

УДК 612.816+612.73/.74

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОЕ ПРЕБЫВАНИЕ В УСЛОВИЯХ НЕВЕСОМОСТИ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА МЕХАНИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ТРЕХГЛАВОЙ МЫШЦЫ ГОЛЕНИ У ЧЕЛОВЕКА: ЭЛЕКТРОМЕХАНИЧЕСКАЯ ЗАДЕРЖКА И МЫШЕЧНО-СУХОЖИЛЬНАЯ ЖЕСТКОСТЬ

Коряк Ю.А.

*ФГБУН «Государственный научный центр РФ – Институт медико-биологических проблем РАН»,
Москва, e-mail: yurikoryak@mail.ru*

Исследовали влияние продолжительного пребывания в условиях невесомости на механические свойства и электромеханическую задержку (ЭМЗ) трехглавой мышцы голени (ТМГ) у 7 космонавтов до полета и на 3-5 день после возвращения на Землю. Механические свойства ТМГ оценивали по показателям максимальной произвольной силы (МПС), максимальной силы (P_o ; частота 150 имп/с), силы одиночного сокращения (P_{oc}), времени одиночного сокращения (ВОС), времени полурасслабления (1/2 ПР), времени развития напряжения до уровня 25, 50, 75 и 90% от максимума. Рассчитывали силовой дефицит (P_d) и тетанический индекс (ТИ). ЭМЗ регистрировали во время произвольного и непроизвольного сокращения ТМГ. В ответ на световой сигнал космонавт выполнял произвольное подошвенное сгибание при условии «сократить как можно быстро и сильно». Определяли общее время реакции (ОВР), премоторное время (ПМВ) и моторное время (МТ) или иначе ЭМЗ. В ответ на супрамаксимальный одиночный электрический импульс, приложенный к *n. tibialis*, определяли латентный период между М-ответом и началом развития P_{oc} . После полета P_{oc} , МПС и P_o уменьшились на 14,8; 41,7 и 25,6%, соответственно. Величина P_d и ТИ увеличилась на 49,7 и 46,7%, соответственно. ВОС увеличилось на 7,7%, а время 1/2 ПР уменьшилось – на 20,6%. Время развития произвольного изометрического сокращения значительно увеличилось, тогда как электрически вызванное сокращение не обнаружило существенных различий. ЭМЗ произвольного сокращения увеличилась на 34,1%, а ПМВ и ОВР уменьшились на 19,0 и 14,1%, соответственно. ЭМЗ электрически вызванного сокращения существенно не изменилось. Таким образом, механические изменения предполагают, что невесомость изменяет не только периферические процессы, связанные с сокращениями, но изменяет также и центрально-нервную команду. ЭМЗ при вызванном одиночном сокращении простой и быстрый метод оценки изменения жесткости мышцы. Более того, ЭМЗ при вызванном одиночном сокращении мышцы может служить показателем функционального состояния нервно-мышечного аппарата, а соотношение ЭМЗ при произвольном и вызванном сокращениях показателем функционального состояния центральной нервной системы.

Ключевые слова: космический полет; скелетная мышца; электромеханическая задержка; мышечно-сухожильная жесткость; произвольное и электрически вызванное сокращение

INFLUENCE OF LONG-TERM SPACEFLIGHT ON MECHANICAL PROPERTIES OF THE HUMAN TRICEPS SURAE MUSCLE: ELECTROMECHANICAL DELAY AND MUSCULO-TENDINOUS STIFFNESS

Koryak Y.A.

State Science Center – Institute of Biomedical Problems RAS, Moscow, e-mail: yurikoryak@mail.ru

The influence of long-term (over 120 days) spaceflight on the mechanical properties and electromechanical delay (EMD) of the triceps surae muscle (TS) was studied on 7 cosmonauts before and on the third day after they returned to the Earth. The TS mechanical properties were evaluated based on the following indicators: maximal voluntary contraction (MVC), maximal strength (P_o ; frequency 150 Hz), peak twitch force (P_{oc}), time-to-peak tension (TPT), half-relaxation time (1/2RT) and tension development time to reach 25, 50, 75 and 90% of maximal tension. Force deficit (P_d) and tetanic index (TI) were estimated. In response to a visual signal, the cosmonaut was supposed to make a voluntary foot flexion, with the instruction to exert the fastest and greatest tension. Surface electrodes sensed electromyographic activity in the soleus muscle. EMD measurements were recorded from each subject during voluntary and involuntary contraction. Total reaction time (TRT), premotor time (PMR) and motor time (MT) or EMD were determined. In response to a supramaximal single electrical pulses (1 ms) applied to the posterior tibial nerve, the latent period between the M-wave and P_{oc} beginning was determined. After space missions, P_{oc} , MVC and P_o decreased by 14,8; 41,7 and 25,6%, respectively, while P_d and TI increased by 49,7 and 46,7%, respectively. TPT increased by 7,7%, while 1/2 RT decreased by 20,6%. The rate of development of muscle tension voluntary contraction significantly increased, while the rate of development of electrically evoked contraction did not show any significant differences. The voluntary contraction EMD increased by 34,1%; PMR decreased by 19,0%, and TRT decreased by 14,1%. The EMD time of electrically evoked contraction did not significantly change. Thus, the mechanical changes suggest that weightlessness changes not only the peripheral processes associated with contractions but also the central and neural command. With evoked twitch contraction, EMD is a simple and quick method for evaluation of muscle stiffness changes. Moreover, with evoked twitch contractions, EMD can serve as an indicator of the functional condition of the neuromuscular system, whereas the relationship between the EMD time with voluntary and evoked contractions can be an indicator of the functional condition of the central nervous system.

Keywords: spaceflight; skeletal muscle; electromechanical delay; musculo-tendinous stiffness; contractile properties; voluntary and electrically evoked contractions

Сохранение механической продукции и «слабость» мышц отмечаются в антигравитационных мышцах-разгибателях колена и стопы, будучи главными локомоторными мышцами человека. Самая общая и очевидная причина – это изменение механических свойств мышц и сухожилий. Сохранение механической продукции и «слабость» мышц отмечаются в антигравитационных мышцах-разгибателях колена и стопы, будучи главными локомоторными мышцами человека. Самая общая и очевидная причина – это изменение механических свойств мышц и сухожилий.

ная адаптация скелетных мышц к удалению весовой нагрузки, способствующей снижению механической продукции – это потеря массы мышцы, проявляющаяся в уменьшение размера мышцы [49]. Потеря массы и «слабость» скелетных мышц, отмечаемая еще с ранних космических миссий человека на «Gemini», «Союз» и «Skylab», была и остается важной проблемой.

Уменьшение размера мышцы (больше 30%) в результате ее неупотребления [49] и относительное увеличение быстросокращающихся волокон в медленной мышце, что несвойственно для мышцы, находит отражение и в механических свойствах, в частности отмечается увеличение скорости укорочения волокон [18] и снижение жесткости [7]. Однако степень снижения функций мышц при разгрузке отмечается в большей степени, чем уменьшения ее размера [4]. Уменьшение массы мышцы только частично может объяснить снижение функций по сравнению с изменением степени активации мышцы, главный детерминант снижения силы и мощности мышц [4, 14, 28, 30, 47].

Механические свойства сухожилия мышцы также показывают адаптацию к неупотреблению. При неупотреблении в условиях *in vivo* отмечается изменение эластических свойств мышц [23], снижение жесткости и продолжительный механический гистерезис сухожилий мышц [31, 32, 36, 37, 44]. Поэтому с функциональной точки зрения, по-видимому, целесообразно одновременно рассматривать мышечную и сухожильную адаптацию к разгрузке, чтобы исследовать причины потери сократительной функции мышц при разгрузке.

Известно, что между началом электрической активности мышцы-агониста движения и развитием ее напряжения существует задержка времени [8]. Этот латентный период получил название электромеханической задержки (ЭМЗ) [8, 10] в терминах двухкомпонентной модели мышцы [24], которая постулирует, что медленное развитие напряжения мышцы происходит из-за присутствия серии вязкоэластических компонент последовательно соединенных с сократительными элементами мышцы [53]. Латентное время между началом ЭМГ и развитием механического ответа мышцы может быть потенциальным индексом времени движения локального саркомера до растяжения вязкоэластичного компонента [41], или иными словами, индексом продолжительности связи возбуждение-сокращение. Этот интервал включает такие

события, как распространение потенциала действия по мышечной мембране с последующей деполяризацией Т-трубочек на уровне сарколеммы; взаимодействие между Ca^{2+} , тропонином и актином и формированием поперечных мостиков [48].

Несколько исследований показали связь между временем ЭМЗ и суставным углом [38], с иммобилизацией [31], с максимальной произвольной силой и скоростью развития силы [5], с композицией волокон мышцы [53], с типом мышечного сокращения [8] и с электрически вызванным сокращением [20]. В каждом случае различия во времени ЭМЗ интерпретировались в терминах изменений жесткости мышечно-сухожильного комплекса (МСК) и, что время растяжения комплекса мышца-сухожилие в условиях *in vivo* составляет главную часть величины ЭМЗ [8]. Эти результаты указывают, что короткое время ЭМЗ имеют мышцы, содержащие более высокий процент быстросокращающихся волокон, большую силу сокращения и скорость развития напряжения, и более жесткую эластическую компоненту. Можно ожидать более короткое время ЭМЗ при двигательных ответах, в которых рекрутируются главным образом, или преимущественно, быстросокращающиеся двигательные единицы (ДЕ), по сравнению с движениями, когда рекрутируются медленносокращающиеся ДЕ. В большинстве исследований времени ЭМЗ использовали произвольные сокращения паттерн рекрутирования ДЕ, который отличается при развитии электрически вызванных (непроизвольных) сокращений [21, 53]. Величина ЭМЗ ТМГ у здоровых взрослых людей при электрической стимуляции нерва была между 9,5 и 18,7 мс [22, 38]. Изменение ЭМЗ можно ожидать, когда отмечаются существенные изменения в структурных и функциональных свойствах мышцы.

Таким образом, цель настоящего исследования состояла в том, чтобы, во-первых, исследовать изменения в сократительных характеристиках трехглавой мышцы голени (ТМГ) у человека после продолжительного (более 120 суток) космического полета (КП). С другой стороны, кажется, что никто не ставил вопрос об исследовании изменений жесткости МСК у человека после пребывания в условиях невесомости, хотя мышца и жесткость МСК важные параметры в управлении движением, поскольку их величина определяет сопротивление внешнему возмущению. Вторая цель настоящей работы состояла в том, чтобы определить

изменяется ли жесткость мышц у человека после продолжительного КП. Мы предположили, что данное экспериментальное условие предоставит возможность проверить изменения сократительных и эластических свойств ТМГ у человека. Основной момент вышеупомянутых соображений предполагает, что изменения жесткости МСК будут связаны с изменениями в ЭМЗ. Однако измерения времени ЭМЗ никогда не проводилось и, если такое изменение обнаружится в ЭМЗ после КП, тогда можно будет использовать показатель ЭМЗ как косвенный индекс изменений жесткости МСК.

Материалы и методы исследования

Исследование выполнено с участием семи мужчин-космонавтов, совершивших КП на станции «МИР» (миссии членов основных экипажей 18, 22, 24 и 27 экспедиции). Физическая характеристика участников экспедиций представлена в табл. 1. Длительность КП составила в среднем $213,0 \pm 30,5$ дней. Каждый участник исследовался за 30 дней до и на 3-5 сутки после КП. Экспериментальный протокол исследований до и после КП был идентичным. После полной информации о целях исследования и экспериментальных процедурах космонавты подписывали письменное согласие на добровольное участие в исследовании.

Экспериментальный протокол исследований был утвержден комиссией по биомедицинской этике при Институте медико-биологических проблем и Центре подготовки космонавтов имени Ю.А. Гагарина и соответствовал принципам Хельсинской Декларации 1975 г. по правам человека на участие в эксперименте в качестве испытуемого.

Тестирующая процедура и измерения

Тендометрический динамометр

Используемая аппаратура, регистрирующая механические свойства отдельной мышцы в условиях *in situ* описана в деталях ранее [2]. Коротко, испытуемый удобно располагался в специальном кресле при стандартной позиции – угол в голеностопном, коленном и тазобедренном суставах составлял $\sim 90^\circ$. Конечность жестко фиксировали, создавая изометрический режим сокращения мышцы, и динамометр, представляющий стальное кольцо с смонтированными в него тензодатчиками, плотно прижимали к Ахиллову сухожилию мышцы. Степень прижатия динамометра оставалась постоянной на протяжении всего исследования. При сокращении мышцы деформация динамометра преобразовывалась в электрические сигналы и после усиления усилителем (тип «АНЧ-7м»; СССР) регистрировалась на светолучевом осциллографе (тип «К-115», СССР). Динамометр до и после исследования калибровали, нагружая его постоянной массой.

Регистрация электромиограммы

Для регистрации поверхностной электромиограммы (ЭМГ) биполярные *Ag/AgCl* электроды ($\varnothing 8$ мм; межэлектродное расстояние 25 мм) были помещены по средней линии брюшка камбаловидной мышцы на уровне ниже 2 см головок икроножных мышц. Электроды были заполнены электродным гелем для лучшего электрического контакта с кожей. Для уменьшения межэлектродного импеданса до 5 кВ поверхность

кожи в месте установки *Ag/AgCl* электродов обрабатывалась абразивной пастой и протиралась раствором спирта с эфиром (в соотношении 4:1). Электрод заземления (*Ag/AgCl* пластина $7,5 \times 6,5$ см) был закреплялся в проксимальной части голени между отводящими и раздражающим электродами.

Для усиления сигнала ЭМГ использовали усилитель с выносным катодным повторителем (тип УБП-1-02, СССР). Усиленный сигнал визуально контролировали на экране запоминающего осциллоскопа (тип «С8-9А», СССР) и синхронно регистрировали на светолучевом осциллографе (тип «К-115», СССР).

Электрическая стимуляция

Для стимуляции *n. tibialis* использовали универсальный нейро-мышечный стимулятор (тип «ЭСУ-1», СССР) с изолирующей приставкой. Катод (стальной шарик $\varnothing 1$ см) устанавливали в подколенной ямке (место наименьшего сопротивления), а анод (*Ag/AgCl* пластина 6×4 см) – на нижней трети передней поверхности бедра. Положение стимулирующих электродов подбирали так, чтобы при некоторой «минимальной» силе раздражения регистрировать (по ЭМГ залпу *m. soleus*) наибольший прямой ответ мышцы (М-ответ). В дальнейшем силу раздражения увеличивали в 1,5-2 раза, что позволяло использовать супрамаксимальную силу раздражения (сила на 30-40% больше той «минимальной» силы, при которой впервые достигается максимальный М-ответ).

Силовые свойства

Сократительные свойства ТМГ оценивали по механическим параметрам произвольного и электрически вызванных (непроизвольных) сокращений.

При выполнении произвольного изометрического сокращения ТМГ космонавта инструктировали как реагировать на звуковой сигнал – «сократить мышцу как можно сильнее». Во время выполнения задания космонавту сообщалась величина развиваемого произвольного усилия и разрешался зрительный контроль за развиваемым усилием по стрелке динамометра. Каждый космонавт выполнял от 3 до 4 попыток отделенных периодом отдыха не менее 1 мин и наибольшая величина в одной из попыток принималась за показатель максимальной произвольной силы (МПС).

Непроизвольные изометрические сокращения ТМГ вызывали электрическим раздражением *n. tibialis*, используя прямоугольные импульсы длительностью 1 мс супрамаксимальной силы от электростимулятора. Применяли одиночное раздражение и тетаническую стимуляцию *n. tibialis* частотой 150 имп/с [2]. Общая длительность тетанического раздражения составляла $\sim 0,3$ с.

Сила изометрического одиночного сокращения (P_{00}) определялась по тендограмме вызванного сокращения в ответ на одиночный стимул, приложенный к *n. tibialis* [2]. По тендограмме вызванного сокращения в ответ на электрическое тетаническое (частота 150 имп/с) раздражение *n. tibialis* определялась максимальная сила (P_0) сокращения ТМГ [2].

Для количественной оценки степени совершенства центрально-нервных (координационных) механизмов управления произвольным движением рассчитывали величину силового дефицита (P_d), определяемую по разнице между P_0 и МПС, выраженной в процентах от величины P_0 [2].

Скоростные свойства

По тендограмме изометрического одиночного сокращения ТМГ в ответ на одиночный электрический импульс, приложенный к *n. tibialis* [2], рассчитывали:

время от момента раздражения (артефакт М-ответа) до пика P_{oc} (время одиночного сокращения – ВОС), время от пика до половины расслабления ($1/2$ ПР) со-

кращения и время от артефакта М-ответа до полного расслабления (общее время сокращения – ОВС) (рис. 1, а). Точность измерений составляла 2 мс.

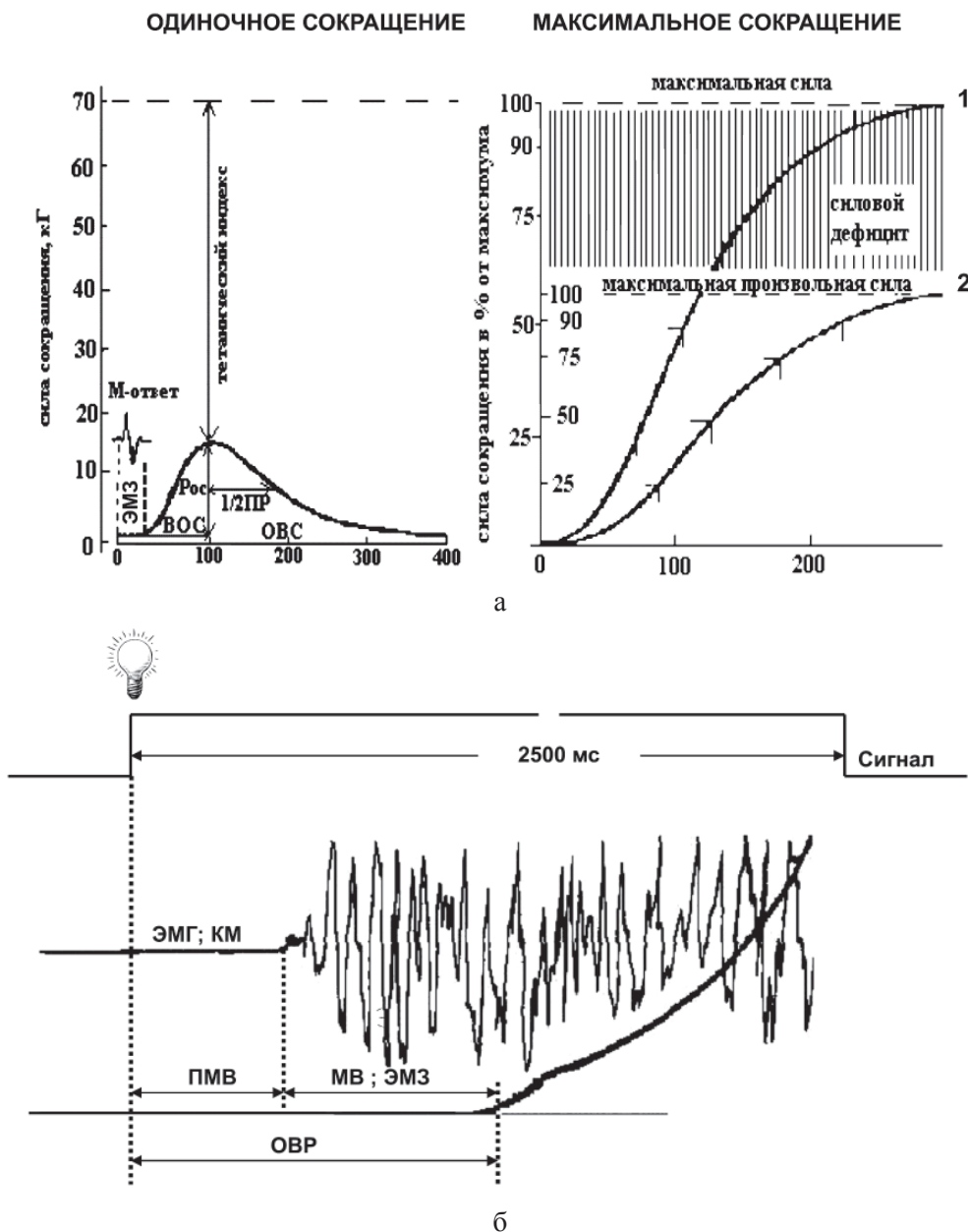


Рис. 1. а – пример тендограммы развития изометрического одиночного сокращения (слева), изометрического тетанического (1) и произвольного напряжений (2) скелетной мышцы (справа) с последующей схемой

расчета параметров механических ответов мышечного сокращения; б – схема представляющая начало развития силы сокращения, общее время реакции (ОВР), премоторное время (ПМВ) и моторное время (МВ) или электромеханическая задержка (ЭМЗ) и электромиограмма (ЭМГ) камбаловидно мышцы (КМ).

ВОС – время одиночного сокращения, $1/2$ ПР – время полурасслабления, ОВС – общее время сокращения, P_{oc} – сила одиночного сокращения. По оси абсцисс: время, мс; по оси ординат – сила сокращения – абсолютная, кг (левая шкала) и относительная, % от максимума (правая шкала); ЭМЗ – электромиографическая задержка

Аналоговый сигнал одиночного сокращения графически дифференцировался, и определялась максимальная скорость развития изометрического одиночного сокращения (dP_{oc}/dt).

Тетанический индекс (ТИ) определяли как отношение амплитуд P_{oc}/P_o [2].

Скоростно-силовые свойства

Космонавтов тщательно инструктировали, как реагировать на звуковой сигнал – «сократить максимально быстро и сильно». В кривой сила–время определяли время нарастания изометрического напряжения ТМГ от начала сокращения до достижения

относительного уровня силы, т.е. время достижения уровня напряжения до 25, 50, 75 и 90% от максимума (рис. 1, а). Аналогично по тендограмме электрически вызванного сокращения при стимуляции *n. tibialis* с частотой 150 имп/с [2] определяли время нарастания электрически вызванного сокращения. Точность измерения составляла 2 мс.

Максимальную скорость развития изометрического произвольного сокращения (dP_{oc}/dt) и электрически вызванного сокращения (dP_{bc}/dt) рассчитывали путем дифференцирования аналогового сигнала.

Электромеханическая задержка

Произвольное сокращение

На предъявляемый световой сигнал космонавт выполнял подошвенное сгибание стопой при условии «сократить как можно быстро и сильно». Сигналом к движению «взрывного» характера был световой диод (Ø 7 мм, 1 Вт), помещенный на расстоянии 1 м перед космонавтом, подаваемый от электронного блока (рис. 1, б). Длительность сигнала составляло 2,5 с и пауза между сигналами в случайном порядке составляла от 1,4 до 4,0 с. Максимальное произвольное сокращение ТМГ в ответ на визуальный стимул принималось как «взрывное» баллистическое сокращение.

В работе использовался специальный таймер¹, позволяющий синхронно с предъявлением светового сигнала к началу движения, выполнять запись развития механического ответа ТМГ. По механограмме определяли общее время реакции (ОВР), рассчитываемое как временной интервал от предъявления светового стимула до начала развития силы сокращения. ОВР было разделено внутри на премоторное время (ПМВ), определяемое как временной интервал от предъявления светового стимула до начала изменений в электрической активности, и моторное время (МВ, или электромеханическая задержка – ЭМЗ), определяемое как временной интервал от момента появления электрической активности мышцы-агониста движения до начала самого движения, т.е. момента развития силы сокращения [56].

Каждый обследуемый выполнял три попытки и лучшая использовалась для определения ОВР, ПМВ и ЭМЗ.

Непроизвольное (электрически вызванное) сокращение

Для оценки времени непроизвольной ЭМЗ электрический импульс прямоугольной формы от электростимулятора был приложен к *n. tibialis*. Активный электрод размещался поверхностно в подколенной ямке. Используя супрамаксимальную силу раздражения, наносили четыре одиночных стимула на *n. tibialis* с регистрацией максимального М-ответа. Интервал отдыха между стимулами составлял не менее 30 °С.

ЭМЗ определялась как временной интервал между артефактом раздражения и началом развития изометрического P_{oc} ТМГ (рис. 1, б).

Статистика

При обработке полученных результатов исследования рассчитывали среднюю и стандартную ошибку средней ($M \pm m$). Различия между показателями зарегистрированными до и после полета оценивали с помощью параметрического *t*-критерия Стьюдента и ве-

личина $p < 0,05$ принималась как существенная. Для определения связи между ЭМЗ и МПС использовали корреляционный анализ (r).

Результаты исследования и их обсуждение

Тестирование НМА, выполненное в предполетном периоде, показало, что изучаемые показатели находятся в пределах физиологической нормы и по функциональным возможностям мышечного аппарата все космонавты могли быть охарактеризованы как практически здоровые, ведущие активный в двигательном отношении образ жизни. Наблюдаемые нарушения функций скелетных мышц у человека в исследованиях, выполненных после КП не вызывают сомнений, что эти изменения отражают реальные события полета.

Космический полет и силовые свойства.

Данные изменения силовых свойств ТМГ под влиянием продолжительного КП представлены на рис. 2, а. Анализ полученных результатов обнаружил несущественное увеличение изометрической P_{oc} на 14,8% ($10,8 \pm 0,8$ кг против $12,4 \pm 1,8$ кг; $p > 0,05$), достоверное и существенное уменьшение МПС на 41,7% ($53,0 \pm 6,8$ кг против $30,9 \pm 5,1$ кг; $p < 0,05$) и P_0 – на 25,6% ($75,3 \pm 6,7$ кг против $56,0 \pm 3,8$ кг; $p < 0,01$).

Величина P_d увеличилась и составила в среднем 49,7% ($32,2 \pm 4,6$ против $46,7 \pm 5,4$ %; $p < 0,001$).

Анализ индивидуальных показателей МПС ТМГ у космонавтов, зарегистрированной на 3 день после КП, обнаружил снижение МПС у космонавтов по сравнению с исходными данными в пределах от 22 до 65% (рис. 2, б). Снижение МПС в пределах от 20 до 30% было обнаружено у 3 космонавтов (№ 3, 5 и 6) и у 2 космонавтов (№ 4 и 6) – более 60%. Следует отметить, что для всей группы участников КП МПС была значительно выше до полета, чем после полета ($p < 0,05$).

Более того, после КП у всех космонавтов отмечается снижение и P_0 ТМГ (рис. 2, а) в пределах от 8–41%. При этом только 2 космонавта (№ 1 и 7) имели снижение P_0 на 8 и 11% и 2 космонавта – на 13 и 18%. Для всех космонавтов P_0 была постоянно и значительно выше в предполетных условиях, чем в послеполетном состоянии (рис. 2, б).

Анализ данных не обнаружил тесной связи между исходной величиной МПС и степенью ее снижения после КП. Так, если космонавты № 2, 3 и 4 имеют до по-

¹ Схема электронной приставка была выполнена А.С. Розановым старшим инженером лаборатории физиологии ЦНИИМБП «Спорта» (зав. Г.Ц. Агаян).

лета самые высокие и в среднем примерно одинаковые показатели МПС, то после КП уровень снижения МПС различается (на-

пример, космонавты № 2 и 3). Аналогично не обнаружено таких связей и для P_o (рис. 2, б; космонавты № 2, 3, 4 и 6).

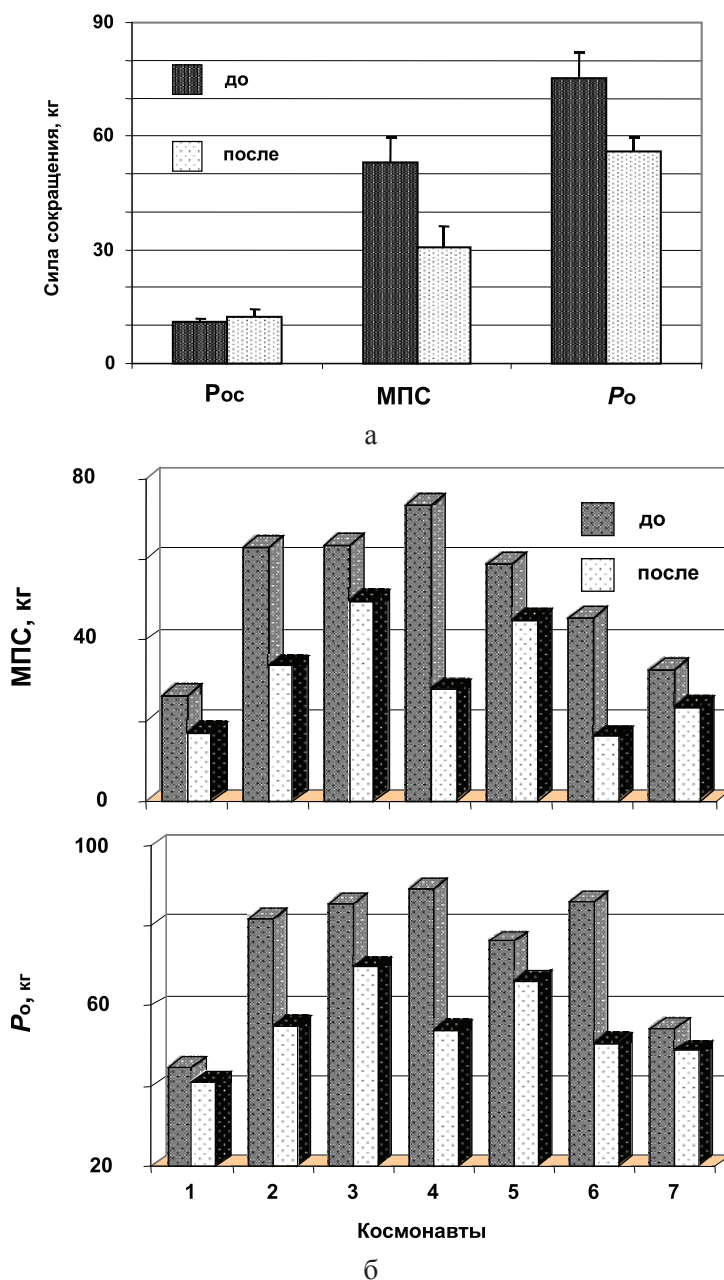


Рис. 2. а – влияние условий невесомости на силу одиночного сокращения (P_{oc}), максимальную произвольную силу (МПС) и электрически вызванного тетанического сокращения (или P_o) ТМГ у членов длительных экспедиций;

б – изменение индивидуальной величины МПС и P_o ТМГ у членов длительных экспедиций под воздействием невесомости

Космический полет и скоростные свойства

Данные изменения среднего изометрического ВОС ТМГ, как величина обратная скорости сокращения после продолжительного КП, графически представлены на рис. 3, а. Как следует из анализа при-

веденных данных, пребывание в условиях реальной микрогравитации сопровождалось существенным замедлением скорости сокращения мышц, обратная величина времени сокращения, и увеличением скорости полурасслабления. Так, ВОС ТМГ после КП увеличилось в среднем на 7,7%

(130 ± 2 против 140 ± 5 мс; $p < 0,05$), а время 1/2 ПР – уменьшилось в среднем на 20,6% (97 ± 4 против 77 ± 4 мс) по сравнению с предполетной величиной. ОВС

увеличилось в среднем на 7,4% (456 ± 24 против 490 ± 31 мс). Максимальная dP_{oc}/dt после КП уменьшилась в среднем на 11,2% ($1,34 \pm 0,03$ против $1,19 \pm 0,02$ %/мс).

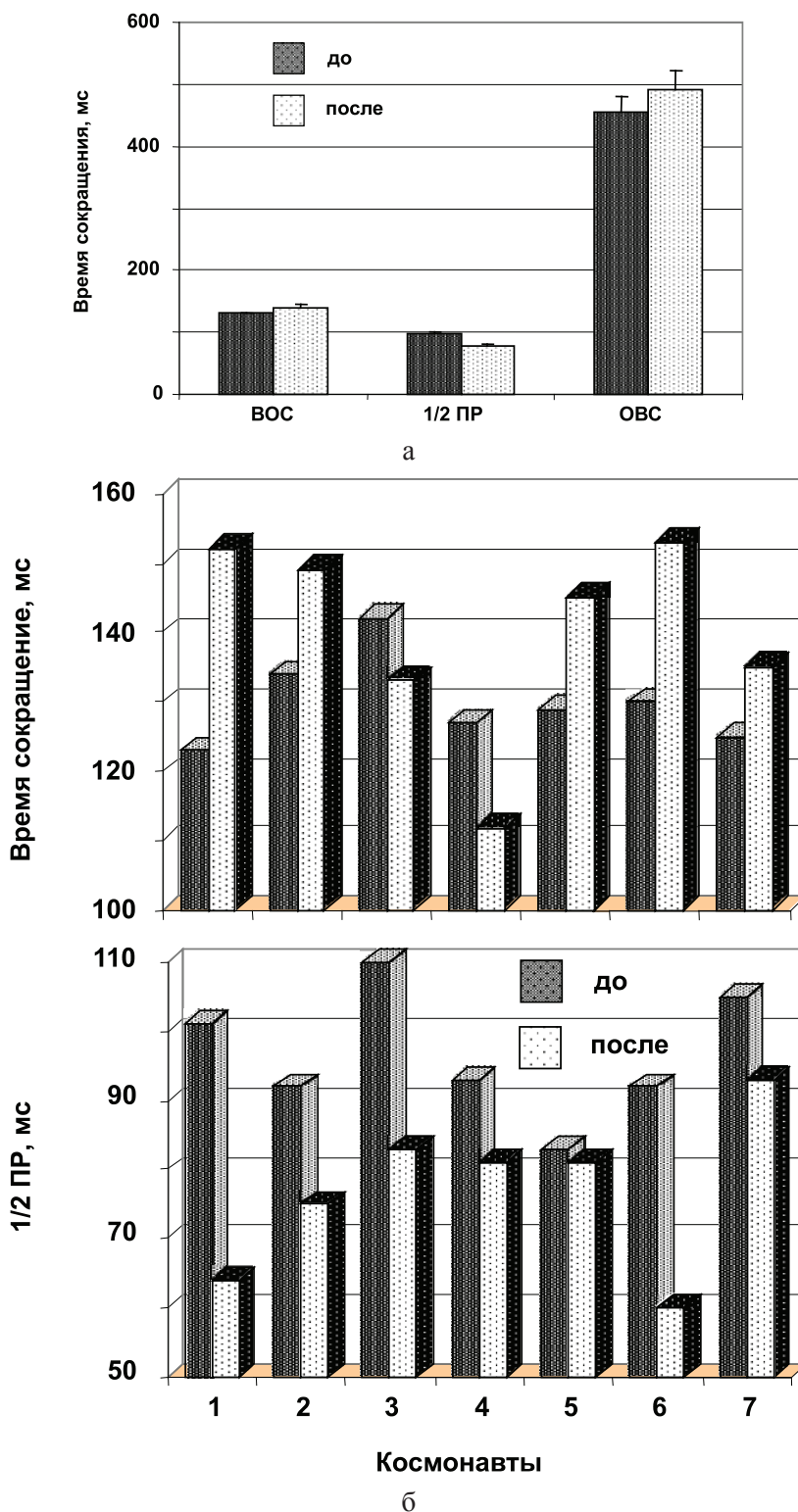


Рис. 3. а – влияние продолжительной невесомости на скоростные сократительные свойства ТМГ; б – изменение индивидуальной ВОС и времени 1/2 ПР ТМГ у членов длительных экспедиций под воздействием невесомости

Величина ТИ после КП увеличилась в среднем на 46,7% ($0,15 \pm 0,01$ против $0,22 \pm 0,02$; $p < 0,05$).

Анализ индивидуальных данных ВОС ТМГ у космонавтов (рис. 3, б) обнаружил увеличение ВОС у 5 космонавтов в пределах от 8 до 24%, и у 2 космонавтов (№ 3 и 4) – уменьшение на 6 и 12%, соответственно. С другой стороны, время 1/2 ПР ТМГ у космонавтов обнаружило уменьшение в пределах от 2 (№ 5) до 37% (№ 6).

Космический полет и скоростно-силовые свойства

Средние данные изменения скорости нарастания, или иначе градиента, изометрического сокращения ТМГ после КП представлены на рис. 4. Результаты анализа свидетельствуют о значительном снижении скорости развития произвольного изоме-

трического напряжения ТМГ, оцениваемой по относительным показателям. Уменьшение МПС (в среднем на 42%) было связано с существенным замедлением скорости развития напряжения во время произвольного изометрического сокращения (рис. 4, а; $p < 0,01-0,001$); максимальная нормализованная величина $dP_{\text{ис}}/dt$ уменьшилась в среднем на 36,2% ($2,10$ против $1,34\%/мс$; $p < 0,001$).

Анализ развития электрически вызванного сокращения не обнаружил существенных различий на всем протяжении развития изометрического напряжения, $p > 0,05$, в то время как максимальная $dP_{\text{вс}}/dt$ после полетов увеличилась в среднем на 43,7% ($1,67$ против $2,40\%/мс$; табл. 2; $p < 0,001$). Эта механическая диссоциация предполагают, что некоторое состояние вне мембранных процессов было изменено.

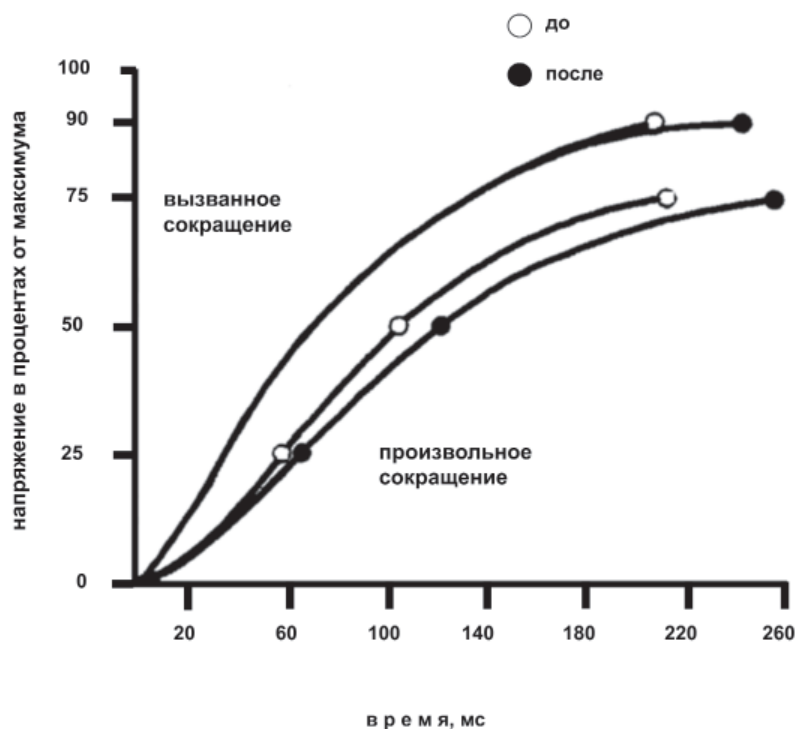


Рис. 4. Изменение времени развития произвольного «взрывного» и электрически вызванного (частота 150 имп/с) сокращений ТМГ у космонавтов под воздействием продолжительной невесомости

Космический полет и электромеханическая задержка

После КП время ЭМЗ при выполнении «взрывного» произвольного сокращения (табл. 2) на предъявляемый световой стимул было существенно больше (на 34,1%) по сравнению с до полетной величиной

($31,4 \pm 2,8$ против $42,1 \pm 3,4$ мс; $p < 0,05$). ЭМЗ не претерпевала существенных изменений при изменении ПМВ.

ПМВ после КП уменьшилось в среднем на 19,0% ($256,4 \pm 24,1$ против $207,6 \pm 19,6$ мс; $p < 0,01$). ОВР после полета было короче в среднем на 14,1% ($289,1 \pm 25,0$ против $248,4 \pm 20,5$ мс; $p < 0,01$).

Таблица 1

Физическая характеристика участников экспедиций длительных космических полетов на станции «МИР» ($M \pm m, n = 7$)

n	Рост, см	Масса, кг	Полет, сутки
1	167	79.3	115
2	182	83.0	188
3	174	86.0	188
4	182	81.0	196
5	175	83.0	196
6	170	77.0	207
7	182	70.0	379
	$176,0 \pm 2,3$	$79,9 \pm 2,0$	$213,0 \pm 30,5$

Таблица 2

Механические и временные характеристики трехглавой мышцы голени у человека после длительного полета ($M \pm m, n = 7$)

Показатели	До	После	D, %
МПС _{медл} , кг	$53,0 \pm 6,8$	$30,9 \pm 5,1$	41,7
МПС _{взр} , кг	$47,7 \pm 4,1$	$41,1 \pm 4,4$	13,8
$dP_{nc}/dt, \%/мс$	$2,10 \pm 0$	$1,34 \pm 0$	36,2
ОВР, мс	289 ± 25	248 ± 21	14,2
ПМР, мс	256 ± 24	208 ± 20	18,8
ЭМЗ, мс	$31,4 \pm 2,8$	$42,1 \pm 3,4$	34,1
P_{oc} , кг	$10,8 \pm 0,8$	$12,4 \pm 1,8$	14,8
$dP_{oc}/dt, \%/мс$	$1,34 \pm 0,03$	$1,19 \pm 0,02$	11,2
ЭМЗ _{oc} , мс	$10,3 \pm 0,4$	$12,4 \pm 0,3$	20,4
P_o , кг	$75,3 \pm 6,7$	$56,0 \pm 3,8$	14,8
$dP_o/dt, \%/мс$	$1,67 \pm 0$	$2,40 \pm$	43,7

Обнаружена отрицательная связь между МПС и ЭМЗ ($r = -0,37; p < 0,05$) и высокая – между «взрывной» произвольной силой и ЭМЗ ($r = 0,90; p < 0,01$).

Время ЭМЗ при электрически вызванном сокращении ТМГ, как до, так и после КП существенно не отличалось (табл. 2).

Сравнение показателей времени ЭМЗ при электрически вызванном и произвольном сокращении ТМГ обнаружило большую ЭМЗ при произвольном сокращении по сравнению с электрически вызванном сокращением, как до, так и после КП. Так, время ЭМЗ до КП при произвольном сокращения составило в среднем $31,4 \pm 3,1$ мс по сравнению с электрически вызванном сокращением $10,3 \pm 0,4$ мс ($p < 0,05$), а после КП – $42,1 \pm 3,1$ против $12,43 \pm 0,3$ мс, соответственно (табл. 2).

Это первое исследование с количественной оценкой мышечной и сухожиль-

ной адаптации ТМГ у человека в условиях *in situ* к продолжительному КП. Впервые одновременно представлены данные снижения функций мышцы и жесткости МСК, как главных детерминантов механической продукции скелетной мышцы.

Результаты исследований демонстрируют, что изменения сократительных функции ТМГ после продолжительного КП, по-видимому, являются следствием устранения нормальной весовой нагрузки (активности) антигравитационной, постуральной, мышцы в связи с уменьшением гравитации на борту космической станции «МИР».

Влияние космического полета на силовые свойства

Незначительное увеличение P_{oc} ТМГ после КП в настоящем исследовании (+14,8%) согласуется с ранее полученными данными [17, 29]. Эти изменения, по-видимому, можно рассматривать, как ответную реакцию мышечного аппарата на изменение жесткости (растяжимости) мышцы. Уменьшение растяжимости (жесткости) мышцы, которая наблюдается после неупотребления [7] должна изменить характеристики развиваемой изометрической P_{oc} . Напротив, после КП величина, характеризующая собственно-силовые свойства ТМГ (P_o), уменьшилась. Таким образом, увеличение отношения P_{oc}/P_o в нашей работе отражает изменения в жесткости мышцы. Мы спекулируем, что в настоящем исследовании, КП причина увеличения растяжимости мышцы.

После продолжительного КП P_o ТМГ уменьшилась на 26%. Поскольку величина P_o отражает способность мышцы генерировать силу, то первым и, по-видимому, очевидным фактором, указывающим на снижение собственно-силовых свойств ТМГ, может быть уменьшение размера мышцы [49]. Во-вторых, снижение силы сокращения мышцы в результате разгрузки не может быть объяснено исключительно изменением размера мышцы. В снижении силы сокращения, как потенциального фактора, важная роль отводится степени активации мышцы в результате неупотребления [14, 28, 30, 47]. Мы постулируем, что большее снижение МПС (на 42%) по сравнению с P_o (на 24%) после продолжительного КП могло быть из-за влияния невесомости, как на внутренние характеристики рекрутируемых ДЕ [15, 40], так и на изменения паттерн их рекрутирования [41].

Неспособность космонавтов выполнять двигательную задачу – «развить МПС»

можно предположить связана с относительно слабой мотивацией со стороны космонавтов. Однако, учитывая, что космонавты в нашем исследовании, были хорошо мотивированы и не имели никакого дискомфорта во время выполнения произвольных и непроизвольных (электрически вызванных) сокращений, то предположение о «нежелании» выполнять двигательную задачу после КП должно быть отвергнуто. Увеличение P_d подтверждает снижение центрального управления мышцей моторной нервной системой и согласуется с предыдущими сообщениями [28, 30]. Изменения моторного контроля после продолжительного КП могут быть тем основным лимитирующим фактором невесомости, приводящим к снижению функций и мощности [1, 4, 28-31].

Третий фактор, потенциально вносящий свой вклад в непропорциональную потерю силы мышцы по сравнению с ее размером, это уменьшение специфической силы отдельного волокна [52, 57]. Можно предположить, что последнее происходит из-за уменьшения числа активных поперечных мостиков, уменьшения плотности миофибрилл, а не в силе, развиваемой поперечными мостиками [12, 57]. Уменьшение тонких филаментов отмечалось у астронавтов после КП [57]. Не последнюю очередь имеет степень изменения эластических свойств сухожилия, поскольку последнее влияет на длину, при которой функционируют мышечные волокна [40].

Более того, существенный вклад в снижении силы сокращения мышцы могут внести изменения как длины и угла наклона мышечных волокон [16] и в МСК [27, 31]. Связь между длиной и углом наклона мышечного волокна является высоко специфической для мышцы. Архитектура мышцы вместе с ее внутренними свойствами это основной детерминант функций мышцы [25], и если учитывать, что во время КП отмечается изменение положения сегментов тела у человека, что подтверждается ранее полученными данными [9] согласно которым в условиях реальной невесомости из-за повышенной активности мышц-сгибателей человек принимает «флексорную» позу, что предполагает изменение положения и в голеностопном суставе, приводящее к изменению длины мышц-разгибателей стопы, то такое физиологическое «укорочение» ТМГ, возможно, вносит свой вклад в уменьшении толщины мышцы и угла наклона волокон, что согласуется с данными модельных исследований [26, 32].

Снижение жесткости МСК может быть результатом нескольких механизмов, включающих сократительные (изменение характеристик поперечных мостиков) и соединительные (апоневроз, сухожилие) элементы [33, 42].

Влияние космического полета на скоростные свойства

Функциональными компонентами P_{oc} являются ВОС и время 1/2 ПР. В настоящей работе различия между величиной ВОС ТМГ до и после КП составило ~8%. Основным механизмом ВОС и времени 1/2 ПР является взаимодействие факторов, связанных с кинетикой освобождения Ca^{2+} , циклом образования поперечных мостиков, потреблением Ca^{2+} саркоплазматическим ретикулумом (СР) и изменением активной (мышечные волокна) или пассивной (сухожилие) фракции упругого компонента мышцы.

Быстрая природа изменений, т.е. длительность развития P_{oc} , может быть связана с изменениями функций СР [6, 18]. Первичным фактором этих изменений может быть изменение скорости выделения ионов Ca^{2+} из миофибриллярных белков [18]. Однако это трудно представить, поскольку влияние СР на P_{oc} «маскируется» атрофическими процессами, но тем не менее, это представляет интерес, т.к. предполагается, что изменение P_{oc} происходит благодаря изменениям в СР. Освобождение произошло бы более медленно, если скорость поглощения Ca^{2+} СР была уменьшена. Такое уменьшение обнаружено после неупотребления [37]. Уменьшенная скорость освобождения Ca^{2+} от миофибриллярных белков могло бы не только увеличить время ВОС, но и развить большую величину силы, т.к. поперечные мостики продолжают быть активными, пока Ca^{2+} находится в саркоплазме. Эти эффекты на СР отражаются в кинетике изменений механических ответов ТМГ при парном раздражении с разными межимпульсными интервалами, что поддерживает предположение об изменении кинетики развития Ca^{2+} в мышце [28, 29].

Влияние космического полета на скоростно-силовые свойства

Скорость развития электрически вызванного сокращения показала незначительное изменение после пребывания в условиях продолжительного КП, что согласуется с наблюдениями [59] об относительно постоянной механике тетанического сокра-

щения и современной теории (поперечных мостиков) мышечного сокращения [50]. Подобно условиям полета, мы предварительно показали, что постельный режим человека существенно не изменяет собственно скоростно-силовые свойства ТМГ [28]. Исходя из посылки, что форма кривой *сила-время* определяется скоростью образования и разрыва связи поперечных мостиков [50], то можно предполагать, что цикл образования поперечных мостиков различается ненамного (или несколько) под влиянием микрогравитации.

В дополнение, как известно, время развития силы во время электрически вызванного тетанического сокращения действительно не изменялось, тогда как максимальная dP_{bc}/dt была увеличена. Причина увеличения максимальной dP_{bc}/dt укорочения разгруженной мышцы после полета неизвестна. Однако можно допустить, что увеличение скорости укорочения является следствием изменений геометрии внутренней структуры мышцы, т.е. увеличение пространства между филаментами [57] или уменьшение угла наклона мышечных волокон [11].

Увеличение (на 44%) максимальной dP_{bc}/dt ТМГ в нашем исследовании могло произойти из-за увеличения в содержании относительно быстрого типа белка изоформ тяжелых цепей миозина и возможно, из-за потери тонких актиновых нитей [46]. Такие структурные изменения могли быть ответственными за послеполетное увеличение максимальной скорости сокращения и уменьшение жесткости мышцы [57] и можно предположить, что эти изменения будут оказывать больший эффект на скорость укорочения, чем на силу сокращения [57].

Влияние космического полета на электромеханическую задержку

Представляется необходимым указать методологию определения порога начала развития силы сокращения. Порог начала силы сокращения при анализе ЭМЗ один из основных факторов, который влияет на ее продолжительность, поскольку высокий порог может привести к большей задержке времени, что является артефактом. Время, чтобы растянуть серию вязкоэластического компонента определяет скорость развития силы, которая оказывает воздействие на МСК [34]. Высокий порог мешал бы показывать влияние «слабого» МСК на ЭМЗ. В настоящем исследовании порог определялся как начальная точка, когда напряже-

ние повышалось и составляло в среднем 7 г в интервале 20 мс. Поэтому в нашем исследовании основную часть времени ЭМЗ составляет время, чтобы «поднять слабую» серию вязкоэластического компонента.

В настоящем исследовании впервые представлены данные изменения ЭМЗ при произвольных и электрически вызванных сокращениях мышцы у космонавтов после продолжительного КП. Как известно ЭМЗ отражает время растяжения сократительными элементами серию вязкоэластического компонента [8]. Следовательно, увеличение/уменьшение ЭМЗ является косвенным показателем изменения жесткости МСК [38]. Как показывает настоящее исследование, обнаружено изменение ЭМЗ после КП, что предполагает изменение свойств сухожилия мышцы. Ранее полученные результаты прямо показали, что разгрузка может изменять механическое поведение сухожилия мышцы, т.е. отмечается его удлинение и как результат этого, снижение жесткости сухожилия [13, 31, 32, 36, 44]. Снижение жесткости сухожилия может привести к увеличению его деформации при развитии силы мышцы. В результате мышечные волокна перемещаются в неоптимальную зону отношения *напряжение-длина*. Как было показано ранее в условиях *in vivo*, наибольшая величина силы сокращения отмечается в зоне плато отношения *напряжение-длина* [25, 45]. Поэтому увеличенное укорочение сокращающегося мышечного волокна при увеличенной деформации сухожилия заставляет саркомеры «работать» при более коротких длинах, т.е. далеких от их оптимума.

Изменения в жесткости сухожилия мышцы затронут скорость передачи сократительной силы к костной системе. В настоящем исследовании были оценены две переменные, касающиеся скорости передачи силы от мышцы к скелету – это ЭМЗ и скорость развития напряжения. Последняя зависит от жесткости сухожилия и от скорости сокращения, с которой сила передается к костной системе, тогда как ЭМЗ зависит от распространения потенциала действия по мембране мышечного волокна и связи сокращение-возбуждение сократительного компонента и от свойств серии вязкоэластических компонент [58]. Поскольку известно, что при разгрузке снижается скорость проведения возбуждения по мембране мышечных волокон низкопороговых ДЕ [3], то это может способствовать удлинению ЭМЗ. Согласно нашим данным, время ЭМЗ после КП увеличилось (+34%) при сни-

жении скорости развития произвольного сокращения, что позволяет предположить о значительном увеличении времени связи сокращение-возбуждение сократительного компонента и серии вязкоэластического компонента. Полученные результаты хорошо согласуются с данными [14, 31].

Следует отметить, что ЭМЗ существенно увеличивается после значительного снижения жесткости сухожилия [10], но когда «слабое сухожилие поднято» [39], создавая предпосылку для растяжения МСК, то ЭМЗ не изменяется [38]. Более того, известно, что разгрузка увеличивает максимальную скорость укорочения отдельного мышечного волокна у человека [52, 57]. Это предполагает, что увеличение ЭМЗ и снижение скорости развития напряжения, наблюдаемых в настоящем исследовании, может быть главным образом приписано снижению жесткости сухожилия.

В настоящем исследовании ЭМЗ при выполнении произвольного сокращения была более чем вдвое больше ЭМЗ, зарегистрированной во время произвольного (вызванного) сокращения ТМГ, что согласуется с ранее полученными данными [55]. Различия в величине ЭМЗ, более короткая во время вызванного сокращения, можно объяснить синхронизированной активностью всех ДЕ и изменением порядка рекрутирования ДЕ [51]. Согласно Viitasalo и Komi [53] ЭМЗ, прежде всего, определяется временем, необходимым для растяжения серии вязко-эластического компонента, что в свою очередь, связано со скоростью развития силы [8, 52]. Учитывая порядок рекрутирования ДЕ во время произвольного сокращения, то развиваемая сила будет меньше по сравнению с условиями, когда большие ДЕ достигают первыми порога или одновременно в порядке рекрутирования [35]. Поскольку при стимуляции нерва большие ДЕ достигают порога раньше [19], что по существу полностью изменяют порядок рекрутирования ДЕ [19], то и скорость развития силы увеличится, что и проявится в более короткой ЭМЗ [52]. Более того, супрамаксимальный стимул, используемый в нашем исследовании для вызова произвольного одиночного сокращения ТМГ, теоретически вовлекает все афферентные волокна в смешанном нерве, заканчивающемся одновременным рекрутированием всех ДЕ и как следствие этого увеличенной скоростью развития силы. Хотя и другие факторы типа время распространения потенциала действия по мембране мышечного

волокна [3] и инициирование цикла образования поперечных мостиков также играют роль в величине ЭМЗ.

Таким образом, представленные в настоящей работе результаты показывают, что механические свойства ТМГ у человека изменяются после продолжительного КП. Сравнение механических изменений, зарегистрированных во время произвольных и электрически вызванных сокращений, предполагает, что невесомость изменяет не только периферические процессы, связанные с сокращениями, но изменяет также и центрально-нервную команду.

С другой стороны исследование демонстрирует связь между ЭМЗ и изменениями жесткости МСК после продолжительного пребывания человека в условиях микрогравитации. ЭМЗ между моментом нанесения электрического раздражения (артефакт М-ответа) и вызванным одиночным сокращением простой и быстрый метод оценки изменения жесткости мышцы, включенной в процесс адаптации к условиям внешней среды. Более того, время ЭМЗ при вызванном одиночном сокращении мышцы может служить показателем функционального состояния нервно-мышечного аппарата, а соотношение времени ЭМЗ при произвольном и вызванном сокращениях показателем функционального состояния центральной нервной системы.

Автор выражает глубокую благодарность всем членам основных экипажей в полетах на космической станции «МИР» за их участие в исследовании, за их поддержку и без их усилий этот проект невозможно было бы выполнить.

Автор также выражает благодарность руководству медицинского отдела ФГБУ «НИИ ЦПК имени Ю.А. Гагарина», врачам экипажей и инженерам за поддержку и оказание помощи при выполнении данных исследований.

Список литературы

1. Григорьева Л.С., Козловская И.Б. Влияние невесомости и гипокинезии на скоростно-силовые свойства мышц человека // Космич. биол. и авиакосмич. мед. – 1987. – 21. – С. 27-30.
2. Коряк Ю.А. Исследование скоростно-силовых свойств мышечного аппарата человека // Резерв. возможности организма спортсменов (Каражанов Б.Б., ред.). – Алма-Ата: КазИФК, 1985. – С. 86-97.
3. Христова Л.Г., Гидиков А.А., Асланова И.Ф. и др. Влияние иммерсионной гипокинезии на потенциалы двигательных единиц мускулатуры человека // Косм. биол. и авиакосмич. мед. – 1988. – 22. – С. 39-43.
4. Antonutto G., Capelli C., Cirardis M. et al. Effects of microgravity on maximal power of lower limbs during very short efforts in humans // J. Appl. Physiol. – 1999. – 86. – С. 85-92.
5. Bell D.G. Jacobs I. Eleicro-mechanical response times and rate of force development in males and females // Med. Sci. Sports Exerc. – 1986. – 18. – С. 31-36.
6. Briggs F.N., Poland J.L., Solard R.J. Relative capabilities of sarcoplasmic reticulum in fast and slow mammalian skeletal muscle // J. Physiol. – 1977. – 266. – С. 587-594.

7. Canon F., Goubel F. Changes in stiffness induced by hindlimb suspension in rat soleus muscle // *Pflüg. Arch.* – 1995. – 429. – P. 332–337.
8. Cavanagh P.R., Komi P.V. Electromechanical delay in human skeletal muscle under concentric and eccentric contractions // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 1979. – 42. – P. 159–63.
9. Clément G., Gurfinkel V.S., Lestienne F. Mechanisms of posture maintenance in weightlessness. // *Vestibular and Visual Control on Posture and Locomotor Equilibrium*, (Black I., ed.). Basel, Switzerland: Karger. – 1985. – P. 158–163.
10. Costa P.B., Ryan E.D., Herda T.J. et al. Acute effects of passive stretching on the electromechanical delay and evoked twitch properties // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 2010. – 108. – P. 301–310.
11. Darr K.C., Schultz E. Hindlimb suspension suppresses muscle growth and satellite cell proliferation // *J. Appl. Physiol.* – 1989. – 67. – P. 1827–1834.
12. D'Antona G., Pellegrino M.A., Adami R. et al. The effect of ageing and immobilization on structure and function of human skeletal muscle fibres // *J. Physiol.* – 2003. – 552. – P. 499–511.
13. De Boer M., Maganaris C.N., Seynnes O.R. et al. Time course of muscular, neural and tendinous adaptations to 23 day unilateral lower-limb suspension in young men // *J. Physiol.* – 2007. – 583. – P. 1079–1091.
14. Duchateau J. Bed rest induces neural and contractile adaptations in triceps surae. // *Med. Sci. Sports Exerc.* – 1995. – 27. – P. 1581–1589.
15. Duchateau J., Hainaut K. Effects of immobilization on contractile properties, recruitment and firing rates of human motor units // *J. Physiol.* – 1990. – 422. – P. 55–65.
16. Friedrich J.A., Brand R.A. Muscle fiber architecture in the human lower limb // *J. Biomech.* – 1990. – 23. P. 91–95.
17. Edgerton V.R., Barnard R.J., Peter J., Meier A. Properties of immobilized hind limb muscles of Galago Senegalensis // *Exp. Neurol.* – 1975. – 46. – P. 115–131.
18. Fitts R.H., Winder W.W., Brooke M.H. et al. Contractile, biochemical, and histochemical properties of thyrotoxic rat soleus muscle // *Am. J. Physiol.* – 1980. – 238. – P. C15–C20.
19. Garnett R., Stephens J.A. Changes in recruitment threshold of motor units produced by cutaneous stimulation in man // *J. Physiol.* – 1981. – 311. – P. 463–473.
20. Gobbo M., Ce' E., Diemont B. et al. Torque and surface mechanomyogram parallel reduction during fatiguing stimulation in human muscles // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 2006. – 97. – P. 9–15.
21. Grimby L. Motor unit recruitment during normal locomotion // *Med. Sport Sci.* – 1987. – 26. – P. 142–151.
22. Grosset J.F., Mora I., Lambert D., Pérot C. Age-related changes in twitch properties of plantar flexor muscles in prepubertal children. // *Pediatr. Res.* – 2005. – 58. – P. 966–970.
23. Heerkens Y.F., Woittiez R.D., Huijing P.A. et al. Passive resistance of the human knee: the effect of immobilization // *J. Biomed. Eng.* – 1986. – 8. – P. 95–104.
24. Hill A.V. The series elastic component of muscle // *Proc. R. Soc.* – 1950. – 137. – P. 273–280.
25. Ichinose Y., Kawakami Y., Ito M., Fukunaga T. Estimation of active force-length characteristics of human vastus lateralis muscle. // *Acta Anat. (Basel).* – 1997. – 159. – P. 78–83.
26. Kawakami Y., Akima H., Kubo K. et al. Changes in muscle size, architecture and neural activation after 20 days of bed rest with and without resistance exercise // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 2001. – 84. – P. 7–12.
27. Kim D.H., Witzmann F.A., Fitts R.H. Effects of disuse on sarcoplasmic reticulum in fast and slow skeletal muscle // *Am. J. Physiol.* – 1982. – 243. – P. C156–C160.
28. Koryak Yu. Contractile properties of the human triceps surae muscle during simulated weightlessness // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 1995. – 70. – P. 344–350.
29. Koryak Yu. Electromyographic study of the contractile and electrical properties of the human triceps surae muscle in a simulated microgravity environment // *J. Physiol.* – 1998. – 510. – P. 287–295.
30. Koryak Yu. Electrically evoked and voluntary properties of the human triceps surae muscle: effects of long-term spaceflights // *Acta Physiol. Pharmacol. Bulg.* – 2001. – 26. – P. 21–27.
31. Kubo K., Akima H., Kouzaki M. et al. Changes in the elastic properties of tendon structures following 20 days bed-rest in humans // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 2000. – 83. – P. 463–468.
32. Kubo K., Akima H., Ushiyama J. et al. Effects of resistance training during bed rest on the viscoelastic properties of tendon structures in the lower limb // *Scand. J. Med. Sci. Sports.* – 2004. – 14. – P. 296–302.
33. Kubo K., Kanehisa H., Kawakami Y., Fukunaga T. Influence of static stretching on viscoelastic properties of human tendon structures in vivo // *J. Appl. Physiol.* – 2001, v. 90, p. 520–527
34. Laine Santa Maria D. Pre-motor and motor reaction time differences associated with stretching of the hamstring muscles // *J. Mot. Behav.* – 1970. – 2. – P. 163–173.
35. Luscher H.R., Ruenzel P., Henneman E. How the size of motoneurons determines their susceptibility to discharge // *Nature.* – 1979. – 282. – P. 859–861.
36. Maganaris C.N., Reeves N.D., Rittweger J. et al. Adaptive response of human tendon to paralysis // *Muscle Nerve.* – 2006. – 33. – P. 85–92.
37. Matsumoto F., Trudel G., Uthoff H.K., Backman D.S. Mechanical effects of immobilization on the Achilles' tendon // *Arch. Phys. Med. Rehabil.* – 2003. – 84. – P. 662–667.
38. Mora I., Quintero S., Pérot C. Electromechanical assessment of ankle stability // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 2003. – 88. – P. 558–564.
39. Muraoka T., Muramatsu T., Fukunaga T., Kanehisa H. Influence of tendon slack on electromechanical delay in the human medial gastrocnemius in vivo // *J. Appl. Physiol.* – 2004. – 96. – P. 540–544.
40. Narici M.V., Maganaris C.N. Adaptability of elderly human muscles and tendons to increased loading // *J. Anat.* – 2006. – 208. – P. 433–443
41. Petitjean M., Maton B., Fourment A. Summation of elementary phonomyograms during isometric twitches in humans // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 1998. – 77. – P. 527–535.
42. Proske U., Morgan D.L., Gregory J.E. Thixotropy in skeletal muscle and in muscle spindles: a review // *Prog. Neurobiol.* – 1993. – 41. – P. 705–721.
43. Recktenwald M.R., Hodgson J.A., Roy R.R. et al. Effect of spaceflight on rhesus quadrupedal locomotion after return to 1G // *J. Neurophysiol.* – 1999. – 81. – P. 2451–2463.
44. Reeves N.D., Maganaris C.N., Ferretti G., Narici M.V. Influence of 90-day simulated microgravity on human tendon mechanical properties and the effect of resistive countermeasures // *J. Appl. Physiol.* – 2005. – 98. – P. 2278–2286.
45. Reeves N.D., Narici M.V., Maganaris C.N. In vivo human muscle structure and function: adaptations to resistance training in old age // *Exp. Physiol.* – 2004. – 89. – P. 675–689.
46. Riley D.A., Bain J.L.W., Thopson J.L. et al. Decreases thin filament density and length in human atrophic soleus muscle fibers after spaceflight // *J. Appl. Physiol.* – 2000. – 88. – P. 567–572.
47. Ruegg D.G., Kakebeke T.H., Gabriel J.P., Bennefeld M. Conduction velocity of nerve and muscle fiber action potentials after a space mission or a bed rest // *Clin. Neurophysiol.* – 2003. – 114. – P. 86–93.
48. Sandow A. Excitation-contraction coupling in skeletal muscle // *Pharmacol. Rev.* – 1965. – 17. – P. 265–320.
49. Schulze K., Gallagher P., Trappe S. Resistance training preserves skeletal muscle function during unloading in humans // *Med. Sci. Sports Exerc.* – 2002. – 34. – P. 303–313.
50. Simmons R.M., Jewell B.R. Mechanics and models of muscular contraction // *Res. Adv. Physiol.* – 1974. – 9. – P. 87–147.
51. Solomonow M. External control of the neuromuscular system // *IEEE Trans. Biomed. Eng.* – 1984. – 31. – P. 752–763.
52. Trappe S., Trappe T., Gallagher P. et al. Human single muscle fibre function with 84 day bed-rest and resistance exercise // *J. Physiol.* – 2004. – 557. – P. 501–513.
53. Viitasalo J.T., Komi P.V. Interrelationships between electromyographical, muscle structure and reflex time measurements in man // *Acta Physiol. Scand.* – 1981. – 111. – P. 97–103.
54. Vint P.F., McLean S.P., Gregory M.H. Electromechanical delay in isometric actions initiated from nonresting levels // *Med. Sci. Sports Exerc.* – 2001. – 33. – P. 978–983.
55. Vos E.J., Harlaar J., Van Ingen Schenau G.J. Electromechanical delay during knee extensor contractions // *Med. Sci. Sports Exerc.* – 1991. – 23. – P. 1187–1193.
56. Weiss A.D. The locus of reaction time change with set, motivation and age // *J. Gerontol.* – 1965. – 20. – P. 60–64.
57. Widrick J.J., Knuth S.T., Norenberg K.M. et al. Effect of a 17 day spaceflight on contractile properties of human soleus muscle fibres // *J. Physiol.* – 1999. – 516. – P. 915–930.
58. Wilkie D.R. The relation between force and velocity in human muscle // *J. Physiol.* – 1949. – 110. – P. 249–280.
59. Witzmann F.A., Kim D.H., Fitts R.H. Recovery time course in contractile function on fast and slow skeletal muscle after hind limb immobilization // *J. Appl. Physiol.* – 1982. – 52. – P. 677–682.