10 Hz) (68), tersi bir değişim için ise yüksek frekanslı (100 Hz) uyarının gerekli olduğu araştırcılar tarafından ifade edilmektedir (79). Elektriksel uyarınların kullanıldığı çalışmalarında elde edilen sonuçlar, antrenmanı takiben kuvvette gözlenen değişimin sadece hipertrofi kaynaklı olabileceği görünüşünü zayıflatmaktadır. Bu da ağırlık antrenmanını takiben kuvvette gözlenecek gelişimi sadece hipertrofi ile açıklamayı güçlendirmektedir.

Bu bilgiler ışığında elektriksel uyarının kas içindeki aktive edici sistemi geliştirdiği, dolayısıyle aynı sinir yolu ve kasa rağmen uyarıya verilen cevabin diğer tip antrenmanlardan daha büyük olabileceği söylenebilir. Bu tür antrenmanlarda kuvvet gelişimi üzerinde etkili diğer bir faktör de uyarının frekansıdır. 60 Hz'den daha düşük frekanstaki kasılmalarla MİK'de belirgin bir kuvvet artışı sağlamak mümkün değildir (18). Sonuçta, elektriksel uyarınlarla normal bir kasta düşük frekans ve 5 haftadan daha kısa süreli bir antrenmanla kuvvette belirgin gelişim sağlamak zordur denilebilir.

2.4. Kassal Hipertrofi ve Antrenman

Kasın kitlesi ile kuvvet arasında sıkılıkla ilişki kurulmaktadır. Bu ilişkiyi araştıran Ikai ve Fukanaga (42) 100 günlük izometrik kuvvet antrenmanını takiben dirsek fleksörlerinin kesit alanında % 23'lük bir artış gözlemlerken Fukanaga (23) 60 günlük antrenmanı takiben % 9'luk bir artış tespit etmiştir. MacDougall ve ark.ları (54) ise 5 aylık izotonik antrenmanı takiben izotonik kuvvette % 90'lık bir artışla birlikte hızlı kasılan kas lifi kesit alanında % 17'lik, yavaş kasılan kas lifi alanında ise % 15'lik artış gözlemlemiştir. Bu artışlara rağmen MacDougall kas lif alanı ile kuvvet arasında bir ilişki bulamamıştır. Daha büyük kas kitle sine sahip vücutçularla antrenmanlı sporcular arasında belirgin bir kuvvet farkı bulunamaması (56) kas büyütüğü ile kuvvet arasında bir ilişki

olduğu düşüncesini zayıflatmaktadır. Buna karşın MİK'deki artışla kas kesit alanındaki artış arasında direkt ilişkiden bahseden çalışma sonuçları da vardır (34, 52, 57). Bu çelişkili ifadeler toplam kas kesit alanındaki artışın tek tek kas liflerinin kesit alanlarındaki artışın (hipertrofi) bir sonucu mu, yoksa kas lifi sayısındaki artışın (hiperplazi) bir sonucu mu olduğu sorusunu akla getirmektedir. Haggmark ve ark.ları (34) toplam kas kesit alanındaki artışın hiperplaziden kaynaklandığını ifade ederken MacDougall ve ark.ları (55) antrenmanı takiben kas kesit alanında gözlenen artışın hipertrofi kaynaklı olduğunu ifade ederek bu konuda farklı yaklaşımalar getirmektedir. Buna karşın insan (52, 57) ve hayvanlar (28) üzerinde yapılan değişik çalışmaların sonuçları ile antrenmanın kuvvet üzerine olan etkisinin hipertrofi ile açıklanabileceği, kas lifi sayısının ise sabit bir değer olduğu da ifade edilmektedir.

2.5. Kassal Hiperplazi ve Antrenman

Hiperplazi ile sıkılıkla kastedilen kas liflerinin bölünmesi ve dolayısıyla kas lifi sayısındaki artışlardır. Öne sürülen mekanizma ise teorik olarak ağır bir kuvvet antrenmanı ile kasta maksimal düzeyde bir hipertrofi olusacağı fakat belli bir noktadan itibaren daha fazla hipertrofinin olanaksızlığıdır (29). Sonuçta ulaşılan bu noktadan itibaren yapılacak kuvvet antrenmanı kas liflerinin bölünmesine neden olarak yeni kas hücreleri oluşmasını sağlayacaktır. Hayvan çalışmaları ile aşırı kuvvet antrenmanını takiben kas hücrelerinde uzunlamasına bir bölünme olduğu gösterilmesine karşın (30) toplam kas lifi sayısının hesaplanmasıında yöntem hataları yapıldığı da ifade edilmektedir (28, 51). Sedanter bireyler ile atletlerin karşılaşmasına ise kas lifi sayısında belirgin bir farklılık gözlemlenmemiştir (34, 68). Sonuçta, kuvvet antrenmanını takiben kas toplam kesit alanındaki artışın öncelikli olarak hipertrofi kaynaklı olduğunu söylemek mümkündür (28, 55, 57).

2.6. Kas Lifi Tipi ve Antrenman

İskelet kasında kas lifi tiplerinin yüzdeleri kas grupları ve kişiler arasında farklılıklar gösterir (27). Kas lifi tipi üzerine kuvvet antrenmanın etkisini araştıran çalışmaların önemli bir bölümünde bir değişim olmadığı yönünde ifadeler kullanılmakta (2, 24, 31, 72, 86) ve kastaki lif dağılımının genetik faktörler tarafından belirlendiği görüşü savunulmaktadır (22, 47). Buna karşın dayanıklık sporu yapanlarda

yavaş kasılma özelliğine sahip tip I liflerin, sürat sporu yapanlarda ise tip II liflerin oranının yüksek olduğu değişik çalışma sonuçları ile ortaya konmuştur (13, 25). Diğer bir görüş ise böyle bir değişimin olduğu, ancak bu değişimini ifade edecek olan kas lifi tiplerinden tip IIC, IIC-IB veya sınıfılandırmalara alınmayan ara tiplerin çalışmalara dahil edilmemiş olmasının böyle bir tespiti engellediği şeklindedir (46, 78). Antrenman tiplerinin etkilerini araştıran çalışmalarda kas lifi tiplerinin alt gruplarını çalışmalara dahil eden araştırcıların tip IIB ile IIA arasında antrenman kaynaklı değişimler gözlemediği olmaları da bu görüşü destekler niteliktedir (2, 31, 44).

Kuvvet antrenmanını takiben yavaş kasılan kas lifi alanından daha hızlı kasılan kas lifi alanı oranına bir kayma olduğu değişik çalışmaların sonuçları ile ortaya konmuştur (72, 83, 86). Bu bulgular ağırlık antrenmanı ile oluşan hipertrofinin hızlı kasılan lifler üzerinde seçici etkisi olduğunu göstermektedir. Dayanıklılık antrenmanı yapanlarda ise kas bu tercihini yavaş kasılan lifler için kullanmaktadır (13). Kuvvet antrenmanı ile hızlı kasılan liflerde (tip II) gözlenen bu değişimlik, kasılma özelliği olarak tip I ile IIB arasında yer alan tip IIA liflerinde diğerlerinden daha belirgindir (12, 81). Ağırlık antrenmanını takiben tip IIB lif alanında gözlenen artış ve tip I lif alanındaki düşüşün lif tiplerinin yüzdesel dağılımının hesaplanmasıındaki yanılmalardan kaynaklanabileceği de ifade edilmektedir (60). Bütün bu bilgiler ışığında ağırlık antrenmanını takiben oluşan hipertrofinin hızlı kasılan lifler için seçici ve tip IIA lifleri için baskın olduğu söylenebilir.

2.7. Kuvvet Antrenmanı ve Kasta Gözlenen Hücresel Değişiklikler

Dayanıklılık antrenmanını takiben kastaki kapiller yoğunlukta (3, 45) ve mitokondri sayısında (26, 40) artış tespit edilmesine karşın, kuvvet antrenmalarını takiben kas doku hacmi başına (29, 53) ve kas hücre hacmi başına düşen mitokondri sayısında (58) bir azalma gözlenmektedir. Mitokondriler ile ilgili bu değişimin mitokondri sayısındaki artışa oranla kontraktıl proteinlerin miktarında gözlenen daha büyük artışların bir sonucu olduğu ifade edilmektedir (58). Ayrıca mitokondrinin büyülüklüğü ve sayısındaki artışın mitokondriyel enzim miktarı ile paralel olarak geliştiği de vurgulanmaktadır (26). Diğer bir yorum ise yüksek direnç antrenmanın anaerobik nitelikte olması nedeniyle kas hücresindeki oksidatif sistemi (toplum mitokondri sayısını) yeteri kadar

aktive etmediği şeklindedir (53). Benzer bir yaklaşımla dayanıklılık antrenmanlarını takiben de glikolitik enzimlerde kaydedilir bir değişiklik olmadığı ifade edilmektedir (5) ki bu tür bir antrenmanla 2-3 haftada oksidatif potansiyelde anlamlı bir gelişim sağlamak mümkündür (4). Ayrıca mitokondrial solunum zinciri kapasitesindeki olası gelişmelerin mitokondri proteinlerindeki artışla yakın ilişkili olduğu da vurgulanmaktadır (78). Düşük frekanslı elektriksel uyarılarla yapılan antrenmanları takiben dayanıklılık antrenmanına benzer etkiler gözlemlenmiştir (70). Mitokondri enzim düzeyleri ve kapillarizasyonda antrenmanla bir gelişim elde edebilmek için maksimal oksijen tüketiminin % 70-90'ını kullanabilecek bir şiddette haftada 3-5 kez bir saat civarı egzersizler yapmak gereği de araştırcılar tarafından ifade edilmektedir (3, 24, 88). Sonuçta, kuvvet antrenmanı ile oksidatif enzimler ve kapilaritede oluşturulabilecek değişikliklerin miktarı egzersizin süresi ve şiddeti ile yakından ilişkilidir denilebilir. Ayrıca olası bazı değişikliklere ulaşabilmek için şiddeti kritik bir noktanın altında kalan egzersizde süreyi artırmak yeterli olmamaktadır (78).

2.8. Kapillarite ve Antrenman

Antrenmanla kapiller yoğunlukta belirgin bir gelişmenin olduğu bir çok çalışma sonucu ile ortaya konulmasına (3, 38, 44) karşın, böyle bir artış tespit edemeyen çalışma sonuçları da vardır (76). Dayanıklılık sporu yapan sporcular ağırlık antrenmanı yapan sporlardan daha fazla kapiller sayı ve yoğunluğuna (kapiller sayı: kas kesit alanı) sahip oldukları (85) ve birkaç haftalık bir antrenmanla kapiller sayısında % 50'lere varan artışlar da sağlanabileceği araştırcılar tarafından ifade edilmiştir (3). Benzer bir karşılaştırma ağırlık antrenmanı yapan sporcular ile sedanerler arasında yapıldığında ise iki grup arasında kapiller sayısı olarak bir farklılık bulunamazken, ağırlık antrenmanı yapanlarda kapiller yoğunluğun sedanerlerden daha düşük olduğu araştırcılar tarafından gösterilmiştir (85). Buna karşılık, ağırlık antrenmanı ile kapiller yoğunlukta bir artış gözlemlenmemesine rağmen kapiller sayısında belirgin bir artış da bildirilmiştir (77). Sonuçta, yüksek direnç antrenmanı ile kapiller sayısında olabilecek artışın, beraberinde gerçekleşen hipertrofi ile aynı büyüklüğe sahip olmamasından dolayı kapiller yoğunluğuna yansımıdiği söylenebilir. Hatta bu tür bir antrenmanla kapiller sayısındaki belirgin artışa rağmen kapiller yoğunlukta bir düşüş bile gözlenebilir. Bununla birlikte, kapiller yoğunluktaki bir artış için öncelikli olarak mitokondriyel bir gelişimin gereği de göz ardi edilme-

melidir (66). Iskelet kası kapiller gelimişi üzerine en etkili antrenman modeli ise dayanıklılık antrenmanıdır ve kapillaritede olabilecek değişiklikler egzersizin şiddeti ve süresiyle yakından ilişkilidir (78).

2.9. Kuvvet Antrenmanı ve Anaerobik-Aerobik Enerji Metabolizması

Çok iyi bilinen bir gerçek, enerji elde edilirken adenozin trifosfat (ATP), adenozin difosfat (ADP) ve inorganik fosfatların aracı olmasıdır. Diğer bir gerçek de kasta depolanan ATP'nin miktarının çok az olduğu ve bunun sadece egzersizin başlangıcındaki birkaç saniye için yeterli olabileceğiidir. Dolayısıyle eğer kasılma devam ediyorsa kasın yeni ATP'lere ihtiyacı vardır. Kassal aktiviteler sırasında üç ana enerji sistemi görev yapmaktadır. Bunlardan anaerobik glikoliz ve fosfajen depoları yüksek direnç antrenmanlarında öncelikli olarak başvurulan enerji kaynaklarıdır ve bu iki yolda oksijenin varlığı şart değildir. Üçüncü ve oksijenin gerekliliği olduğu yol ise ağırlık antrenmanlarında enerji eldesi için sıkılıkla başvurulmayan yağ asitleri ve karbonhidratların oksidatif parçalanması ile enerji elde edilmesidir (59, 69).

2.9.1. Anaerobik Glikoliz

Enerjinin oksijen kullanılmadan karbonhidratlardan elde edilmesi anaerobik glikoliz olarak isimlendirilir. Bu yolda fosfofruktokinaz (PFK) ve laktat dehidrogenaz (LDH) gibi iki önemli enzim aracı olar. Yapılan bir çalışmada izokinetik egzersizleri takiben PFK ve LDH enzim aktivasyonlarının arttığı tespit edilirken (12) diğer bir çalışmada (84) antrenman dönemini takiben PFK aktivitesinin düşüğü, LDH aktivitesinin ise değişmediği tespit edilmiştir. Dolayısıyle bir çalışmada (12) yüksek direnç antrenmanlarında uygulanan maksimal kasılmalar için hızlı bir şekilde ATP'ye ihtiyaç olduğundan anaerobik glikoliz metabolizması ve ilgili enzimlerin aktivasyonunda artış olduğu ifade edilirken, diğerinde (84) bu tip antrenmanlarla anaerobik glikoliz metabolizması ve enzimlerinin aktivasyonunda artış olmadığı ifade edilmiştir. Dayanıklılık antrenmanı ile ilgili olarak benzer bir şekilde glikolitik enzim aktivitesinin arttığı (24, 82), azaldığı (31), sedanterler ile benzer olduğu (13) veya antrenman öncesi ile sonrası arasında değişiklik olmadığı (32) şeklinde çelişkili sonuçlar verilmektedir. Bu çelişkili sonuçlar antrenmanın etkisinin deneklerin aktiviteye katılan kaslarındaki tip I ve II lifleri üzerine farklı boyutlarda yansımamanın bir sonucu olabilir. Bilindiği gibi bu liflerin oranı kişiler arasında farklılıklar göstermektedir.

2.9.2. Aerobik Metabolizma

Uzun süreli egzersizlerde bilindiği gibi enerji yağ ve karbonhidratların mitokondrilerde oksidatif yolla yıkılması sonucu sağlanır. Bu konuda yapılan çalışmalar ile aerobik enerji metabolizmasının ölçümünde Krebs Döngüsü'ndeki enzim aktivitelerinin önemli olduğu gösterilmiştir (40). Bu enzimlerdeki artış düşük şiddetli bir egzersizde laktik asitin CO_2 ve $\text{H}_2\text{O}'ya$ kadar okside olmasını kolaylaştırır (78).

Ağır yüksek direnç antrenmanlarını takiben SDH ve MDH enzimlerinin aktivasyonunda bir değişiklik olmadığı ifadesine (81) karşın, izo-kinetik kuvvet antrenmanı (12) ve dayanıklılık antrenmanını (24, 78) takiben bu iki enzimin aktivitesinde artışlar olduğu da araştırmalar tarafından gösterilmiştir. Grimby ve ark.'ları (32) ise MİK'de % 26'lık bir artış tespit ettiler 6 haftalık izometrik egzersizleri takiben egzersiz sırasında kan akımı, ATP, kreatin fosfat (CP) ve glikojen konsantrasyonunda bir değişiklik olmadığı, SDH aktivitesinde bir artış ve laktik asit üretiminde bir azalma olduğunu tespit etmişlerdir. Bu araştırmalar antrenman programından önce ve sonra uyguladıkları ve aynı miktar glikojenin yıkılması gerektiğini düşündükleri testlerde kan akımında değişiklik olmamasına karşın laktik asit miktarında azalma olmasını piruvatın oksidasyon kapasitesindeki artışla açıklamışlardır. Antrenmanın oksidatif enzim aktivitesi üzerine olan etkisinin mitokondri hacmi ile paralel seyrettiği yapılan hayvan çalışmaları ile gösterilmiştir (75). Sonuçta, iskelet kası oksidatif enzimleri veya metabolizmasının orta şiddetli bir egzersize birkaç hafta içerisinde cevap verdiği söylenmek mümkündür (37). Iskelet kasının egzersize ara vermeye de aynı şiddet ve hızda cevap verdiği de bildirilmiştir (37, 51).

2.10. Antrenmana Sinir Sistemi Uyumu

Antrenmana sinir sistemi uyumunu inceleyen çalışmalarda en çok; supraspinal merkezden uzanan yolun son bölümünü oluþan, motor aktiviteyi kontrol eden ve aksonlar yolu ile kas hücrelerine ulaşan bir yapı olan motor ünitelerdeki değişiklikler araştırılmıştır (21). Yapılan yüksek direnç antrenmanlarını takiben maksimal kasılma sırasında motor ünitelerin aktivasyonunun arttığı bu tür çalışmaların sonuçları ile ortaya konmuştur (35, 65). Sekiz hafta süreyle dirsek fleksörlerinde yapılan izotonik egzersizlerle MİK ve motor ünite aktivasyonunda artışlar tespit edilen bir çalışmada kuvvet artışı motor ünite aktivite artışı ve hipertrofi ile açıklanmıştır (65). Diz fleksörlerinde 24 haftalık dinamik egzersizleri takiben de benzer kuvvet ve motor ünite aktivite

artışları tespit edilmiştir (35). Motor ünite aktivasyonundaki artışlar yanında bu tür antrenmanlarla refleks cevapların da geliştiği ifade edilmektedir (74). Böyle bir gelişim için daha çok motor ünitenin olaya katılması ve bu ünitelerin deşarjlarının hızlı olması gerektiği de araştırcılar tarafından vurgulanmaktadır (74).

Kas kasılma kuvveti üzerinde önemli bir etkiye sahip diğer bir faktör de bilindiği gibi kas hücreleri arasındaki uyum veya diğer bir tanımla senkronizasyondur. Uzun süreli yapılan egzersizlerde bir grup kas hücresi aktive olurken diğer bir grubun istirahat halinde olması harekete katılımdaki uyumsuzluk (asynchronization) aktiviteyi daha uzun süre belli bir şiddette sürdürmeli için bir avantaj olabilir. Ancak maksimal kuvvette yapılan bir işte kası aktive eden bütün motor ünitelerin senkron bir şekilde olaya katılması daha çok kas hücre ve grubunun uyarılması ve de kasılması ile sonuçlanır (62, 63). Böylece maksimal veya maksimale yakın bir kuvvet elde edilebilir. Altı haftalık bir yüksek direnç ve ağırlık antrenmanı ile motor ünite senkronizasyonu geliştirilebilir (62).

Bu derlemede ele alınan hipertrofi, hiperplazi ve enzimatik değişiklikler konusunda 1993-94 yıllarında yayınlanmış olan derlemeler incelediğinde, 1990'lı yillardan itibaren yayınlanmış olup bu metinde tartışılan parametrelere farklı yorumlar getirebilecek veya katkı sağlayacak çalışmalara rastlanamamıştır (1, 50, 89). Bu derlemeler incelediğinde, 1990'lı yillardan itibaren bu tür antrenmanların myozin izoformları (1), protein sentezi ve kas-sinir sistemi üzerine olan etkileri (50) ve eksantrik ekzersizlerin etkileri (48) gibi konularda literatüre katkılar sağlandığı gözlenmektedir. Bu bilgiler ışığında, yüksek direnç antrenmanına iskelet kasının uyumu konusunda bu tür parametreleri içeren derlemelerin hazırlanmasının, bu yazıya katkı sağlayacağı düşündürmektedir.

KAYNAKLAR

1. Abernethy PJ, Jürimae J, Logan PA, et al.: Acute and chronic response of skeletal muscle to resistance exercise. Sports Med 17: 22-38, 1994.
2. Anderson P, Henriksson J: Training induced changes in sub-groups of human type II skeletal muscle fibres. Acta Physiol Scand 99: 123-5, 1977.

3. Anderson P, Henriksson J: Capillary supply of the quadriceps femoris muscle in man: adaptive response to exercise. *J Physiol (London)* 270: 677-90, 1977.
4. Baldwin KM, Cooke DA, Cheadle WG: Time course adaptations in cardiac and skeletal muscle to different running programs. *J Appl Physiol* 42: 267-72, 1977.
5. Baldwin KM, Winder WW, Terjung RL, et al.: Glycolytic enzymes in different types of skeletal muscle: adaptation to exercise. *Am J Physiol* 225: 962-6, 1973.
6. Bonde-Petersen F: Muscle training by static, concentric and eccentric contractions. *Acta Physiol Scand* 48: 406-16, 1960.
7. Bonde-Petersen F, Gradual H, Hausen JW, et al.: The effect of varying the number of muscle contractions on dynamic muscle training. *Eur J Appl Physiol* 18: 468-73, 1961.
8. Berger RA: Optimum repetitions for development of strength. *Res Q Exerc Sport* 33: 334-8, 1962.
9. Brooke MH, Kaiser KK: Muscle fiber types: How many and what kind? *Arch Neurol* 23: 369-79, 1970.
10. Brown MD, Cotter MA, Hudlicka O, et al.: The effects of different patterns of muscle activity on capillary density, mechanical properties and structure of slow and fast rabbit muscles. *Pflugers Arch* 361: 241-50, 1976.
11. Bruke RE, Levin DN, Tasiris P et al.: Physiological types and histochemical profiles in motor units of the cat gastrocnemius. *J Physiol* 234: 723-48, 1973.
12. Costill DL, Coyle EF, Fink WF, et al.: Adaptation in skeletal muscle following strength training. *J Appl Physiol* 46: 96-9, 1979.
13. Costill DL, Daniels J, Evans W, et al.: Skeletal muscle enzymes and fiber composition in male and female track athletes. *J Appl Physiol* 40: 149-54, 1976.
14. Davies CTM, Young K: Effect of training at 30 and 100 % maximal isometric force (MVC) on the contractile properties of the triceps surae in man. *J Physiol (London)* 336: 22-3P, 1983.
15. De Lorme TL: Restoration of muscle power by heavy resistance exercise. *J Bone Joint Surg* 27: 645-67, 1945.
16. Dons B, Bollerup K, Bonde-Petersen, et al.: The effect of weight-lifting exercise related to muscle fibre composition and muscle cross-sectional area in humans. *Eur J Appl Physiol* 40: 95-106, 1979.

17. Dubowitz V, Brooke MH: Muscle biopsy: a modern approach. In: Major Problems in Neurology. WB Saunders, Philadelphia, vol. 2, 1973.
18. Edwards RHT, Jones DA, Newham DJ: Low frequency stimulation and changes in human muscle contractile properties. *J Physiol (London)* 328: 29P, 1982.
19. Engel WK: The essentiality of histo-and cyto-chemical studies of skeletal muscle in investigation of neuromuscular disease. *Neurology (Minneapolis)* 12: 778-94, 1962.
20. Eriksson E, Haggmark T, Kiessling KH, et al.: Effect of electrical stimulation on human skeletal muscle. *J Sports Med* 2: 18-22, 1981.
21. Freund HJ: Motor unit and muscle activity in voluntary motor control. *Physiol Rev* 63: 387-436, 1983.
22. Fugl-Meyer AR, Eriksson A, Sjöström M, et al.: Is muscle structure influenced by genetical or functional factors? *Acta Physiol Scand* 114: 277-81, 1982.
23. Fukanaga T: Die absolute muskerkratunale das muskel-krafttraining. *Sportarzt und Sportmed* 11: 255-65, 1976.
24. Gollnick PD, Armstrong RB, Saltin B, et al.: Effect of training on enzyme activity and fiber composition of human skeletal muscle. *J Appl Physiol* 34: 107-11, 1973.
25. Gollnick PD, Armstrong RB, Saubert CW IV, et al.: Enzyme activity and fiber composition in skeletal muscle of untrained and trained men. *J Appl Physiol* 33: 312-9, 1972.
26. Gollnick PD, King D: Effect of exercise and training on mitochondria of rat skeletal muscle. *Am J Physiol* 216: 1502-6, 1969.
27. Gollnick PD, Matoba H: The muscle fiber composition of skeletal muscle as a predictor of athletic success. *Am J Sports Med* 12: 212-7, 1984.
28. Gollnick PD, Timson BF, Moore RL, et al.: Muscular enlargement and number of fibers in skeletal muscle of rats. *J Appl Physiol* 50: 936-43, 1981.
29. Gonyea WF, Erickson GC: Experimental model for study of exercise induced skeletal muscle hypertrophy. *J Appl Physiol* 40: 630-3, 1976.
30. Gonyea WF, Sale DG, Gonyea FB, et al.: Exercise induced increases in muscle fiber number. *Eur J Appl Physiol* 54: 1292-7, 1983.
31. Green HJ, Thomson JA, Daub WD, et al.: Fiber composition, fiber size, and enzyme activities in vastus lateralis of elite athletes involved in high intensity exercise. *Eur J Appl Physiol* 41: 109-18, 1979.

32. Grimby B, Bjorn trop M, Fahlen TA, et al.: Metabolic effects of isometric training. *Scand J Clin Lab Invest* 31: 301-5, 1973.
33. Grimby G, Heijne CV, Hook O, et al.: Muscle strength and endurance after training with repeated maximal isometric contractions. *Scand J Rehab Med* 5: 118-23, 1973.
34. Haggmark T, Jansson E, Suane B: Cross-sectional area of the thigh muscle in man measured by computed tomography. *Scand J Clin Lab Invest* 38: 355-60, 1978.
35. Hakkinen K, Komi PV and Alen M: Effect of explosive type strength training on isometric force-and relaxation-time, electromyographic, and muscle fibre characteristics of leg extensor muscles. *Acta Physiol Scand* 125: 587-600, 1985.
36. Heilmann C, Pette D: Molecular transformations in sarcoplasmic reticulum of fast-twitch muscle by electro-stimulation. *Eur J Biochem* 93: 437-46, 1979.
37. Henriksson J, Reitman JS: Time course of changes in human skeletal muscle succinate dehydrogenase and cytochrome oxidase activities and maximal oxygen uptake with physical activity and inactivity. *Acta Physiol Scand* 99: 91-7, 1977.
38. Hermansen L, Wachtlova M: Capillary density of skeletal muscle in well-trained and untrained men. *J Appl Physiol* 30: 860-3, 1971.
39. Hettinger T: Physiology of Strength. Charles Thomas, Springfield, Illinois, 1961.
40. Holloszy JO, Booth FW: Biochemical adaptations to endurance exercise in muscle. *Ann Rev Physiol* 18: 273-8, 1976.
41. Ikai M, Fukanaga T: Calculation of muscle strength per unit cross-sectional area of human muscle by means of ultrasonic measurements. *Eur J Appl Physiol* 26: 26-32, 1968.
42. Ikai M, Fukanaga T: A study on training effect on strength per unit cross-sectional area of muscle by means of ultrasonic measurements. *Eur J Appl Physiol* 28: 173-80, 1970.
43. Ikai M, Yabe K: Training effect of muscular endurance by means of voluntary and electrical stimulation. *Eur J Appl Physiol* 28: 55-60, 1969.
44. Ingjer F: Effect of endurance training on muscle fibre ATPase activity, capillary supply and mitochondrial content in man. *J Physiol (London)* 294: 419-32, 1979.
45. Ingjer F, Brodal P: Capillary supply of skeletal muscle fibers in un-

- trained and endurance trained women. *Eur J Appl Physiol* 38: 291-9, 1978.
46. Jansson E, Sjödin B, Tesch P: Changes in muscle fibre type distribution in man after physical training: a sign of fibre type transformation? *Acta Physiol Scand* 104: 235-7, 1978.
47. Karlsson J, Komi PV, Viitasalo JHH: Muscle strength and muscle characteristics in monozygous and dizygous twins. *Acta Physiol Scand* 106: 319-25, 1979.
48. Kellis E, Baltzopoulos V: Isokinetic eccentric exercise. *Sports Med* 19: 202-22, 1995.
49. Komi PV, Viitasola JT, Rauramaa R, et al.: Effect of isometric strength training on mechanical, electrical and metabolic aspects of muscle function. *Eur J Appl Physiol* 40: 45-55, 1978.
50. Kraus WM, Torgan CE, Taylor D: Skeletal muscle adaptation to chronic low-frequency motor nerve stimulation. *Exercise and Sports Sciences Reviews* 22: 313-60, 1994.
51. Larsson L, Ansved T: Effects of long-term physical training and detraining on enzyme histochemical and functional skeletal muscle characteristics in man. *Muscle Nerve* 8: 714-22, 1985.
52. Larsson L, Tesch PA: Motor unit fiber density in extremely hypertrophied skeletal muscles in man. *Eur J Appl Physiol* 55: 130-6, 1986.
53. Luith JM, Howald H, Clasen H, et al.: Structural changes in skeletal muscle tissue with heavy resistance exercise. *Int J Sports Med* 7: 123-7, 1986.
54. MacDougall JD, Elder GCB, Sale DG, et al.: Effects of strength training and immobilisation of human muscle fibres. *Eur J Appl Physiol* 43: 25-34, 1980.
55. MacDougall JD, Sale DG, Alway SE, et al.: Muscle fiber number in biceps brachii in body builders and control subjects. *J Appl Physiol* 57: 1399-403, 1984.
56. MacDougall JD, Sale DG, Elder GCB, et al.: Muscle ultrastructural characteristics of elite powerlifters and bodybuilders. *Eur J Appl Physiol* 48: 117-26, 1982.
57. MacDougall JD, Sale DG, Elder G, et al.: Ultrastructural properties of human skeletal muscle following heavy resistance training and immobilisation. *Med Sci Sports* 8: 72-3, 1986.

58. MacDougall JD, Sale DG, Moroz JR, et al.: Mitochondria volume density in human skeletal muscle following heavy resistance training. *Med Sci Sports* 11: 164-6, 1979.
59. McCafferty WB, Horvath SM: Specificity of exercise and specificity of training: a subcellular review. *Res Q Exerc Sport* 48: 358-71, 1977.
60. McDonagh MJN, Davies CTM: Adaptive response of mammalian skeletal muscle to exercise with high loads. *Eur J Appl Physiol* 52: 139-45, 1984.
61. McDonagh MJN, Hayward CM, Davies CTM: Isometric training in human elbow muscles. *J Bone Joint Surgery* 65: 355-8, 1983.
62. Milner-Brown HS, Stein RB, Lee RG: Synchronization of motor units. *Physiol Can* 4: 193, 1973.
63. Milner-Brown HS, Stein RB, Yemin R: The orderly recruitment of human motor units during voluntary contractions. *J Physiol (London)* 230: 359-70, 1973.
64. Moritani T, DeVries HA: Potential for gross muscle hypertrophy in older men. *J Gerontol* 35: 672-82, 1980.
65. Moritani T, DeVries HA: Neural factors vs hypertrophy in time course of muscle strength gain. *Am J Phys Med Rehabil* 58: 115-30, 1979.
66. Muller W: Subsarcolemmal mitochondria and capillarization of soleus muscle fibers in young rats subjected to an endurance training. *Cell Tissue Res* 174: 367-89, 1976.
67. Needham DM: Red and white muscle. *Phsiol Rev* 6: 1-27, 1926.
68. Nygaard-Jensen E, Nielsen H, Saltin B: Number of muscle fibers in human muscle-determined in vivo. *Acta Physiol Scand (Suppl)* 473: 37, 1979.
69. Pette D, Muller W, Leisner E, et al.: Time dependent effects on contractile properties, fibre population, myosin light chains and enzymes of energy metabolism in intermittently and continuously stimulated fast twitch muscle of rabbit. *Pfluegers Arch* 364: 103-12, 1976.
70. Pette D, Smith ME, Staudte HW, et al.: Effects of long term electrical stimulation on some contractile and metabolic characteristics of fast rabbit muscles. *Pfluegers Arch* 338: 257-72, 1973.

71. Pette D, Vrbova G: Neural control of phenotypic expression in mammalian muscle fibres. *Muscle Nerve* 8: 676-89, 1985.
72. Prince FF, Hikida RS, Hagerman FC: Human muscle fiber types in power lifters, distance runners and untrained subjects. *Pfluegers Arch* 363: 19-26, 1976.
73. Romero JA, Sanford TL, Schroeder RV, et al.: The effects of electrical stimulation of normal quadriceps on strength and girth. *Med Sci Sports Exerc* 14: 194-7, 1982.
74. Sale DG, MacDougall JD, Upton A, et al.: Effect of strength training upon motoneuron excitability in man. *Med Sci Sports Exerc* 15: 57-62, 1983.
75. Salmons S, Henriksson J: The adaptive response of skeletal muscle to increased use. *Muscle Nerve* 4: 94-105, 1981.
76. Saltin B, Blomqvist B, Mitchell JH, et al.: Response to exercise after bed rest and after training. *Circulation* 38: 860-3, 1968.
77. Schantz P: Capillary supply in hypertrophied human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 114: 635-7, 1982.
78. Schantz PG: Plasticity of human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* (Suppl 558), Vol 2, 1986.
79. Smith D: Miniature stimulator for chronic stimulation. *Pflugers Arch* 376: 93-5, 1978.
80. Srerter FA, Pinter K, Jolesz F: Fast to slow transformation of fast muscles in response to long term phasic stimulation. *Exp Neurol* 75: 95-102, 1982.
81. Staron R, Hikida RS, Hagerman FC, et al.: Human skeletal muscle fibre type adaptability to various workloads. *J Histochem Cytochem* 32: 146-52, 1984.
82. Suominen H, Heikkinen E, Liesen H, et al.: Effect of 8 weeks endurance training on skeletal muscle metabolism in 56-to 70-year old sedentary men. *Eur J Appl Physiol* 37: 173-80, 1970.
83. Tesch PA, Karlsson J: Muscle fibre types and size in trained and untrained muscle of elite athletes. *J Appl Physiol* 59: 1716-20, 1985.
84. Tesch PA, Komi PV, Hakkinen K: Enzymatic adaptations consequent to long term strength training. *Int J Sports Med* (Suppl) 8: 66-9, 1987.
85. Tesch PA, Thorsson A, Kaiser P: Muscle capillary supply and fiber type characteristics in weight and power lifters. *J Appl Physiol* 56: 35-8, 1984.

86. Thorstensson A, Hulten B, Von Dobeln W et al.: Effect of strength training on enzyme activities and fibre characteristics in human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 96: 392-8, 1976.
87. Thorstensson A, Karlsson J, Viitasalo JHT, et al.: Effect of strength training on EMG of human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 98: 232-6, 1976.
88. Varnauskus E, Björntorp P, Fahlen M, et al.: Effects of physical training on exercise blood flow and enzymatic activity in skeletal muscle. *Cardiovasc Res* 4: 418-22, 1970.
89. White TP, Devor ST: Skeletal muscle regeneration and plasticity of grafts. *Exercise and Sport Sciences Reviews* 21: 263-95, 1993.