

УДК 612.816/.73/.741

НЕРВНО-МЫШЕЧНАЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ СТИМУЛЯЦИЯ В УСЛОВИЯХ ОПОРНОЙ РАЗГРУЗКИ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА АРХИТЕКТУРУ И СИЛУ СОКРАЩЕНИЯ ТРЕХГЛАВОЙ МЫШЦЫ ГОЛЕНИ У ЧЕЛОВЕКА

Коряк Ю.А.

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

Известно, что под воздействием микрогравитации снижается работоспособность и функции скелетных мышц у человека, но мало известно о влиянии ее на структуру мышц. Таким образом, целью настоящего исследования было изучение влияния моделируемой микрогравитации и оценки эффективности нервно-мышечной электростимуляции (НМЭС) на механические свойства антигравитационной трехглавой мышцы голени (ТМГ) и внутреннюю архитектуру [длину (L) и угол наклона (Q) волокон] медиальной (МИМ), латеральной икроножных (ЛИМ) и камбаловидной мышц (КМ) голени у 12 здоровых мужчин в ответ на 7-суточный иммерсионный режим (ИР). Внутреннюю архитектуру мышц определяли *in vivo* методом ультразвукового сканирования («EDGE», SonoSite, USA) с использованием В-режима при угловой позиции в голеностопном суставе 0° (нейтральная анатомическая позиция) и с углом в коленном суставе 180°. Одна группа (n = 6) выполняла НМЭС во время ИР (группа ИРНМЭС); вторая группа (n = 6) подвергалась воздействию только ИР и не использовали НМЭС (группа ИР). Испытуемые группы ИРНМЭС ежедневно по 3 ч/день проводили НМЭС мышц нижних конечностей, используя электростимулятор «СТИМУЛ НЧ-01». После опорной разгрузки сила сокращения ТМГ существенно снизилась в группе ИР (на 34%), а в группе ИРНМЭС увеличилась на 11%. Внутренняя архитектура МИМ, ЛИМ и КМ была значительно изменена. В группе ИРНМЭС после ИР L и Q волокон МИМ, ЛИМ и КМ уменьшились на 11 ± 2,1%, 12,9 ± 1,9%, 12,7 ± 2,4%, 21 ± 5,2%, 18,4 ± 4,6% и 16,0 ± 4,3%, соответственно; а в группе ИР на 16,6 ± 2,1%, 15,7 ± 1,8%, 15,6 ± 1,8%, 28,7 ± 6,5%, 34,7 ± 5,1% и 38,0 ± 6,9%, соответственно. Толщина МИМ, ЛИМ и КМ в группе ИРНМЭС после ИР уменьшились в меньшей степени по сравнению с группой ИР на 5,8%, 36,3% и 43,0%, соответственно. Изменения ассоциируются со снижением силы сокращения во время изометрического сокращения. НМЭС частично компенсировала потерю мышечной силы и внутреннюю архитектуру (длина и угол наклона волокон) после опорной разгрузки. Предполагается, что интенсивность НМЭС была не достаточной, чтобы полностью предотвратить изменения в механических и внутренних свойствах мышц.

Ключевые слова: «сухая» иммерсия, НМЭС, ультразвуковое исследование, сила сокращения, скелетная мышца

ELECTROSTIMULATION TRAINING OF HUMAN TRICEPS SURAE MUSCLE IN CONDITIONS OF MECHANICAL UNWEIGHTING

Koryak Yu.A.

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

Architectural properties of the triceps surae muscles (TS) were determined *in vivo* for four men. Investigated influence of chronic low-frequency functional electrostimulation (FES) on architecture of the medial (MG) and lateral (LG) gastrocnemius and soleus (SOL) muscles at group of men-volunteers, taking place in conditions of the reduced gravitational loading caused by influence “dry” water immersion during 7 day. During time exposition examinees daily on 3 h in day carried out FES-training (FEST) of muscles of the bottom low limb. The ankle was positioned at 0° plantar flexion, with the knee set at 90°. Longitudinal ultrasonic images of the MG and LG and SOL were obtained while the subject was relaxed, from which fascicle lengths and angles with respect to the aponeuroses were determined. Maximal torque moment developed by the TS after an exposition with application FEST has increased on the average for ~ 11%. At a passive condition up to an exposition the fascicle lengths changed from 36, 47, and 39 mm (ankle -15°) to 27, 31, and 28 mm (ankle +30°); angles fascicle has changed from 31, 20, and 23° to 49, 29, and 34° in the MG, LG, and SOL, respectively. After an exposition with FEST in a passive condition the fascicle lengths decreased on 16, 37, and 24%; angles fascicle has increased on 38, 35, and 34% in the MG, LG and SOL, respectively. Decrease in thickness of muscles has not been prevented by present report FEST, specifying about necessity of application of specific training modes (intensity). The trained muscles after an exposition with FEST have shown essential changes in angles and length of fascicles, assuming, that the architecture of muscles really changes, reflecting in the greater degree an atrophy of a muscle.

Keywords: ultrasonography; microgravity; pennate muscle; voluntary contractions; lengths and angles of fascicles

Эволюционно человек, как и другие животные, хорошо приспособлены к окружающей внешней среде Земли и многие сенсорные системы прямо или косвенно определяются гравитацией для сенсомоторной интеграции, моторного контроля, и, в конечном счете, определяют жизнеспособность. Поэтому разгрузка скелетно-мышечной системы вызванная воздействием

реальной или моделируемой микрогравитацией в первую очередь вызывает снижение массы, жесткости и силы сокращения мышц [3, 6, 7, 20, 50-54]. В этих условиях основной мишенью функциональной разгрузки являются антигравитационные или постуральные мышцы и наибольшему влия-

янию опорной разгрузки подвержены мышцы-разгибатели бедра и голени, но особенно голени [3, 20], вероятно из-за большей механической их загруженности в гравитационных условиях. Более того, мышцы-разгибатели, преимущественно составлены из медленносокращающихся волокон, которые страдают в первую очередь в условиях их разгрузки [12]. Если снижение массы мышц имеет в большей степени клиническое значение, то снижение функций мышц имеет принципиально большее значение, поскольку может оказать негативное влияние не только на операторскую деятельность космонавтов/астронавтов во время их полета, но что особенно важно по их возвращению на Землю. Если разгрузка мышечного аппарата действительно является причиной снижения сократительных функций, то важно знать физическая тренировка (ФТ) в условиях разгрузки через тренировочные упражнения может ли предотвратить потенциально вредное влияние. К сожалению, во многих ситуациях ФТ временно не выполняема или просто невозможна, и таким образом, следует искать заменители, чтобы облегчить атрофию неупотребления мышц.

Выполняемая в настоящее время в условиях космического полета ФТ, с использованием таких средств тренировочного процесса, как беговая дорожка и велоэргометр, которые обеспечивают тренировку сердечно-сосудистой и дыхательной системы [2], но не мощностных свойств мышечного аппарата. Таким образом, ФТ в том виде как она используется, оказалась малоэффективным средством в поддержании не только сократительных функций мышц [6, 7, 50, 51, 54], но даже в предотвращении нарушения метаболизма кальция и минеральных веществ [16, 17]. Наоборот, силовая ФТ, как известно, вызывают увеличение не только площади поперечного сечения и силы мышц [43], но повышает нервный драйв [70] и является эффективным средством поддержания или увеличения минеральной плотности костной ткани у человека [65]. Поэтому силовая ФТ в комплексе с другими средствами является перспективным средством для ослабления мышечной дезадаптации, вызванной воздействием микрогравитации.

Трехглавая мышца голени (ТМГ), являясь основным синергистом плантарной флексии [61], имеет первостепенное значение при локомоции и в контроле позы [58, 74], поскольку активация ТМГ приводит к разгибанию стопы, что предохраняет переднее смещение центра подошвенного давления в пределах зоны опоры [58, 81]. Следовательно, ТМГ играет важную роль

не только в регулировании передне-заднего положения тела, в зависимости от фактического положения центра массы, чтобы поддержать постуральный баланс, но и предопределяет переход из положения стоя до ходьбы или бега [73, 81]. В этом контексте, с сугубо биомеханической точки зрения, любое изменение в силе подошвенного давления внутри зоны опоры или в ее передачи может привести к неблагоприятным изменениям в постуральном балансе и увеличению риска падения [64, 71]. Более того, медиальная (МИМ), латеральная (ЛИМ) икроножные и камбаловидная (КМ) мышцы, образующие ТМГ, в целом, имеют разную внутреннюю архитектуру (длину мышц, длину и угол наклона волокон) [34, 41, 79].

Структурное построение волокон мышцы, или иными словами, внутренняя архитектура мышцы является важным детерминантом функциональных характеристик мышц (отношение скорость-сила, длина-сила и максимальная изометрическая сила) [34, 37, 57]. Архитектура мышцы у человека может быть изучена не инвазивно *in vivo*, используя ультразвуграфию в реальном времени [36]. Действительно, используя ультразвуграфию, было показано, что после неупотребления (*disuse*) архитектура мышц значительно изменяется, в частности отмечаются изменения длины и угла наклона волокон [40, 62]. Уменьшение длины и угла наклона волокон отражают потерю последовательно и параллельно расположенных саркомеров. Уменьшение длины волокон мышцы предполагает уменьшение возможности укорочения саркомеров при сокращении при заданной длине мышцы без изменений в свойствах сухожилия. Снижение укорочения саркомеров может заставить работать саркомеры дальше от их оптимальной длины, воздействуя на отношение длина-напряжение [40], и, таким образом, привести, в целом, к снижению производства силы мышцы. Угол наклон волокон мышцы основная стратегия упаковать большее число сократительных элементов [62] и поэтому при атрофии мышцы уменьшение угла наклона волокон, является показателем потери параллельно расположенных саркомеров [37].

Поскольку мышечная архитектура является основным фактором, определяющим механическое поведение мышцы [57], то имеет особое значение узнать, являются ли эти архитектурные изменения, связанные с опорной разгрузкой, равномерным распределением для всех мышц, составляющих данную мышечную группу. Неравномерное распределение архитектурных изменений

может поставить еще дальше вопрос под угрозу механическую мощность мышц. Действительно, как показано в последнее время в модельных экспериментах [20, 46, 67, 68], разгрузка действительно сопровождается изменениями мышечной архитектуры, как снижением размера мышцы, так и становятся короче пучки и наклоны мышечных волокон.

Нервно-мышечная электростимуляция (НМЭС) метод, который чаще используется физиотерапевтами [32, 66], может быть эффективным средством в предотвращении «слабости» мышц, вызванной неупотреблением (разгрузкой) разной этиологией. НМЭС представляет собой альтернативный, физиологический, метод вызывающий сокращение мышц, действуя, таким образом, как заменитель обычной физической активности во время неупотребления мышцы.

Использованию электрического тока в качестве триггера мышечных сокращений известно более ~ 350 лет назад (Swammerdarm, 1670, цитата [27]). Поверхностная НМЭС представляет собой альтернативный способ, позволяющий генерировать сокращение мышцы, вместо применения традиционной ФТ во время неупотребления мышцы, вызванное болезнью или травмой [22, 78] и оказывает благоприятные воздействия на функции мышц пациентов, страдающих от серьезных сердечных осложнений [22, 78]. Используя данную методологию, как нами ранее было показано [4, 5, 49], «тренировка» мышц с применением НМЭС существенно увеличивает сократительные функции мышц.

В настоящем исследовании в условиях наземного моделирования опорной разгрузки использован специально разработанный для продолжительного космического полета автономный электростимулятор «Стимул НЧ-01» (Россия), как дополнительное средство для тренировки мышечного аппарата у членов длительных космических миссий.

В свете вышеупомянутого, цель настоящего исследования состояла в том, чтобы оценить, во-первых, адаптацию сократительных свойств ТМГ в ответ на воздействие 7-суточного иммерсионного режима (ИМ) и оценивать эффективность электрической «тренировки», используя электростимулятор «Стимул НЧ-01», в уменьшении потенциально отрицательных влияний на сократительные функции, вызванное опорной разгрузкой. Предполагалось, что опорная разгрузка будет причиной снижению функций мышц во время ИР, а НМЭС предотвратила бы отрицательный эффект, вызванный снижением физической актив-

ности. Во-вторых, поскольку мышечная архитектура является основным фактором, определяющим механическое поведение мышц [57], то представлялось важным и значимым, количественно описать взаимосвязь между архитектурой разных мышц (длиной и углом наклона), составляющих ТМГ у человека, в естественных условиях и в условиях ИР с применением НМЭС и обсудить их функциональные последствия — изменения архитектуре мышц являются факторами, лимитирующими и определяющими сократительные свойства в условиях опорной разгрузки.

Методы и материал

Все экспериментальные процедуры настоящего исследования были выполнены в соответствии с Хельсинской Декларацией 1964 г. [18] и одобрены Комиссией по био-медицинской этике ГНЦ - ИМПБ РАН.

План исследования

Данное исследование было выполнено в ИМПБ и организовано Лабораторией гравитационной физиологии сенсомоторной системы на базе Отдела сенсомоторной физиологии и профилактики и является продолжением серий экспериментальных работ выполняемых лабораторией.

Для моделирования физиологических эффектов микрогравитации в условиях 1 G был применен метод «сухой» водной иммерсии, разработанный в ИМПБ [19]. Добровольцы-мужчины помещались в иммерсионную ванну сроком на 7 дней (рис.1) Во время этого периода добровольцы оставались в лаборатории сенсомоторной физиологии и профилактики, сотрудники которой обеспечивали окружающую среду, подобную клинической.

Испытуемые выполнили все действия, связанные с личной гигиеной и обязанности непосредственно в условиях иммерсионной ванны. Во время ИР ФТ не выполнялась и более того, испытуемые были постоянно под контролем медицинского персонала и видеокамер, чтобы гарантировать, что никакая физическая активность во время ИР не выполнялась. Испытуемые соблюдали диету с учетом калорийности относительно массы их тела. Потребление жидкости составляло, по крайней мере, порядка 30 мл×кг-1 в день и с максимумом 2.5 л/день, в то время такие напитки, как чай, кофе и кола не использовались.

Испытуемые

Отбор испытуемых был основан на подробном анализе истории болезни, биохимического анализа крови и физической

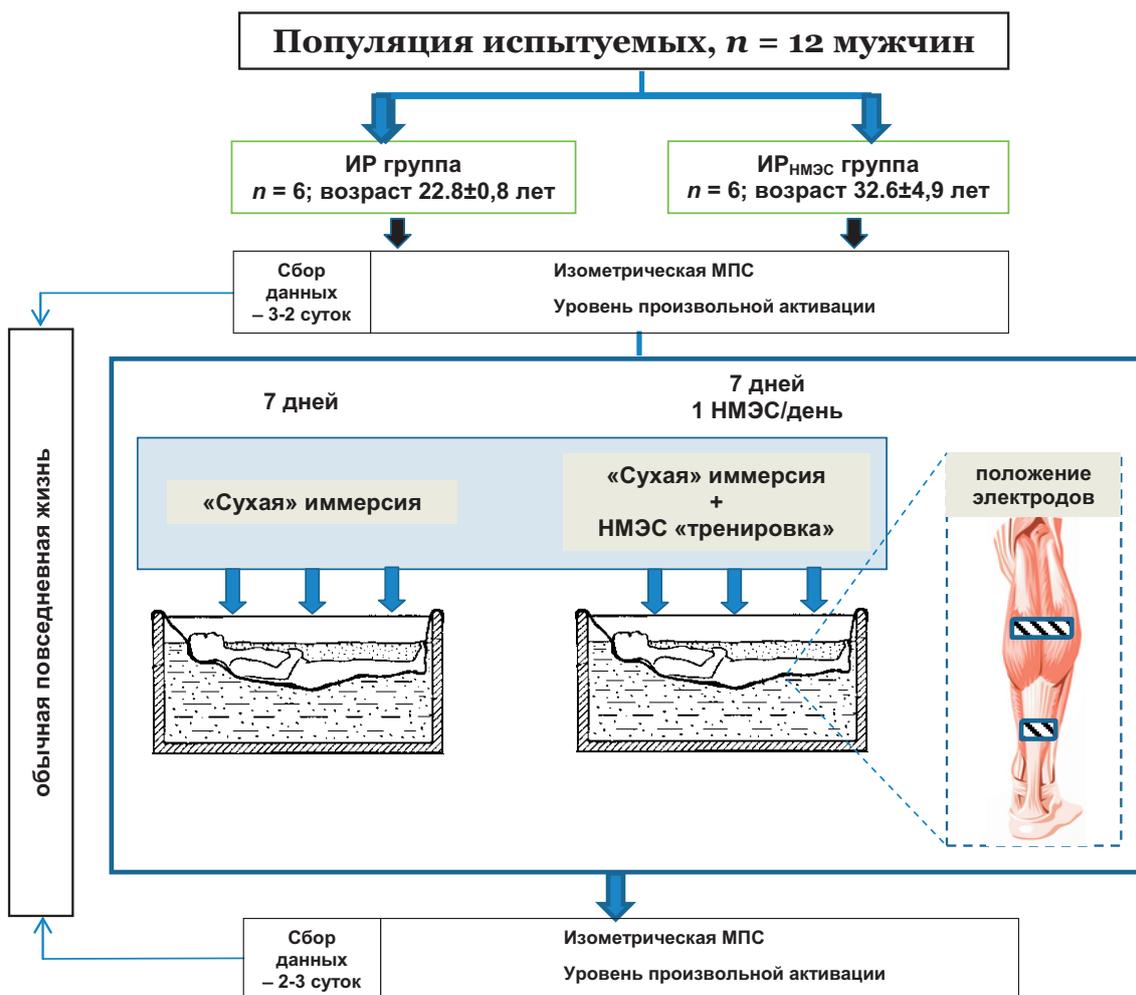


Рис. 1. Экспериментальный план

Все участники вели обычный двигательный образ жизни, а участники экспериментальной группы никогда не применяли НМЭС «тренировку». Семь дней отделяли два дня сбора данных. Основными задачами сбора данных были оценка силовых свойств ТМГ при максимальных произвольных сокращениях, а также уровня произвольной активации ТМГ при нанесении дополнительного афферентного раздражения мышц неработающей конечности. НМЭС «тренировка» выполнялась каждый день в течение 6 дней в неделю с одним днем отдыха. НМЭС «тренировку» участники эксперимента выполняли в положении лежа, находясь непосредственно в ванне

экспертизы при выполнении велоэргометрического нагрузочного теста и без какой-либо нарушений нервно-мышечной системы и сердечно-сосудистых расстройств. Все испытуемые вели обычный двигательный режим и не участвовали в спортивных соревнованиях. Во время исследования участники не применяли медикаментозных средств и были некурящими.

Группа мужчин-добровольцев (n = 12) возрастом между 20 и 30 годами дали письменное согласие участвовать в настоящем исследовании после того, как им сообщили обо всех процедурах и возможных рисках. Мужчины-добровольцы были распределены на две группы: первая группа, которая

в условиях ИР применяла НМЭС «тренировку» (группа ИРНМЭС; n = 6; возрастом 32.6 ± 4.9 лет; массой тела 70.6 ± 5.5 кг и ростом 1.75 ± 0.05 м), и вторая группа, которая подвергалась только ИР (группа ИР; n = 6; возрастом 22.8 ± 0.8 лет, ростом и массой 1.84 ± 0.1 м и 7.3 ± 4.2 кг) подвергалась воздействию ИР и не использовали НМЭС процедуру.

«Сухая» водная иммерсия

Для моделирования воздействия опорной разгрузки мышечного аппарата в наземных условиях использовали ИР [19]. Коротко, испытуемый помещался в положении лежа на спине в специальную ванну,

заполненной водой на высокоэластическую тканевую пленку, изолирующую поверхность тела от контакта с водой (рис. 1). Температура воды в ванне была постоянной на уровне 33.4 °С и автоматически поддерживалась на этом уровне в течение всего эксперимента. Испытуемый постоянно оставался в горизонтальном положении, включая выделительные функции и прием пищи. Во время экспозиции испытуемый постоянно находился под медицинским наблюдением на протяжении 24 часов. Обслуживающий медицинский персонал постоянно присутствовал при транспортировании испытуемого, при выполнении личной гигиены, приема пищи, медицинском обслуживании в пределах ограничений протокола.

Все исходные данные были собраны в течение недели до начала ИР и последующие измерения проводились сразу же после «выхода» участника эксперимента из ИР, и протокол исследований был идентичным.

Нервно-мышечная электростимуляционная «тренировка»

До начала эксперимента никакой специальной программы тренировки мышц, включая ФТ, испытуемыми группы ИРНЭС не выполнялась на протяжении, по крайней мере, последних 3-х месяцев. НМЭС выполнялись непосредственно в ванне в положении испытуемого лежа, чтобы предотвратить влияние гравитационной нагрузки. Кроме того, положение лежа способствовало лучшему взаимодействию испытуемого с аппаратом «Стимул НЧ-01» при установке амплитуды сигнала стимуляции.

После подготовки кожи, два слегка увлажненных «сухих» электрода стимуляции (фирма «Axelgaard», USA) были поверхностно помещены на ТМГ каждой конечности с анодом площадью 65 см² (размером 13 см x 5 см) по средней линии мышцы выше медиальной и латеральной головок икроножной мышцы. Катод площадью 45 см² (размером 9 см x 5 см) был помещен на расстоянии приблизительно 5 см от места перехода двух головок икроножных мышц к Ахиллову сухожилию. Такая конфигурация позволила охватить всю мышцу (рис. 1).

НМЭС выполнялась с использованием двух автономных электростимуляторов (модель «Стимул НЧ-01», Россия), соединенных между собой кабелем синхронизации, и состояла из ритмических электрически вызванных сокращений мышц в режиме 1 сек сокращение, разделенное 2 сек отдыха. Электростимуляторы генерировали двух полярные прямоугольные импульсы, длительностью 1 мс, частотой 25 Гц и ам-

плитудой до 45 В, которые во время «электрической» тренировки произвели 2400 сокращений мышцы. НМЭС «тренировка» состояла из 3 час тренировок в день на протяжении шести дней, во время которых ежедневно пять дней подряд (с понедельника до пятницы включительно) включая один день отдыха (суббота). В каждой тренировке у каждого участника эксперимента, начальная интенсивность стимуляции устанавливалась на уровне, при которой визуально обнаруживалось явно выраженное движение в голеностопном суставе (рис. 2). Затем участник повышал амплитуду стимуляции до порога переносимости и по мере тренировки интенсивность возбуждения повышалась (каждые 2 мин) так, чтобы достигнуть максимального порога переносимости, не вызывая ощущения «неудобства» тренировки, как описано физиотерапевтами [59].

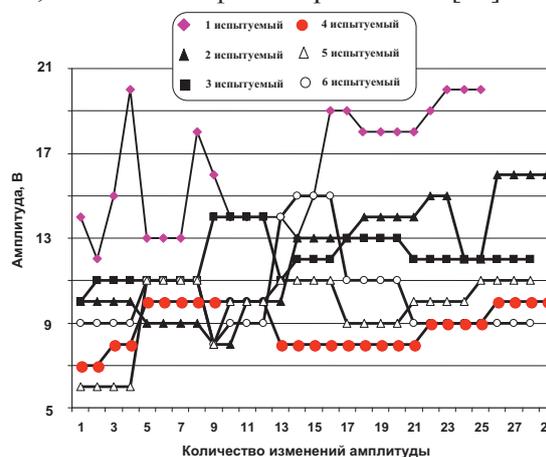


Рис. 2. Динамика изменения амплитуды стимуляционного импульса во время НМЭС «тренировки»

Измерение изометрической силы

Измерение изометрической силы сокращения ТМГ у всех испытуемых было выполнено на правой, «ведущей» конечности, за 5-2 суток до начала экспозиции в ИР и в день подъема испытуемого из условий ИР. Изометрическая сила сокращения ТМГ была измерена с использованием силового динамометра, позволяющий жестко фиксировать коленный сустав с углом 90 ° и голеностопный сустав с углом подошвенного сгибания 20 °, создавая, таким образом, изометрический режим сокращения мышцы. Такая конфигурация положения суставов объясняется тем, что когда коленный сустав находится в положении 90 °, то комплекс икроножные мышцы-сухожилие становится относительно «слабым», и, следовательно, чтобы дать компенсацию за этот эффект

голеностопному суставу было и придано положение подошвенного сгибания в 20° .

Испытуемых инструктировали, как реагировать на звуковой сигнал «сократить максимально сильно». Испытуемый выполнял два максимальных изометрических подошвенных сокращений (сгибаний) с интервалом отдыха между сокращениями не менее 2 мин. У каждого испытуемого регистрировали обычно от двух до трех произвольных сокращений и если сила двух последних сокращений различалась менее 5 %, то было выполнено четвертое сокращение, и наибольшая величина принималась за показатель максимальной произвольной силы (МПС).

Показатель центральной активации

Развиваемая МПС требует полного рекрутирования двигательных единиц и модуляции частоты импульсации мотонейронов и, следовательно, величина МПС отражает уровень центрального моторного драйва. В данном исследовании уровень произвольной (центральной) активации (УПА), или иначе степень использования силовых возможностей мышечного аппарата, определяли методом, описанным ранее [13-15]. Коротко, пластинчатые раздражающие электроды (2 x 0.5 см) крепились на плече испытуемого по ходу *n. ulnaris* и *n. medianus*. Электрическое раздражение нервов осуществлялось от электростимулятора (модель «ЭСУ-1», СССР) прямоугольными импульсами длительностью 1 мс и частотой 50 имп/с [13-15]. Обычно применялось электрическое раздражение, вызывавшее сокращение мышц-сгибателей кисти с силой ~ 20% от максимально вызванной силы сокращения [13-15]. Электрические раздражения *n. ulnaris* и *n. medianus* наносились в момент достижения пика МПС мышц-разгибателей стопы и прекращались с началом заметного падения силы сокращения.

УПА рассчитывали, как прирост силы сокращения мышцы в процентах во время электрически вызванного раздражения *n. ulnaris* и *n. medianus* к амплитуде МПС, развиваемой ТМГ при подошвенном сгибании стопы.

Ультразвуковое исследование

При ультразвуковом сканировании испытуемый находился в положении «лежа на животе» на специальной медицинской кушетки. При этом коленный и голеностопный суставы находились в анатомическом положении, т.е. углы в коленном и голеностопном суставе составляли 180° и 90° , соответственно. Позиция «лежа на животе» и нейтральная позиция голеностопного су-

става позволяла стопе свободно «свисать» с конца специальной кушетки. Все эти позиции были воспроизведены после «выхода» из ИР.

В условиях покоя ультразвуковые изображения (длина и угол наклона) волокон МИМ, ЛИМ и КМ у человека были получены на уровнях соответствующих 30 % (МИМ и ЛИМ) и 50 % (КМ) расстояния между подколенной складкой и центром латеральной лодыжки голени. На этих уровнях, соответствующий наибольшей анатомической площади поперечного сечения мышцы [36], помещался маркер, являющийся ориентиром, чтобы датчик во время сканирования не смещался. Для исследования мышечной архитектуры использовали В-режим изображения ультразвуковой системы («Edge», SonoSite, USA) с электронным линейным датчиком 7.5 МГц. Датчик располагался перпендикулярно на кожной поверхности мышцы, таким образом, чтобы обеспечить наилучшее изображение, включающее поверхностный и глубокий слои апоневроза, а также с хорошо прослеживаемыми мышечными пучками (волоконнами) между апоневрозами.

Для лучшего акустического сцепления сканирующую поверхность мышцы и датчика покрывали водорастворимым гелем, и датчик ориентировали по средне-сагиттальной линии мышцы при нейтральной анатомической позиции голеностопного сустава (0°). Во время сканирования датчик удерживался на брюшке мышцы и, чтобы не нарушить мышечную структуру, применяли минимальное давление датчика на кожные покровы мышцы.

Во время измерений испытуемых инструктировали «полностью расслабить мышцы конечности» и измерения длины и угла перистости волокон мышц выполнялись через 20 мин, после уравнивания жидкостной среды организма [23]. Визуализация мышц осуществлялась с использованием панорамного изображения мышцы в продольном сечении мышцы и ультразвуковые изображения записывались на жесткий диск ультразвуковой системы («Edge», SonoSite, USA) для дальнейшего анализа.

Длина волокна (L) определялась как расстояние между местом прикрепления волокна у поверхностного апоневроза до места вхождения его в глубокие слои апоневроза мышцы (рис. 3) [34, 45].

Угол наклона (Q) мышечного волокна определялся как угол между волокном и глубоким апоневрозом мышцы (рис. 2) [34, 45]. Там, где волокна выходили за пределы изображения, то невидимая часть была оценена экстраполяцией волокна и апонев-

роза в проксимальном направлении [69]. У каждого испытуемого анализировались параметры трех мышечных пучков, а затем полученные данные усреднялись и анализировались. Коэффициент вариации трех измерений находился в диапазоне 0-2 %.

Толщина мышцы (H) определялась:

$$\text{толщина мышцы} = L \times \sin Q,$$

где L и Q — каждой мышцы определялись ультразвуком.

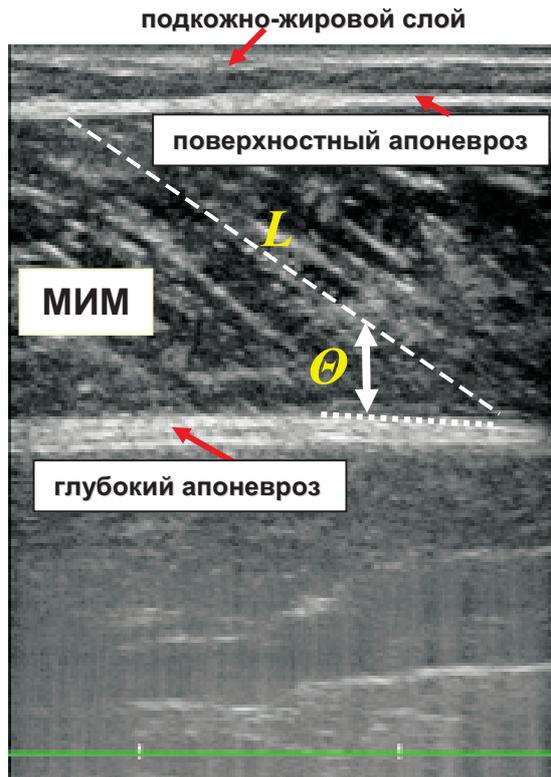


Рис. 3. Ультразвуковые изображения продольного сечения медиальной икроножной мышцы (МИМ).

Ультразвуковой датчик расположен поверхностно на брюшке мышцы на уровне 30 % между центром латеральным мыщелком большеберцовой кости и центром латеральной лодыжки. Представлен угол (Q) наклона и длина (L) волокна между глубоким и поверхностным апоневрозами

Для оценки функциональной значимости мышечной архитектуры рассчитывали скоростной потенциал:

$$\text{скоростной потенциал} = L \times \cos Q \quad [36]$$

Статистика

При обработке полученных результатов исследования применяли общепринятые статистические методы, и данные представлены в виде средних значений и стандартной ошибки средней ($M \pm m$). Разли-

чия между двумя группами [ИР_{нмэс} и ИР] были проанализированы с использованием парного критерия t-Стьюдента. Процент изменения этих переменных при различных условиях был рассчитан как функция от исходной величины. Уровень статистической значимости был установлен на уровне 5 %.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Фоновые исследования сократительных свойств ТМГ показали, что изучаемые функции находились в пределах физиологической нормы, и по своим функциональным возможностям все обследуемые могли быть охарактеризованы как практически здоровые люди без какой-либо нервно-мышечных расстройств и ведущие обычный двигательный образ жизни.

Исследования, выполненные после ИР обнаружили существенные различия изменений между группами ИР_{нмэс} и ИР, как силовых свойств ТМГ, так и внутренней архитектуры МИМ, ЛИМ и КМ.

Группа ИР_{нмэс}

Силовые свойства. Величина МПС, развиваемая ТМГ, увеличилась на 11.3 %, и лишь одного испытуемого отмечалось незначительное (на 9.6%) уменьшение (рис.4).

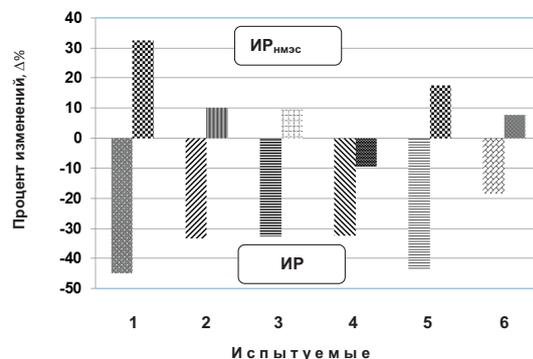


Рис. 4. Изменение силовых свойств ТМГ. Гистограммы представляют индивидуальные величины МПС у испытуемых разных групп

До ИР МПС, развиваемая ТМГ с дополнительно относительным слабым электрическим раздражением неработающей конечности, была выше и составила среднее $18,2 \pm 0,8$ кг по сравнению с преиммерсионной величиной ($15,1 \pm 3,4$ кг). Таким образом, УПА увеличился в среднем $20,5 \pm 0,4$ % (рис. 5).

После ИР МПС, развиваемая ТМГ с дополнительно относительным слабым электрическим раздражением неработающей конечности, была незначительно выше и составила в среднем $20,1 \pm 0,8$ кг, по сравнению с величиной до ИР ($18,2 \pm 0,8$ кг). Та-

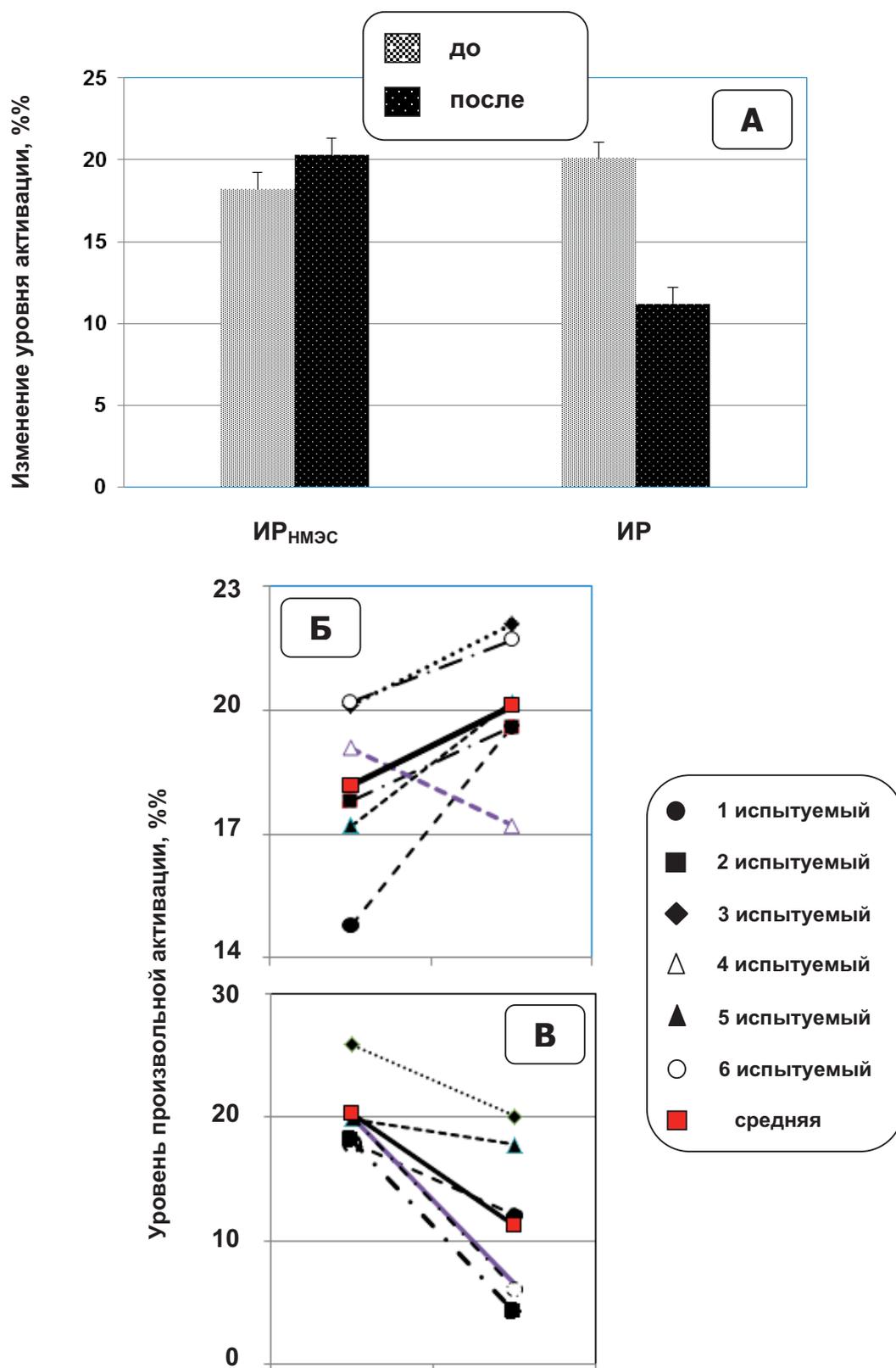


Рис. 5. Изменение уровня произвольной активации у испытуемых разных групп (А) и индивидуальных величин испытуемых группы ИРНМЭС (Б) и группы ИР (В). Изменения выражены как функция новых условий при регистрации максимальной произвольной активности

ким образом, УПА увеличился в среднем на $20,4 \pm 0,9 \%$, что составило $12,1 \%$ ($p < 0.05$) по сравнению с пре-иммерсионной величиной (рис. 5).

Анализ индивидуальных данных УПА показал (рис. 5), что лишь у испытуемого № 4 этот показатель после ИР слегка уменьшился ($\sim 10 \%$), тогда как у остальных испытуемых показатель УПА после ИР увеличился и диапазон составил от $\sim 7 \%$ (испытуемый № 6) до $\sim 32 \%$ (испытуемый № 1).

Архитектура мышца. Внутренняя архитектура во всех трех головках ТМГ существенно различается (рис. 6). Так, Q наклона и L волокон уменьшается, но в большей степени снижается Q наклона мышечных волокон. Так, Q наклона МИМ снизился на $22,3 \%$ (с $37,3 \pm 23,1$ до $29,0 \pm 1,6^\circ$, $p < 0.01$), ЛИМ на $19,7 \%$ (с $21,8 \pm 1,8$ до $17,5 \pm 0,6^\circ$, $p < 0.05$) и КМ на $15,9 \%$ (с $28,3 \pm 2,6$ до $23,8 \pm 2,6^\circ$, $p < 0.01$) (рис. 4, нижняя панель), а L волокон МИМ уменьшилась на $11,7 \%$ (с $31,5 \pm 1,8$ до $27,8 \pm 1,4$ мм, $p < 0.01$), ЛИМ на $12,6 \%$ (с $35,8 \pm 1,8$ до $31,3 \pm 2,3$ мм, $p < 0.01$) и КМ на $13,2 \%$ (с $36,3 \pm 3,1$ до $31,5 \pm 2,3$ мм, $p < 0.01$) (рис. 4, верхняя панель).

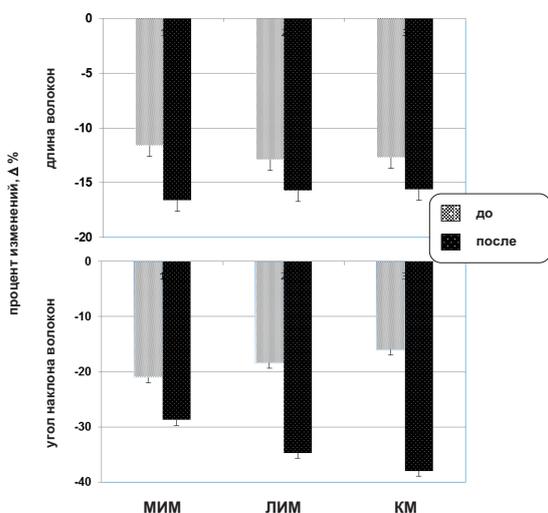


Рис. 6. Изменение длины и угла наклона волокон разных мышц для группы ИМнмэс (верхняя панель) и группы ИР (нижняя панель)

Толщина МИМ, ЛИМ и КМ в условиях покоя составила в среднем ~ 19 , ~ 10 и ~ 12

мм, соответственно, и практически не изменялась после воздействия ИР (~ 15 , ~ 7 , ~ 9 мм, соответственно).

Скоростной потенциал МИМ, ЛИМ и КМ в группе ИРНМЭС практически не изменялся и составил в среднем $2,8 \%$, $9,9 \%$ и $9,8 \%$, соответственно, от исходной величины (табл. 1).

Группа ИР

Силовые свойства. Показатель МПС ТМГ у всех испытуемых уменьшился и составил в целом по группе в среднем 33.8% ($p < 0.05$) (рис. 4).

До ИР МПС, развиваемая ТМГ с дополнительно относительным слабым электрическим раздражением двигательных нервов неработающей конечности, была значительно выше и составила в среднем $59,2 \pm 3.6$ кг, по сравнению с величиной до ИР ($49,1 \pm 3.4$ кг). Таким образом, УПА увеличился в среднем на $17,1 \pm 0,4 \%$ (рис. 5).

После ИР МПС, развиваемая ТМГ с дополнительно относительным слабым электрическим раздражением неработающей конечности, была незначительно выше и составила в среднем $36,2 \pm 2.8$ кг по сравнению с величиной пост-ИР ($32,5 \pm 3.4$ кг). Таким образом, ПЩА уменьшился в среднем $11,4 \pm 0,7 \%$, что составило $44,7 \%$ ($p < 0.05$) по сравнению с пре-иммерсионной величиной (рис. 5).

Анализ индивидуальных данных УПА показал (рис. 5), что у всех испытуемых после ИР оказался сниженным и диапазон изменений существенно различался от $76,2 \%$ (испытуемый 6) до $10,6 \%$ (испытуемый № 4).

Скоростной потенциал МИМ, ЛИМ и КМ в группе ИРНМЭС был снижен в среднем на $13,4 \%$, $12,8 \%$ и $14,1 \%$, соответственно ($p < 0,05$; табл. 1).

Архитектура мышца. Как показано на рисунке 6 внутренняя архитектура всех трех головок ТМГ после разгрузки изменяется. Однако степень отмечаемых изменений различается. Так, Q наклона и L волокон после ИР уменьшается, но в большей степени снижается Q наклона. В МИМ Q наклона снизился на $28,6 \%$ (с $22,7 \pm 1,7$ до $16,2 \pm 2,0^\circ$, $p < 0.01$), в ЛИМ на $34,4 \%$ (с $18,9 \pm 1,9$ до $12,4 \pm 1,7^\circ$, $p < 0.05$) и в КМ на $37,3 \%$ (с $16,6 \pm 2,1$ до

Таблица 1

Скоростной потенциал разных мышц для групп ИР и ИР_{нмэс}

МИМ		ЛИМ		КМ	
ИР	ИР _{нмэс}	ИР	ИР _{нмэс}	ИР	ИР _{нмэс}
13,4 %	2,8 %	12,8 %	9,9 %	14,1 %	9,8 %
Δ % = 79,1		Δ % = 22,7		Δ % = 30,5	

$10,4 \pm 2,0$ °, $p < 0,01$) (рис. 5, нижняя панель), тогда как L волокон уменьшилась в МИМ на 25,9 % (с $36 \pm 1,2$ до $27 \pm 2,1$ мм, $p < 0,01$), в ЛИМ на 33,3 % (с $46,8 \pm 0,6$ до $31,2 \pm 1,9$ мм, $p < 0,01$) и в КМ на 28,1 % (с $39,2 \pm 1,2$ до $28,2 \pm 2,0$ мм, $p < 0,01$) (рис. 6, нижняя панель).

Толщина МИМ, ЛИМ и КМ в условиях покоя составила в среднем ~ 14 , ~ 12 и ~ 11 мм, соответственно, а после пребывания в условиях ИР уменьшилась на 30 %, 68 % и ~ 38 %, соответственно.

Скоростной потенциал МИМ, ЛИМ и КМ был снижен на 13,4 %, 12,8 % и 14,1 %, соответственно (табл. 1).

Сравнение изменений архитектуры мышц между группами. Сравнительный анализ степени изменений внутренней архитектуры мышц между группой ИРНМЭС и группой ИР показал однонаправленные изменения, как Q наклона, так и L мышечных волокон. Однако после ИР в большей степени отмечаются изменения в группе ИР по сравнению с группой ИРНМЭС (рис. 5).

Так, в группе ИРНМЭС Q наклона волокон в МИМ, ЛИМ и КИ уменьшился на 21,0 %, 18,4 % и 16,0 %, а группе ИР $\frac{3}{4}$ на 28,7 %, 34,7 % и 38,0 %, соответственно, L волокон МИМ, ЛИМ и КИ уменьшилась на 11,6 %, 12,9 % и 12,7 %, тогда как в группе ИР $\frac{3}{4}$ на 16,6 %, 15,7 % и 15,6 %, соответственно (рис. 5).

Сравнение изменений скоростного потенциала между группами. Скоростной потенциал после ИР был уменьшен в МИМ группы ИРНМЭС на 2,8 % и без существенных различий на 9,9 % и 9,8 % в ЛИМ и КМ, соответственно ($p > 0,05$). Тогда как в группе ИР отмечалось снижение скоростного потенциала во всех трех мышцах на 13,4 %, 12,8 % и 14,1 %, соответственно (табл. 1).

Анализ данных изменений скоростного потенциала в МИМ, ЛИМ и КМ между разными группами испытуемых в результате ИР обнаружил существенное снижение в среднем на 79,1 % в МИМ, на 30,5 % в КМ и в меньшей степени на 22,7 % в ЛИМ (табл. 1)

Обсуждение результатов

Настоящее исследование описывает изменения силы сокращения и внутренней архитектуры разных головок (МИМ, ЛИМ и КМ) антигравитационной ТМГ, ассоциированных с влиянием продолжительной опорной разгрузки и влиянием НМЭС «тренировки» во время ИР на функцию и архитектуру мышц. Используемый режим НМЭС уменьшил отрицательное влияние функциональной разгрузки, но полностью

их не предотвратил. Тем не менее, настоящее исследование можно считать уникальным в терминах продолжительности разгрузки с использованием НМЭС.

НМЭС, сила и архитектура мышц. Многие исследования показывают, что отсутствие опорной нагрузки вызывает изменения в механических свойствах мышц [3, 7, 50-53]. Более того, опорная разгрузка сопровождается характерными изменениями в порядке рекрутирования двигательных единиц (ДЕ) во время выполнения произвольного изометрического сокращения [11, 75]. Порядок рекрутирования ДЕ полностью не установлен, будучи переменным при различных условиях, но одним из основных факторов, управляющий порядком рекрутирования ДЕ и являющимся наиболее важным является вклад афферентного входа от проприорецепторов к мотонейронам, особенно при произвольном сокращении мышцы. Поскольку невесомость освобождает мышцы от ее весовой задачи, то это должно уменьшить входы (вклад) проприорецепторов от веретен и сухожилия мышцы.

Основной результат работы в том, что в группе ИРНМЭС изометрическая МПС мышц-разгибателей стопы увеличилась, тогда, как предыдущие исследования показали, что отсутствие ФТ в условиях опорной нагрузки существенно уменьшает показатель как МПС более, чем на 50 % [3, 6, 7, 50-53], так и собственно-силовые возможности мышц-разгибателей стопы (P_0) больше, чем на 30 % [6, 7, 50-53]. Эффективность НМЭС «тренировки» мышц у человека в условиях сниженной двигательной активности в относительно короткий срок было показана нами ранее [8, 9, 10, 60]. В настоящем исследовании незначительное увеличение МПС можно предположить определяется тем, что, в среднем, интенсивность импульсов во время НМЭС была чрезвычайно недостаточной для активации малых ДЕ (см. рис. 2, испытуемый 4).

Известно, что когда сила сокращения мышцы прогрессивно увеличивается, то в основном рекрутируются аксоны ДЕ малого диаметра, которые возбуждают волокна типа I, расположенные в более глубоких слоях мышцы, активируются быстрее, чем аксоны ДЕ большого диаметра, которые возбуждают волокна типа II и расположены более поверхностно в мышце [24, 26]. При субмаксимальных произвольных сокращениях волокна ДЕ типа I активируются синаптическим потоком, оканчивающимся на моторном нейроне. Ситуация полностью отличается в сокращениях, вызванных НМЭС, поскольку в этом случае волокна ДЕ активируются электрическим током, ко-

торый применен внеклеточно к окончаниям нерва, и большие мотонейроны с более низким аксональным входным сопротивлением становятся более легковозбудимыми [21, 72]. Фактически, когда стимул применен снаружи клетки, электрический ток сначала должен поступить через мембрану прежде, чем деполяризуется клетка, но внеклеточная среда шунтирует ток и меньшие ДЕ не будут активированы во время субмаксимальной НМЭС из-за более их высокого аксонального входного сопротивления. Поэтому, меньшие ДЕ не тренируются при субмаксимальной НМЭС. Однако, когда используется электрическое возбуждение высокой интенсивности, большой силой (амплитудой) стимулирующего импульса, НМЭС будет эффективным упражнением [21].

С другой стороны, увеличение МПС в группе ИРНМЭС позволяет предположить, что НМЭС увеличивает афферентный поток в условиях его дефицита при опорной разгрузке [38], которая повышает центральную роль в поддержании и нормализации активности систем управления произвольными движениями (по принципу обратной связи [1]). Как ранее нами было показано, электрическое раздражение повышает рефлекторную возбудимость мотонейронного пула, иннервирующего мышцы-разгибателя стопы [15].

Действительно, тетаническая электрическая стимуляция, приложенная поверхностно к мышце человека, и вызывающая сокращение мышцы, деполяризует моторные аксоны, расположенные ниже места расположения электродов стимуляции. Такая деполяризация сенсорных аксонов может внести дополнительный вклад в общую величину развиваемого сокращения мышцы через синаптический путь рекрутированием спинальных мотонейронов. После входа в спинной мозг сенсорный поток афферентных импульсов от мышц дополнительно рекрутирует спинальные мотонейроны, что способствует увеличению частоты импульсации клеток и как результат — генерация большего суставного момента. Это рекрутирование совместимо с развитием постоянных внутренних токов в спинальных или межнейронных мотонейронов [28-30]. Более того, во время НЭСТ поток афферентных импульсов от мышц вызывает длительное увеличение корковой возбудимости [28, 48], и, таким образом, постоянные внутренние токи ведут к поддержанию некоторого уровня деполяризации, т.е. «удлинению» плато потенциалов, и в связи с этим, вносит свой дополнительный вклад в центральный фактор, определяющий величину МПС мышцы. Отсюда

становится совершенно понятным, что постоянные внутренние токи играют важную роль в регулировании частоты импульсации в нормальных условиях [30, 39, 42], т.к. оптимизация центрального вклада крайне выгодна для увеличенной силы при произвольном сокращении мышцы.

Увеличение МПС после пребывания в условиях продолжительной ИР сопровождалось изменениями внутренней архитектуры МИМ, ЛИМ и КМ. Полученные данные изменения архитектуры МИМ, ЛИМ и КМ после опорной разгрузки, подтверждаются предыдущими исследованиями [46, 67]. Так, уменьшение после ИР длины и угла перистости (наклона) мышечных волокон предполагает потерю последовательно и параллельно расположенных саркомеров, соответственно [63, 67]. Однако степень этих изменений в группе ИРНМЭС была существенно меньше по сравнению с группой ИР.

Функциональным последствием уменьшения длины волокон может быть уменьшение степени укорочения волокна во время сокращения. Потеря последовательно расположенных саркомеров позволяет предполагать, что это будет иметь существенное влияние на характеристические кривые сила-длина и сила-скорость мышцы. Меньшее изменение угла перистости волокон в группе ИРНМЭС, во время выполнения сокращения мышцы, очевидно, частично дает компенсацию за потерю силы, которая является постоянным «спутником» гравитационных мышц при разгрузке [38], из-за более эффективной передачи силы к сухожилию, развиваемой волокнами. Уменьшенный начальный угол перистости волокон в покое, вероятно, при сокращении увеличится и уменьшит жесткость сухожилия или мышечно-сухожильного комплекса мышцы, что подтверждается ранее полученными данными [55, 63]. Более того, снижение числа последовательно расположенных саркомеров позволяет предположить, что величина сокращения развиваемого волокном будет сниженной. Это наблюдение хорошо согласуется с результатами, полученными ранее в условиях разгрузки [63].

Меньшая атрофия КМ (26 %), чем ЛИМ (28 %) и особенно МИМ (29 %), может быть из-за ее постуральной роли и состава волокон в этих трех мышцах. Постуральной роль КМ может «защитить» эту мышцу от отмеченных изменений при разгрузке, учитывая, преобладающее содержание в КМ медленносокращающихся волокон [44], в то время как МИМ и ЛИМ отмечается более высокое содержание быстросокращающихся волокон [44, 83].

МИМ состоит, главным образом, из волокон быстросокращающихся (типа II) волокон, а как известно, преимущественно медленносокращающиеся (типа I) волокна страдают в ответ на опорную разгрузку [33]. Кроме того, более низкий УПА выравнивается условиями исследования, при котором испытуемые ограничены положением «лежа на спине» в ванне, что создавало голеностопному суставу немного подошвенно-согнутое положение. Этот вынужденный стимул на укорочение мышцы, возможно, был достаточным, чтобы усилить эффект разгрузки, затрагивая число последовательно расположенных саркомеров [76]. Подошвенно-согнутое положение голеностопного сустава, возможно, усиливало эффект, наблюдаемый в МИМ и, возможно, способствовало также уменьшению длины волокна. Более того, изменение длины волокна при сокращении мышцы будет зависеть от жесткости сухожилия или мышечно-сухожильного комплекса, которая, как известно, снижается при разгрузке [53, 82].

Произвольная активация мышц.

Результаты настоящего исследования свидетельствуют о том, что способность полностью активировать мышцы-сгибатели стопы в задании «выполнить МПС» была относительно незатронутой в группе ИРНМЭС по сравнению с испытуемыми группы ИМ. Эти данные свидетельствуют о существенном ухудшении моторного контроля со стороны испытуемых группы ИМ при выполнении изометрической МПС дистальной группы мышц. Наблюдение по существу без изменений УПА у группы испытуемых ИРНМЭС согласуется с ранее полученными результатами других исследователей для других различных мышечных групп [25, 77] и в том числе для мышц-сгибателей стопы [78]. Таким образом, как представляется, нет никаких нарушений в способности генерировать достаточно высокую частоту импульсации и рекрутировать все ДЕ во время развития изометрической МПС мышц-сгибателей стопы.

Интересно, что УПА был ниже у группы испытуемых ИР по сравнению с группой ИРНМЭС. Все шесть испытуемых имели УПА ниже исходной величины (диапазон = 76-7 %). Ухудшение активации в этой группе испытуемых, скорее всего, было ответственным за неспособность «развить МПС» по сравнению с испытуемыми группы ИРНМЭС. В предыдущих исследованиях в условиях ИР без использования каких-либо тренировочных воздействий мы наблюдали систематическое невыполнение задания «развить МПС» [7, 50, 52-54], что поддерживает предположение о

не возможности полностью активировать мышцы-сгибатели стопы.

После ИР, в целом, между группами испытуемых не было затруднений в их способности генерировать силу во время выполнения изометрической МПС. Выполнение МПС требует способности генерировать высокую частоту импульсации мотонейронов [31, 80]. Изменения в центральной или периферической функции может привести к снижению МПС. В настоящем исследовании наблюдаемые изменения периферических факторов мы контролировали путем нанесения дополнительного афферентного раздражения, что стимулировало повышение МПС. Таким образом, увеличивается вклад всех типов волокон мышц, что позволяло оценить центральные изменения.

Показатель МПС является клиническим инструментом оценки функций верхних мотонейронов [47, 80]. Поэтому меньшая величина МПС предполагает, что способность максимально модулировать частоту разряда мотонейронов и рекрутировать большее число ДЕ может быть нарушена (ослаблена) у испытуемых группы ИР. С другой стороны, уменьшение жесткости мышечно-скелетной системы после опорной разгрузки [53, 54, 56] также может быть фактором лимитирующим величину МПС. Функциональное значений уменьшения жесткости сухожилия (мышечно-сухожильного комплекса) после разгрузки означает, что для продукции МПС, деформация сухожилия будет большим, т.е. волокна мышцы сократятся больше. Теоретически при разгрузке уменьшенная жесткость мышечно-сухожильного комплекса приводит к сдвигу изменения отношения длина-напряжение влево, вызывая снижение в силе. Поэтому уменьшение в жесткости сухожилия после ИР потенциально может быть дополнительным определяющим фактором в меньшей продукции скелетной мышцы [53, 54, 56, 68].

Таким образом, хотя некоторый вклад от потери ДЕ или снижение жесткости сухожильных структур может быть фактором в снижение величины МПС у испытуемых группы ИР, но скорее всего и важным в снижении силы сокращения является изменение центральных факторов. Поскольку хорошо известно, что увеличение способности рекрутировать доступные ДЕ и увеличение нервного драйва отмечается в результате использования силовой тренировки [33, 43]. Поэтому сохранение УПА после ИР у испытуемых группы ИРНМЭС можно рассматривать как эффект НМЭС «тренировки». Отсюда можно сделать вывод, что используемая программа НМЭС мышц была эффективна в сохранении способности генерировать МПС.

В настоящей работе впервые показано, что низкочастотная НМЭС «тренировка» ТМГ в условиях опорной разгрузки приводит к увеличению МПС. Незначительное изменение внутренней архитектуры МИМ, ЛИМ и КМ в условиях опорной их разгрузки, по-видимому, было предотвращено применением НМЭС. Меньшие изменения внутренней архитектуры мышц у испытуемых группы ИРНМЭС могут влиять на характеристики передачи силы. Меньший угол наклона в группе ИРНМЭС компенсирует потерю силы из-за более эффективной передачи силы к сухожилию и наиболее вероятно с увеличением жесткости мышечно-сухожильного комплекса.

В заключение, основные результаты настоящего исследования, что впервые в условиях *in vivo* представлены сравнительные данные изменения механических свойств (силы сокращения) и внутренней архитектуры (угол наклона, длина волокон и толщина) разных мышц у человека в ответ на опорную разгрузку и НМЭС «тренировки». Полученные данные показывают, что 7-суточный моделируемая микрогравитация привели к снижению силы сокращения мышц-сгибателей стопы и изменением внутренней архитектуры (толщины мышцы, длины и угла наклона).

Впервые показано, что относительно низкочастотная НМЭС «тренировка» мышц в условиях их опорной разгрузки приводит к увеличению МПС и незначительному изменению архитектуры МИМ, ЛИМ и КМ. Хотя неблагоприятные влияния 7-суточной моделируемой микрогравитации были уменьшены, но они не были полностью предотвращены НМЭС «тренировкой», предполагая, что интенсивность используемой НМЭС «тренировки», не превышал пороговый уровень, требуемый для полного предотвращения изменений механических свойств.

Благодарность.

Автор выражает благодарность всем добровольцам, которые приняли участие в данном исследовании. Особая благодарность всему медицинскому и вспомогательному персоналу за преданность своему делу.

Грант.

Это исследование было поддержано за счет Российского научного фонда (грант №14-25-00167).

Список литературы

1. Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. // М. Медицина. 1966. 349 С.
2. Григорьев А.И., Дитлайн Л.Ф., Козловская И.Б., Соин Ч.Ф. Профилактические мероприятия в кратковременных и длительных космических полетах. // Косм. биол. и мед. Здоровье, работоспособность, безопасность космических экипажей. Совместное российско-американское издание. (Пестов И.Д., Дитлайн Л.Ф., ред.). М., Наука, 2001, т. 4, с. 252-309.
3. Козловская И.Б., Григорьева Л.С., Гевлич Г.И. Сравнительный анализ влияний невесомости и ее моделей на скоростно-силовые свойства и тонус скелетных мышц человека // Космич. биол. и авиакосм. мед., 1984, т. 6, с. 22-26.
4. Коряк Ю.А. Тренировочный эффект высокочастотной электрической стимуляции на переднюю большеберцовую мышцу у человека. I. Влияние на мышечную силу и площадь поперечного сечения. // Физиология человека, 1993, т. 19, с. 19-26
5. Коряк Ю.А. Тренировочный эффект высокочастотной электрической стимуляции на переднюю большеберцовую мышцу у человека. II. Влияние на скоростно-силовые свойства и работоспособность. // Физиология человека, 1993, т. 19, с. 125-132.
6. Коряк Ю.А. Нервно-мышечная адаптация к кратковременным и продолжительным космическим полетам человека. // РАН ИМБП РАН Российский сегмент (Григорьев А.И., Ушаков И.Б., ред.). М., 2011, т. 2, с. 93-123.
7. Коряк Ю., Гидзенко Ю., Шаттлфорт М., Залетин С., Лончаков Ю. Функциональные свойства нервно-мышечного аппарата и их изменения после семисуточного космического полета на Международной Космической Станции. // Успехи современного естествознания. 2007, № 12, с. 149-150.
8. Коряк Ю.А., Грачев В.А., Саенко И.В., Шенкман Б.С., Виноградова О.Л., Козловская И.Б., Григорьев А.И., Майр В., Рафальт Д., Фрайленгер Г., Падалка Г.И. Функциональные и структурные изменения скелетных мышц у человека в условиях микрогравитации с использованием низкочастотной электростимуляционной тренировки. // Матер. рос. конф. «Организм и окружающая среда: жизнеобеспечение и защита человека в экстремальных условиях». М., 2000, т. 1, с. 225-227.
9. Коряк Ю.А., Козловская И.Б., Грачев В.А., Майр В., Рафальт Д., Фрайлингер Г. Сократительные свойства скелетных мышц у человека и их изменения под влиянием продолжительной низкочастотной электростимуляции в условиях ограниченного пространства. // Модельные эксперименты с длительной изоляцией: проблемы и достижения (Баранов В.М., ред.). М., 2001, с. 363-375
10. Коряк Ю.А., Кузьмина М.М., Химорода Н.Н., Бережинский И.В., Коваленко В.М. Влияние моделируемой микрогравитации с применением низкочастотной электромиостимуляционной тренировки на архитектуру и функции скелетной мышцы человека. // Фундамент. исслед., 2007, т. 9, с. 69-72.
11. Киренская А.В., Козловская И.Б., Сирота М.Г. Влияние иммерсионной гипокинезии на характеристики ритмической активности двигательных единиц. // Физиол. человека, 1986, т. 12, с. 627-632.
12. Кузнецов С.Л., Степанцов В.В. Реакция исчерченного волокна скелетной мышцы человека при длительной антиортостатической гипокинезии. // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1989, т. 97, с. 53-59.
13. Мартянов В.А. Степень использования скоростно-силовых возможностей нервно-мышечного аппарата при произвольных усилиях. // Физиол. журн. СССР, 1974. т. 60, с. 1416-1422.
14. Мартянов В.А., Копылов Ю.А., Гнутов М.И. Степень использования возможностей мышечного аппарата при максимальном произвольном усилии. // Физиол. журн. СССР, 1972, т. 58, с. 1390-1396.
15. Мартянов В.А., Коряк Ю.А. Повышение произвольной силы под действием дополнительно вызванных афферентных влияний. // Физиол. журн. СССР, 1973, т. 59, с. 1756-1760.
16. Моруков Б.В., Ларина И.М., Григорьев А.И. Изменения обмена кальция и его регуляция у человека во время длительного космического полета. // Физиол. человека, 1998, т. 24, с. 102-107

17. Оганов В.С. Богомолов В.В. Костная система человека в условиях невесомости Обзор результатов исследований, гипотезы и возможность прогноза состояния в длительных межпланетных экспедициях. // *Авиакосмич. и эколог. мед.*, 2009, т. 43, с. 3-12.
18. Хельсинская Декларация Всемирной медицинской ассоциации. 1964.
19. Шульженко Е.В., Виль-Вильямс И.Е. Возможности проведения длительной водной иммерсии методом «сухого» погружения. // *Космич. биология и авиакосмич. мед.* 1976, т. 10, с. 82-84.
20. Akima H., Kubo K., Imai M., Kanehisa H., Suzuki Y., Gunji A., Fukunaga T. Inactivity and muscle: effect of resistance training during bed rest on muscle size in the lower limb. // *Acta Physiol. Scand.*, 2001, v. 172, p. 269-278.
21. Almekinders L.C. Transcutaneous muscle stimulation for rehabilitation. // *Phys. Sportsmed.* 1984, v. 12, p. 118-124.
22. Banerjee P., Caulfield B., Crowe L., Clark A.L. Prolonged electrical muscle stimulation exercise improves strength, peak VO₂, and exercise capacity in patients with stable chronic heart failure. // *J. Cardiac Fail.*, 2009, v.15, p. 319-326.
23. Berg H.E., Tedner B., Tesch P.A. Changes in lower limb muscle cross-sectional area and tissue fluid volume after transition from standing to supine. // *Acta Physiol. Scand.*, 1993, v. 148, No 4, p. 379-385.
24. Blair E., Erlanger J. A comparison of the characteristics of axons through their individual electrical responses. // *Am. J. Physiol.*, 1933, v. 106, p. 524-564.
25. Brown A.B., McCartney N., Sale D.G. Positive adaptations to weight-lifting training in the elderly. // *J. Appl. Physiol.*, 1990, v. 69, p. 1725-1733.
26. Burke R.E., Edgerton R.V. Motor unit properties and selective involvement in movement. // *Exerc. Sport Sci. Rev.* 1975. V. 3. P. 31-81.
27. Cobb M. Timeline: exorcizing the animal spirits: Jan Swammerdam on nerve function. // *Nat. Rev. Neurosci.*, 2002, v. 3, p. 395-400.
28. Collins D.F. Central contributions to contractions evoked by tetanic neuromuscular electrical stimulation. // *Exerc. Sport Sci. Rev.*, 2007, v. 35, p. 102-109.
29. Collins D.F., Burke D., Gandevia S.C. Sustained contractions produced by plateau-like behaviour in human motoneurons. // *J. Physiol.* 2002. V. 538. P. 289-301.
30. Collins D.F., Gorassini M., Bennett D.J., Burke D., Gandevia S.C. Recent evidence for plateau potentials in human motoneurons. // *Adv. Exp. Med. Biol.*, 2002, v. 508, p. 227-235.
31. Desmedt J.E., Godaux E. Ballistic contractions in man: characteristic recruitment pattern of single motor units of the tibialis anterior muscle. // *J. Physiol.*, 1977, v. 264, p. 673-693.
32. de Oliveira Melo M., Aragão F., Vaz M.A. Neuromuscular electrical stimulation for muscle strengthening in elderly with knee osteoarthritis – a systematic review. Complement. // *Ther. Clin. Pract.*, 2013, v. 19, p. 27-31.
33. di Prampero P.E., Narici M.V. Muscles in microgravity: from fibres to human motion. // *J. Biomech.*, 2003, v. 36, p. 403-412.
34. Friedrich J.A., Brand R.A. Muscle fiber architecture in the human lower limb. // *J. Biotech.*, 1990, v. 23, p. 91-95.
35. Fukunaga T, Ichinose Y, Ito M, Kawakami Y, Fukushima S. Determination of fascicle length and pennation in a contracting human muscle in vivo. // *J. Appl. Physiol.*, 1997, v. 82, p. 354-358.
36. Fukunaga T., Roy R.R., Shellock F.G., Hodgson J.A., Day M.K., Lee P.L., Kwong-Fu H., Edgerton V.R. Physiological cross-sectional area of human leg muscles based on magnetic resonance imaging. // *J. Orthop. Res.*, 1992, v. 10, p. 928-934.
37. Gans C., Bock W.J. The functional significance of muscle architecture — a theoretical analysis. // *Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch.*, 1965, v. 38, p. 115-142.
38. Gazenko O.G., Grigoriev A.I., Kozlovskaya I.B. Mechanisms of acute and chronic effects of microgravity. // *Physiologist. (Suppl.)*. 1987, v. 30, p. S1-S5.
39. Gorassini M., Yang J.F., Siu M., Bennett D.J. Intrinsic activation of human motoneurons: possible contribution to motor unit excitation. // *J. Neurophysiol.*, 2002, v. 87, p. 1850-1858.
40. Gordon A.M., Huxley A.F., Julian F.J. The variation in isometric tension with sarcomere length in vertebrate muscle fibres. // *J. Physiol.*, 1966, v. 184, p. 170-192.
41. Cutts A. The range of sarcomere lengths in the muscles of the human lower limb. // *J. Anat.*, 1988, v. 160, p. 79-88.
42. Heckman C.J., Gorassini M.A., Bennett D.J. Persistent inward currents in motoneuron dendrites: implications for motor output. // *Muscle & Nerve*, 2005, v. 31, p. 135-156.
43. Ikai M, Fukunaga T. A study on training effect on strength per unit cross-sectional area of muscle by means of ultrasonic measurement. // *Int. Z. Angew. Physiol.*, 1970, v. 28, p. 173-180.
44. Johnson M.A., Polgar J., Weightman D., Appleton D. Data on the distribution of fibre types in thirty-six human muscles an autopsy study. // *J. Neurol. Sci.*, 1973, v. 18, p. 111-129.
45. Kawakami Y, Abe T, Fukunaga T. Muscle-fiber pennation angles are greater in hypertrophied than in normal muscles. // *J. Appl. Physiol.*, 1993, v. 74, p. 2740-2744.
46. Kawakami Y., Akima H., Kubo K., Muraoka Y., Hasegawa H., Kouzaki M., Imai M., Suzuki Y., Gunji A., Kanehisa H., Fukunaga T. Changes in muscle size, architecture, and neural activation after 20 days of bed rest with and without resistance exercise. // *Eur. J. Appl. Physiol.*, 2001, v. 84, p. 7-12.
47. Kent-Braun J.A., Walker C.H., Weiner M.W., Miller R.G. Functional significance of upper and lower motor neuron impairment in amyotrophic lateral sclerosis. // *Muscle Nerve*, 1998, v. 21, p. 762-768.
48. Khaslavskaja S., Sinkjaer Th. Motor cortex excitability following repetitive electrical stimulation of the common peroneal nerve depends on the voluntary drive. // *Exp Brain Res.*, 2005, v. 162, p. 497-502.
49. Koryak Yu. Effects of surface electrostimulation on human skeletal muscle. // 5th Vienna Inter. Workshop of Functional Electrostimulation. Vienna, 1995, p. 297-300.
50. Koryak Yu. The effect of 120-days of bed rest with and without countermeasures on the mechanical properties of the triceps surae muscle in young female. // *Eur. J. Appl. Physiol.*, 1998, v. 78, p. 128-135.
51. Koryak Yu. Electrically evoked and voluntary properties of the human triceps surae muscle: effects of long-term spaceflights. // *Acta Physiol. Pharmacol. Bulg.*, 2001, v. 26, p. 21-27.
52. Koryak Yu. Contractile properties and fatigability of the human triceps surae muscle after exposure to simulated weightlessness. // *From Basic Motor Control to Functional Rec. III. (Gantchev N., ed.)*. University Press. Varna. 2003, p. 369-380.
53. Koryak Yu.A. Influence of simulated microgravity on mechanical properties in the human triceps surae muscle in vivo. I: Effect of 120 days of bed-rest without physical training on human muscle musculo-tendinous stiffness and contractile properties in young women. // *Eur. J. Appl. Physiol.*, 2014, v. 114, p. 1025-1036.
54. Koryak Yu.A. Influence of simulated microgravity on mechanical properties in the human triceps surae muscle in vivo. II: Effect of 120 days of bed-rest with physical training on human muscle musculo-tendinous stiffness and contractile properties in young women. // *Central Eur. J. Sport Med.*, 2015, v. 11, p. 125-143.
55. Kubo K., Akima H., Kouzaki M., Ito M., Kawakami Y., Kanehisa H., Fukunaga T. Changes in the elastic properties of tendon structures following 20 days bed rest in humans. // *Eur. J. Appl. Physiol.*, 2000, v. 83, p. 463-468.

56. Kubo K., Akima H., Ushiyama J., Tabata I., Fukuoka H., Kanehisa H., Fukunaga T. Effects of 20 days of bed rest on the viscoelastic properties of tendon structures in lower limb muscles. // *Br. J. Sports Med.*, 2004, v. 38, p. 324–330.
57. Lieber RL, Fridén J. Functional and clinical significance of skeletal muscle architecture. // *Muscle Nerve*, 2000, v. 23, p. 1647–1666.
58. Loram I.D., Maganaris C.N., Lakie M. Paradoxical muscle movement in human standing. // *J. Physiol.*, 2004, v. 556, p. 683–689.
59. Maffiuletti N.A. Physiological and methodological considerations for the use of neuromuscular electrical stimulation. // *Eur. J. Appl. Physiol.*, 2010, v. 110, p. 223–234.
60. Mayr W., Freilinger G., Rafolt R., Bijak M., Girsch W., Lanmüller H., Reichel M., Sauermann S., Unger E., Gratchev V., Koryak Y., Kozlovskaya I., Grigoriev A. Functional electrostimulation as a countermeasure – against muscular atrophy in long-term space flights. // *BAM*, 2000, v. 10, p. 78.
61. Murray M.P., Guten G.N., Baldwin J.M., Gardner G.M. A comparison of plantar flexion torque with and without the triceps surae. // *Acta Orthop. Scand.*, 1976, v. 47, p. 122–124.
62. Narici M. Human skeletal muscle architecture studied in vivo by non-invasive imaging techniques: functional significance and applications. // *J. Electromyogr. Kinesiol.*, 1999, v. 9, No 2, p. 97–103.
63. Narici M.V., Capodaglio P., Minetti A.E., Ferrari-Bardile A., Maini M., Cerretelli P. Changes in human skeletal muscle architecture induced by disuse atrophy. // *J. Physiol.*, 1998, v. 59, p. 506P.
64. Onambele G.L., Narici M.V., Maganaris C.N. Calf muscle-tendon properties and postural balance in old age. // *J. Appl. Physiol.*, 2006, v. 100, p. 2048–2056.
65. Pruitt L.A., Jackson R.D., Bartels R.L., Lehnhard H.J. Weight-training effects on bone mineral density in early postmenopausal women. // *J. of Bone and Mineral Res.*, 1992, v. 7, p. 179–185.
66. Papadopoulos M., Patsaki I., Christakou A., Gerovasili V., Nanas S. Therapeutic applications of neuromuscular electrical stimulation in critical care patients. // *Hosp. Chron.*, 2013, v. 8, p. 112–119.
67. Reeves N.J., Maganaris C.N., Ferretti G., Narici M.V. Influence of simulated microgravity on human skeletal muscle architecture and function. // *J. Gravit. Physiol.*, 2002, v. 9, p. P153–P154.
68. 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, v. 98, p. 2278–2286.
69. Reeves N.D., Maganaris C.N., Narici M.V. Ultrasonographic assessment of human skeletal muscle size. // *Eur. J. Appl. Physiol.*, 2004, v. 91, p. 116–118.
70. Sale D.G. Neural adaptation to resistance training. // *Med. Sci. Sports Exerc.*, 1988, v. 20, p. S135–S145.
71. Sarabon N., Stefan L., Jan C., Milan S., Helmut K. Strength training in elderly people improves static balance: a randomized controlled trial. // *Eur. J. Transl. Myol. Basic Appl. Myol.*, 2013, v. 23, p. 85–89.
72. Solomonow M. External control of the neuromuscular system. // *IEEE Transactions on Biomed. Engin.* 1984. V. 31. P. 752–763.
73. Stapley P., Pozzo T., Grishin A., Papaxanthis C. Investigating centre of mass stabilisation as the goal of posture and movement coordination during human whole body reaching. // *Biol. Cybern.*, 2000, v. 82, p. 161–172.
74. Sutherland D.H., Cooper L., Daniel D. The role of ankle flexors in normal walking. // *J. Bone Joint Surg. Am.*, 1980, v. 62, p. 354–363.
75. Sugajima Y., Mitarai G., Koeda M., Moritani T. Characteristic changes of motor unit activity in hip joint flexor muscles during voluntary isometric contraction during water immersion. // *J. Electromyog. Kinesiol.*, 1995, v. 6, p. 83–95.
76. Tabary J.C., Tabary C., Tardieu C., Tardieu G., Goldspink G. Physiological and structural changes in the cat's soleus muscle due to immobilization at different lengths by plaster casts. // *J. Physiol.*, 1972, v. 224, p. 231–244.
77. Vandervoort A.A., McComas A.J. Contractile changes in opposing muscles of the human ankle joint with aging. // *J. Appl. Physiol.*, 1986, v. 61, p. 361–367.
78. Vivodtzev I., Pepin J.L., Vottero G., Mayer V., Porsin B., Levy P., Wuyam B. Improvement in quadriceps strength and dyspnea in daily tasks after 1 month of electrical stimulation in severely deconditioned and malnourished COPD. // *Chest*, 2006, v. 129, p. 1540–1548.
79. Wickiewicz T.L., Roy R.R., Powell P.L., Edgerton V.R. Muscle architecture of the human lower limb. // *Clin. Orthop.*, 1983, v. 179, p. 275–283.
80. Wierzbicka M.M., Wiegner A.W., Logigian E.L., Young R.R. Abnormal most rapid isometric contractions in patients with Parkinson's disease. // *J. Neurol. Neurosurg., Psychiatry*, 1992, v. 54, p. 210–216.
81. Winter D.A. Human balance and posture control during standing and walking. // *Gait Posture*. 1995, v. 3, p. 193–214.
82. Woo S.L., Gomez M.A., Woo Y.K., Akeson W.H. Mechanical properties of tendons and ligaments. II. The relationships of immobilization and exercise on tissue remodeling. // *Biorheology*, 1982, v. 19, p. 397–408.
83. Yamaguchi G.T., Sawa A.G.U., Moran D.W., Fessler M.J., Winters J.M. A survey of human musculotendon actuator parameters. // *Multiple Muscle Systems. Biomechanics and Movement Organization* (Winters J.M., Woo S.L.Y. eds), N.-Y., Springer-Verlag, 1990, p. 717–773.