ヒト生体における腓腹筋内側頭の腱組織の粘弾性

久保 啓太郎 川上 泰雄 金久 博昭 福永 哲夫

VISCO-ELASTIC PROPERTIES OF TENDON STRUCTURES IN HUMAN MEDIAL GASTROCNEMIUS MUSCLE

KEITARO KUBO, YASUO KAWAKAMI, HIROAKI KANEHISA and TETSUO FUKUNAGA

Abstract

The purpose of this study was to investigate the viscoelastic properties of tendon structures in humans. Elongation of the tendon and aponeurosis of medial gastrocnemius muscle (MG) was directly measured by ultrasonography, while subjects ($N=12$) performed ramp isometric plantar flexion up to the voluntary maximum, followed by a ramp relaxation. The relationship between estimated muscle force (F_f) and tendon elongation (dL) was fitted to a linear regression, the slope of which was defined as stiffness of the tendon structures. The hysteresis was calculated as the ratio of the area within the F_f - dL loop (elastic energy dissipated) to the area beneath the load portion of the curve (elastic energy input). The resulting F_f - dL relationship was non-linear in form, as previously reported on animal and human tendons in vitro. The mean stiffness was 24.0 ± 5.6 N/mm. However, there was a considerable inter-subject variability (15.8 to 36.8 N/mm). The Young's modulus, i. e., the slope of the stress-strain curve, was 280 MPa, which tended to be lower than the previously reported values for human tendons. It was also found that the strain of the tendon structures was homogeneously distributed along its length. The mean hysteresis (energy dissipation) was $23.4 \pm 12.4\%$. However, again there was a considerable inter-subject variability (8.7 to 39.3%). The present results indicated that the tendon structures of human MG was considerably compliant and its hysteresis was in accordance with previously reported values.

(Jpn. J. Phys. Fitness Sports Med. 1999, 48 : 597-606)

key words : stiffness, hysteresis, human tendon, ultrasonography

I. 緒 言

腱組織は粘弾性を有し、筋線維が発揮した張力を関節に伝達する際に大きな影響を及ぼすことが動物を用いた実験により示されてきた^{1,2)}。このような腱の特性は筋線維の「力-長さ」及び「力-速度」関係に大きな影響を及ぼすことが推察され、ヒトの身体運動のメカニズムを考察する上で重要な因子になることが考えられる。

腱の弾性については、動物やヒト屍体を用いた引っぱり試験による実験から多くの知見が得られている^{3,4)}。それらの実験結果から得られたステIFFネスやヤング率は、ヒトの身体運動中の筋・腱の動態を推定するモデルに適用されてきた^{5,6)}。しかし、動物とヒトではその形状や大き

さが異なり、屍体標本は薬品などにより萎縮や特性の変化が起きていることが推測される。さらに、動物のみならずヒトを用いた実験においても等尺性収縮中の筋線維の短縮量から、ヒト生体の腱及び腱膜が摘出腱よりもコンプライアントであることが示唆されている^{7,8)}。従って、ヒト生体における弾性特性を知ることは、ヒトの身体運動中のメカニズムを詳細に検討する上で重要な意味を持つものと思われる。

一方、腱の有する粘性は、伸張と弛緩を繰り返す際のストレス-ストレイン関係においてヒステリシスを生じさせる^{9,10)}。このヒステリシスの量は「伸張-短縮サイクル」運動中において腱に蓄えられた弾性エネルギーが熱として消失する量と関係があると考えられている^{11,12)}。しかしな

がら、腱のヒステリシスに関する知見は弾性に比して少なく、ヒト生体については不明である。

近年、超音波法を用いることにより、ヒト生体の安静中のみならず、筋収縮中の筋・腱複合体の動態が観察可能となってきた^{7,13,14)}。Fukashiro et al.¹³⁾ 及び Ito et al.¹⁴⁾ は足背屈の等尺性収縮中における前脛骨筋の深部腱膜の伸張量から、ヒト生体の腱組織の弾性が測定可能であることを示している。そこで本研究では、足底屈中における腓腹筋内側頭の深部腱膜の挙動から、腱組織の弾性及びヒステリシスの測定法の妥当性について検討することを目的とした。

II. 方 法

A. 被検者

被検者は健康な成人男性12名(年齢; 24.6 ± 0.9 yrs, 身長; 170.8 ± 6.4 cm, 体重; 66.3 ± 7.3 kg)であった。被検者には事前に、実験に関する説明を充分に行った後に参加の同意を得た。

B. 力の測定

被検者は通常のウォーミングアップの後、筋力測定器(Myolet, Asics)を用いて伏臥位姿勢にてストラップを用いて体幹部を固定された。筋力計と足関節の回転中心を一致させ、足角度 90° (解剖学的位置)の位置で足部をアタッチメントに固定した。被検者には最大下の強度で練習を行わせ、

実験プロトコールに慣れさせた。運動課題は等尺性の足底屈運動を安静から最大筋力発揮(MVC)まで約5秒間で達し、その後約5秒間で安静まで戻すようなランプ状の力発揮であった。間に十分な休息を挟んで最低2回行わせた。なお、以下に示す値は2回の試行の平均値である。発揮トルクは1000 HzでA/D変換しコンピュータに取り込んだ。

C. 深部腱膜伸張量の測定

力発揮を行わせている際の腓腹筋内側頭(MG)の縦断画像を超音波診断装置(SSD-2000)を用いて30 Hzにて撮影し、トルク信号と同期させるためにタイマーを入れてビデオ録画した。測定箇所は下腿長の近位30%の位置とし、収縮中に筋厚の変化が少なく、深部腱膜が超音波画像の中で水平に写し出される筋腹中央付近とした。発揮張力の上昇とともに、筋束と深部腱膜の交点(p)が、近位方向に移動していく様子が観察された(図1)。得られた超音波画像を33 ms毎にプリントアウトし、pの移動距離(ΔL)を計測した。なお、筋収縮中において、皮膚とプローブの間に置いたリファレンス(k)の移動がなかったことにより、皮膚上におけるプローブの移動はなかったものと判断した。また、浅部腱膜と筋束の交点の移動はみられなかったことから、 ΔL は遠位腱及び深部腱膜の測定部位における伸張量と考えた^{13,14)}。

Fig. 1. Ultrasonic images of medial gastrocnemius muscle.

D. 弾性及びヒステリシスの計算

発揮トルク (TQ) は以下の式により, 筋張力 (Ff) に変換した.

$$Ff = k \cdot TQ \cdot MA^{-1}$$

k は下腿三頭筋群における MG の生理学的横断面積 (PCSA) の相対比であり¹⁵⁾, 下腿三頭筋の発揮張力に占める MG の貢献度 (%) とした. MA は足角度 90° におけるアキレス腱のモーメントアーム¹⁶⁾である.

Ff と ΔL の関係は図 2 に示すように, 低い張力レベルでは ΔL が大きく, 張力レベルが上昇するにつれて, ΔL が小さくなる傾向がみられた. 本研究では, Ff- ΔL 曲線における 10% MVC 毎 ($\pm 10\%$ MVC) の傾き ($\Delta Ff / \Delta L$) を算出した. また, 20% MVC 以上の張力レベルにおける腱組織の弾性係数を一定とする Morgan¹⁷⁾ のモデルに従い, 20~100% MVC の範囲内における傾きを各個人のステイフネス (N/mm) として算出した. さらに, MVC までの Ff- ΔL 曲線下の面積から弾性エネルギー (Ee) を算出した.

また, 筋張力を下降させていく際の Ff と ΔL の変化も上述と同様に測定及び分析を行い, その ΔFf - ΔL 曲線下の面積 (E_{eT}) を算出し, 次式によりヒステリシス (H) を算出した.

$$H(\%) = \{(Ee - E_{eT}) / Ee\} \times 100$$

E. 弾性に及ぼす部位差の影響

6 名の被検者 (25.2 $\pm$ 1.4 yrs, 167.6 $\pm$ 6.6 cm, 66.2 $\pm$ 7.5 kg) について, 下腿長近位 20 及び 40% の位置に超音波プローブを装着して, 上述と同様の測定を行った. 但し, 分析は筋張力の上昇時, すなわち弾性特性についてのみ算出した. なお, ΔL は皮膚上で確認されたアキレス腱の停止部から測定箇所までの距離で徐することによりストレインに変換した¹⁴⁾.

F. 弾性及びヒステリシスに及ぼす筋張力変化速度の影響

前項 (測定 E.) と同様の 6 名の被検者について, 安静から MVC 発揮までの筋張力の上昇時, 及び MVC 発揮から安静までの筋張力の下降時, それぞれの筋張力変化速度を変えてステイフネスとヒステリシスを比較した. まず, 安静から MVC 発揮までの筋張力上昇時の時間を 3, 5 及び 10 秒の 3 条件として, 上述と同様の方法によりステイフネスを算出した. 次に, 安静から MVC 発揮までは 5 秒間で筋張力を上昇させ, その後の MVC 発揮から安静までの筋張力下降時の時間を 3, 5 及び 10 秒の 3 条件として, 上述と同様の方法によりヒステリシスを算出した.

G. ステイフネス及びヒステリシスの測定における再現性

ステイフネス及びヒステリシスの測定における再現性については, 1 人の被検者について, 6 回の測定による値の変動係数 (CV) を求めることにより確認した. さらに, 全被検者について, 同日内において 2 回の測定を行って, 算出されたステイフネス及びヒステリシスの再現性を対応のある T 検定, ピアソンの相関係数, 及び変動係数により確認した.

H. 統計処理

各測定項目の値はすべて平均 $\pm$ 標準偏差で示した. 10% MVC 毎の傾きについては繰り返しのあ

Fig. 2. Typical example of relationship between muscle (Ff) and tendon elongation (dL).

る一元配置の分散分析, 3カ所の部位における ΔL 及び3種の筋張力変化速度条件におけるステイフネス及びヒステリシスについては二元配置の分散分析(筋張力 $\times$ 測定部位)を行い, 要因に有意差が認められた場合には Tukey-HSD 法によって各々の有意性の検定を行った. 有意水準は5%未満とした.

Ⅲ. 結 果

図3に, F_f - ΔL 関係 ($N=12$) を示した. MVC は 132.6 ± 32.5 Nm であり, MVC 発揮時の ΔL (ΔL_{max}) は 24.2 ± 4.1 mm であった. 低い張力レベルでは ΔL が大きく, 張力レベルが高まるにつれて ΔL が小さくなる傾向を示した. 20~100% MVC の範囲における傾き(ステイフネス)は, 15.8~36.8 N/mm の範囲にわたり, 平均で 24.0 ± 5.6 N/mm であった. Ee 及び体重 1 kg あたりの Ee は 5.2 ± 2.5 J, 0.08 ± 0.03 J/kg であった.

図4に, % MVC と 10% MVC 毎($\pm 10\%$ MVC)の傾き($\Delta F_f / \Delta L$)との関係 ($N=12$) を示した. $\Delta F_f / \Delta L$ は, 張力の上昇に従い 50% MVC まで有意に増加し, その後の変化には有意な差が認められなかった. 20% MVC において 15.5 ± 6.1

Fig. 3. The relationship between F_f and dL . Values are mean $\pm$ SD.

Fig. 4. The relationship between force level (% MVC) and dF_f/dL at every 10% MVC. Values are mean $\pm$ SD. * $p < 0.05$, significantly different from prior to force level.

Fig. 5. The relationship between %MVC and dL at increasing and decreasing force. Value are mean $\pm$ SD.

N/mm であり, 100% MVC において 28.5 ± 9.7 N/mm であった.

図5に発揮張力を上昇及び下降させた際の % MVC と ΔL の関係 ($N=12$) を示した. そのヒステリシスは, 8.7から39.3%の範囲にわたり, 平

均で $23.4 \pm 12.4\%$ であった。

6名の被検者による下腿長20% (近位), 30% (中央) 及び40% (遠位) 部位における Ff と ΔL の関係を図6-Aに示した。どの張力レベルにおいても近位部位が最も ΔL が大きく、中央部位、遠位部位の順であった。135 N 以上において近位部

位における ΔL が他の部位よりも有意に大きな値を示した。図6-Bには、3つの部位における Ff とストレインの関係を示した。Ff- ΔL 関係とは異なり、3つの箇所によるストレインはほぼ同様の値を示し、有意な差は認められなかった。

6名の被検者による3種の筋張力変化速度での張力上昇時の Ff と ΔL の関係(図7-A) 及び張

Fig. 6. A ; The relationships between Ff and dL in proximal, central and distal parts. B ; The relationships between Ff and strain in proximal, central and distal parts. Values are mean $\pm$ SD.

* $p < 0.05$, significantly different between proximal part and the other two parts.

Fig. 7. A ; The relationships between Ff and dL at different increasing speed (3, 5, 10 sec). B ; The relationships between %MVC and dL at different decreasing speed (3, 5, 10 sec).

力下降時の % MVC と ΔL の関係(図7-B)を示した。3秒, 5秒及び10秒間で安静から MVC 発揮まで筋張力を上昇させた時のステイフネスは, それぞれ 20.1 ± 5.2 N/mm, 18.8 ± 4.8 N/mm, 及び 19.3 ± 4.4 N/mm であり, 3条件の間に有意な差は認められなかった。同様に, 3秒, 5秒及び10秒間で MVC 発揮から安静まで筋張力を下降させた時のヒステリシスは, それぞれ $26.1 \pm 12.8\%$, $25.9 \pm 10.5\%$, 及び $24.6 \pm 11.7\%$ であり, 3条件の間に有意な差は認められなかった。

1人の被検者について6回の測定によるステイフネス及びヒステリシスの値の CV は, ステイフネスが8%, ヒステリシスが16%であった。さらに, 全被検者の2回の測定によるステイフネスは, 有意な差は認められず ($p > 0.05$), 相関係数 $r = 0.90$ ($p < 0.01$), 変動係数は5%であった。同様に, 全被検者の2回の測定によるヒステリシスは, 有意な差は認められず ($p > 0.05$), 相関係数 $r = 0.86$ ($p < 0.01$), 変動係数は11%であった。

IV. 考 察

本研究で求められたヒト生体における腱組織の「力-長さ」関係は, 図3に示すように動物やヒト屍体の摘出腱を用いた先行研究の報告と同様であった^{3,4)}。しかし, 図4に示すように「力-長さ」関係における傾きは筋張力の増加とともに上昇する傾向がみられた。本研究では20~100% MVC の範囲における傾き ($\Delta F / \Delta L$) をステイフネスとした。すなわち, この値は生理的範囲の発揮張力レベルにおける腱組織のステイフネスの平均値であると考えられる。これまでは, 動物やヒト屍体の摘出腱を用いた実験から測定された値に頼らざるを得なかった。しかしながら, 本手法により求められるヒト生体における腱組織のステイフネスは, 歩・走などのヒトの実際の身体運動中における筋・腱複合体の動態を推定する場合において非常に有用性が高いものと思われる。

本研究では1名の被検者について, 6回の測定におけるステイフネス及びヒステリシスの値の CV はステイフネスが8%, ヒステリシスが

16%であった。さらに, 全被検者における2回の測定によるステイフネス及びヒステリシスの値からも再現性の高いことが示された。同様に, 我々は外側広筋の腱組織におけるステイフネスの測定に関して, 14名の被検者について2回の測定を行い, 2回の値に有意な差がなく, 相関係数が $r = 0.89$ ($p < 0.01$) 及び CV が5.6%であることを報告している¹⁸⁾。一方, Wilson et al.¹⁹⁾ 及び Walshe et al.²⁰⁾ はヒトの筋・骨格系全体に固有の振動を与え, その応答からステイフネスを算出する方法を提唱し, 2回の測定によるステイフネスの値の再現性について相関係数が $r = 0.89 \sim 0.94$ 及び CV が8%であったことを報告している。従って, 本研究の手法に関してステイフネス及びヒステリシスの測定の再現性は, これまで報告されてきた他のヒト生体における筋・腱の弾性の測定におけるそれと同様であることが示された。

本研究で測定されたステイフネスは, $15.8 \sim 36.8$ N/mm の範囲にわたり, 平均で 24.0 ± 5.6 N/mm であった。これまで様々な手法や被検筋を用いてステイフネスが測定されてきたが, それらと比較するためには腱の断面積や長さを考慮する必要がある。Ito et al.¹⁴⁾ は本研究と同様の手法により前脛骨筋腱の「力-長さ」関係を求め, さらに前脛骨筋腱の横断面積及び腱停止部から測定箇所までの距離によりストレス-ストレイン関係に変換しヤング率を試算している。そこでこの方法に従い, アキレス腱の横断面積²¹⁾ 及びアキレス腱停止部から測定箇所までの距離を用いてストレス-ストレイン関係を求めた。その結果, 本研究におけるヤング率は約280 MPa となった。摘出腱を用いた先行研究によると, ヤング率は600~1800 MPa と広範囲にわたり, 平均で1200 MPa とされている^{9,22)}。ヒトの下肢の腱に限定すると500~1000 MPa の範囲内であり, 本研究の値は摘出腱の値よりも低い傾向であった。その原因として, 以下の2つのことが考えられる。1つ目は, これまで報告されてきたヤング率は, 引っぱり試験による標本の破壊までの値であることが挙げられる。Lieber²³⁾ は生理的範囲内における

ヤング率は先行研究の値のおよそ 1/10 (188 MPa) になることを報告している。2 つ目は、腱膜の影響が考えられる。弾性要素の大部分は腱組織に存在することが知られている²⁴⁾が、その腱組織は解剖学的には外部腱と筋内に入り込んだ腱膜とに区分される。等尺性収縮、すなわち筋・腱複合体の長さには変化のみられない収縮中においても、ヒト生体の外側広筋⁷⁾や腓腹筋内側頭⁸⁾において筋線維が約 30% 前後の短縮量を示すことが報告され、生体における腱組織、特に腱膜が非常にコンプライアントな性質を有することが示唆されている。しかしながら、外部腱と比較して、腱膜の力学的特性に関する報告は少ない^{23, 25, 26)}。その中で、Lieber²³⁾は腱の最大伸張量が 2% に対して腱膜のそれは 8% になることを示している。さらに、Ettema and Huijg²⁵⁾はラット MG の腱膜が 9~10% の伸張を示すことを報告している。本研究の ΔL をストレインに変換すると約 9% になり、先行研究で報告されてきた値に近似する。さらに、本研究で測定された ΔL は外部腱及び腱膜の伸張量を表していることから、両者の特性を併せたものが反映していることが考えられる。

さらに、本研究では下腿の長軸方向に沿って、近位、中央及び遠位部で ΔL 及びストレインを比較した。その結果、 ΔL はアキレス腱停止部から最も遠い近位部位が最も大きい値を示した。従って、本手法を用いて弾性を測定する場合には測定箇所を厳密に定める必要性が示唆された。しかし、アキレス腱停止部から測定箇所までの距離で徐したストレインには有意な差は認められなかった。これまで腱膜のストレインの部位差に関して、骨格筋のモデル²⁷⁾及び動物を用いた実験^{26, 28)}により報告されてきた。例えば、Trestik and Lieber²⁸⁾は最大張力下での腓腹筋腱膜のストレインは近位部のみ大きな値を示すものの、その他の部位では均一であることを示している。一方、Zuurbier et al.²⁶⁾は腱膜の部位差について検討し、両端に比して中央部がステイフな特性を有することを報告している。本研究では、腱膜のストレインには部位差が存在しないことが示された。しかしながら、ストレインの部位差が超音波法の測

定誤差に埋もれている可能性も否定できないため、この点に関しては今後さらに詳細な検討を加えていく予定である。

腱の有する粘性は、伸張と弛緩を繰り返す際のストレス・ストレイン関係においてヒステリシスを生じさせ、その値は 3~25% の広い範囲にわたることが報告されている^{9~11, 29, 30)}。Ker¹⁰⁾はヒツジの足底屈筋腱のヒステリシスを調べ、平均 7% であることを報告している。さらに、Bennet et al.⁹⁾は 10 種の哺乳動物の腱のヒステリシスについて 5.5~10% であることを示している。近年では、Pollock et al.¹¹⁾が広範囲にわたる体格の動物の腱を対象にヒステリシスを測定したところ、3~20% の範囲に分布し平均で 9.3% であったことを報告している。一方、ヒトの腱を用いた実験では、Hubbard and Soutas²⁹⁾が 25%、Schwerdt³⁰⁾が 24% と報告している。本研究で測定されたヒステリシスは、8.7 から 39.3% の範囲にわたり、平均で $23.4 \pm 12.4\%$ であった。従って、これまで報告されてきた摘出腱による値の範囲内であった。また、このヒステリシスは伸張-短縮サイクル運動において、伸張期に腱に蓄えられた弾性エネルギーが、続く短縮期に再利用される際に、internal damping (筋内減衰) により主に熱として消失する部分に相当すると考えられている^{9~11)}。例えば、ヒステリシスが 20% の腱においては、蓄えられた弾性エネルギーの 80% が再利用されることを意味するものである。すなわち、ヒトの身体運動でよくみられる伸張-短縮サイクル運動における弾性エネルギー再利用について、これまでは弾性が主に考慮されてきたが、ヒステリシスも重要な因子として考える必要があることを示唆している。さらに、本手法を用いることで、ヒトの身体運動中の筋・腱複体の動態を検討する上で、腱組織の弾性のみならずヒステリシスをも考慮することにより、さらなる詳細なメカニズムの解明に寄与することが期待される。

さらに、腱組織は粘弾性を有することから、腱組織の伸張速度、すなわち筋張力変化速度にステイフネスやヒステリシスなどの測定結果が影響されることが予想される。本研究では、安静から

MVC 発揮までの筋張力上昇, 及び MVC 発揮から安静までの筋張力下降の時間を 3, 5 及び 10 秒間の 3 条件で比較した。その結果, 3 条件におけるステイフネス及びヒステリシスには有意な差が認められなかった。Blevins et al.³¹⁾ 及び Haut TL and Haut RC³²⁾ は 0.5%/秒から 100%/秒の伸張速度の範囲内におけるステイフネスに有意な差がみられないことを報告している。同様に, Ker¹⁰⁾ は 0.22~11 Hz の引っぱり試験の周波数域においてヤング率とヒステリシスが影響を受けないことを示している。我々が用いた筋張力変化速度を腱組織の伸張速度に変換するとおよそ 2.5~7 mm/秒であり, Blevins et al.³¹⁾ 及び Haut TL and Haut RC³²⁾ の報告で用いられた伸張速度 (0.2~43 mm/秒) の範囲内に相当する。従って, 我々が用いた超音波法により測定可能な筋張力変化速度の範囲内においては, ステイフネスやヒステリシスなどの測定結果が影響されないことが示された。

以上の結果より, ヒト生体における腱組織は非常にコンプライアントであり, その特性に部位差はみられないことが示された。さらに, ヒステリシスが測定可能であることが示された。

V. ま と め

本研究では, 超音波法を用いてヒト生体における腱組織の粘弾性を調べた。等尺性足底屈運動で安静から最大随意収縮までランプ状に発揮張力を上昇させ, その後安静まで徐々に低下させていく間の腓腹筋内側頭 (MG) の腱及び腱膜の伸張量を測定した。その結果, ヒト生体における MG 腱組織はかなりコンプライアントであり, そのヒステリシスは先行研究で報告されてきた値と近似していることが示された。

(受理日 平成11年 8月10日)

参 考 文 献

- Hoffer, J. A., Caupli, A. A., Pose, I. E., Griffiths, R. I. Roles of muscle activity and load on the relationship between muscle spindle length and whole muscle length in the freely walking cat. *Prog. Brain Res.*, (1989), **80**: 75-85.
- Griffiths, R. I. Shortening of muscle fibres during stretch of the active cat medial gastrocnemius muscle: The role of tendon compliance. *J. Physiol.*, (1991), **436**: 219-236.
- Benedict, J. V., Walker, L. B., Harris, E. H. Stress-strain characteristics and tensile strength of unembalmed human tendon. *J. Biomech.*, (1968), **1**: 53-63.
- Woo, S. L., Gomez, M. A., Amiel, D., Ritter, M. A., Gelberman, R. H., Akeson, W. H. The effects of exercise on the biomechanical and biochemical properties of swine digital flexor tendons. *J. Biomech. Eng.*, (1981), **103**: 51-56.
- Fukashiro, S., Komi, P. V., Jarvinen, M., Miyashita, M. In vivo achilles tendon loading during jumping in humans. *Eur. J. Appl. Physiol.*, (1995), **71**: 453-458.
- Belli, A., Bosco, C. Influence of stretch-shortening cycle on mechanical behaviour of triceps surae during hopping. *Acta. Physiol. Scand.*, (1992), **144**: 401-408.
- Ichinose, Y., Kawakami, Y., Ito, M., Fukunaga, T. Estimation of active force-length characteristics of human vastus lateralis muscle. *Acta Anat.*, (1997), **159**: 78-83.
- Narici, M. V., Binzoni, T., Hiltbrand, E., Fasel, J., Terrie, F., Cerretelli, P. In vivo human gastrocnemius architecture with changing joint angle at rest and during graded isometric contraction. *J. Physiol.*, (1996), **496**: 287-297.
- Bennet, M. B., Ker, R. F., Dimery, N. J., Alexander, R. M. Mechanical properties of various mammalian tendons. *J. Zool.*, (1986), **209**: 537-548.
- Ker, R. F. Dynamic tensile properties of the plantaris tendon of sheep. *J. Exp. Biol.*, (1981), **93**: 283-302.
- Pollock, C. M., Shadwick, R. E. Relationship between body mass and biomechanical properties of limb tendons in adult mammals. *J. Appl. Physiol.*, (1994), **35**: 1016-1021.
- Shadwick, R. E. Elastic energy storage in tendons: mechanical difference related to function and age. *J. Appl. Physiol.*, (1990), **68**: 1033-1040.
- Fukashiro, S., Itoh, M., Ichinose, Y., Kawakami, Y., Fukunaga, T. Ultrasonography gives directly but noninvasively elastic characteristic of human tendon in vivo. *Eur. J. Appl. Physiol.*, (1995), **71**: 555-557.
- Ito, M., Kawakami, Y., Ichinose, Y., Fukashiro, S., Fukunaga, T. Nonisometric behavior of fascicles during isometric contractions of a human muscle. *J. Appl. Physiol.*, (1998), **85**: 1230-1235.
- Fukunaga, T., Roy, R. R., Shellock, F. G., Hodgson, J. A., Edgerton, V. R. Specific tension of human plantar flexors and dorsiflexors. *J. Appl. Physiol.*, (1996), **80**: 158-165.
- Rugg, S. G., Gregor, R. J., Mandelbaum, B. R., Chui, L. In vivo moment arm calculations at the ankle us-

- ing magnetic resonance imaging. *J. Biomech.*, (1990), **23** : 495-501.
- 17) Morgan, D. L. Separation of active and passive components of short-range stiffness of muscle. *Am. J. Physiol.*, (1977), **232** : C45-C49.
 - 18) Kubo, K., Kawakami, Y., Fukunaga, T. The influence of elastic properties of tendon structures on jump performance in humans. *J. Appl. Physiol.*, (1999) in press.
 - 19) Willson, G. J., Wood, G. A., Elliot, B. C. Optimal stiffness of the series elastic component in a stretch shorten cycle activity. *J. Appl. Physiol.*, (1991), **70** : 825-833.
 - 20) Walshe, A. D., Wilson, G. J., and Murphy, A. J. The validity and reliability of a test of lower body musculotendinous stiffness. *Eur. J. Appl. Physiol.*, (1996), **73** : 332-339.
 - 21) Yamaguchi, G. T., Sawa, A. G. U., Moran, D. W., Fessler, M. J., Winters, J. M. A survey of human musculotendon actuator parameters. In : *Multiple Muscle Systems : Biomechanics and Movement Organization*, edited by J. M. Winters and S. L-Y. Woo. New York : Springer-Verlag, (1990), 717-773.
 - 22) Vigot, M., Moller, F. B., Simonsen, E. B., Poulsen, P. D. The influence of tendon Young' modulus, dimensions and instantaneous moment arms on the efficiency of human movement. *J. Biomech.*, (1995), **28** : 281-291.
 - 23) Lieber, R. I. Frog semitendinosus tendon load-strain and stress-strain properties during passive loading. *Am. J. Physiol.*, (1991), **261** : C86-C92.
 - 24) Proske, U., Morgan, D. L. Tendon stiffness : methods of measurement and significance for the control of movement, review. *J. Biomech.*, (1987), **20** : 75-82.
 - 25) Ettema, G. J. L., Huijing, P. A. Properties of the tendinous structures and series elastic component of EDL muscle-tendon complex of the rat. *J. Biomech.*, (1989), **22** : 1209-1215.
 - 26) Zuurbier, C. J., Everard, A. J., Wees, P., Huijing, P. A. Length-force characteristics of the aponeurosis in the passive and active muscle condition and in the isolated condition. *J. Biomech.*, (1994), **27** : 445-453.
 - 27) Otten, E. Concepts and models of functional architecture in skeletal muscle. *Exer. Sports Sci. Rev.*, (1988), **16** : 89-137.
 - 28) Trestik, C. L., Lieber, R. L. Relationship between achilles tendon mechanical properties and gastrocnemius muscle function. *J. Biomech. Eng.*, (1993), **115** : 225-230.
 - 29) Hubbard, R. P., Soutas-Little, R. W. Mechanical properties of human tendon and their age dependence. *J. Biomech. Eng.*, (1984), **106** : 144-150.
 - 30) Schwerdt, H., Constantinesco, A., Chambron, J. Dynamic viscoelastic behavior of the human tendon in vitro. *J. Biomech.*, (1980), **13** : 913-922.
 - 31) Blevins, F. T., Hecker, A. T., Bigler, G. T., Boland, A. L., Hayes, W. C. The effects of donor age and strain rate on the biomechanical properties of the bone-patellar tendon-bone allografts. *Am. J. Sports Med.*, (1994), **22** : 328-333.
 - 32) Haut, T. L., Haut, R. C. The state of tissue hydration determines the strain-rate-sensitive stiffness of human patellar tendon. *J. Biomech.*, (1997), **30** : 79-81.