

ВЛИЯНИЕ 21-СУТОЧНОЙ АНТИОРСТАТИЧЕСКОЙ ГИПОКИНЕЗИИ НА АРХИТЕКТУРУ И ФУНКЦИЮ СКЕЛЕТНОЙ МЫШЦЫ У ЧЕЛОВЕКА

© 2023 г. Ю. А. Коряк¹*, Р. Р. Прочий¹, Н. С. Кнутова¹

¹ФГБУН ГНЦ РФ – Институт медико-биологических проблем РАН, Москва, Россия

*E-mail: yurikoryak@mail.ru

Поступила в редакцию 02.04.2023 г.

После доработки 04.08.2023 г.

Принята к публикации 11.08.2023 г.

Цель данного исследования заключалась в том, чтобы, во-первых, количественно описать взаимоотношение между суставными углами и архитектурой мышцы (длины, угла наклона волокон) и толщины медиальной икроножной мышцы (МИМ) у молодых мужчин в условиях *in vivo* при пассивном (расслабленном) и активном (сокращающемся) состояниях и, во-вторых, сравнить изменения в вышеуказанных характеристиках мышечной архитектуры, возникающих при переходе от состояния покоя к заданной изометрической интенсивности при подошвенном сгибании в условиях 21-суточной антиортостатической гипокинезии (АНОГ), создаваемой относительно жестким постельным режимом, с участием 6 мужчин. Сканирование МИМ выполнялось с помощью ультразвукового исследования (УЗИ) на уровне 30% расстояния между подколенной складкой и центром наружной лодыжки в покое при углах голеностопного сустава – 15° (тыльное сгибание), 0° (нейтральное положение), +15° и +30° (подошвенное сгибание). Дополнительные УЗИ были выполнены во время максимального произвольного сокращения (МПС) и при усилиях 80, 60, 40 и 20% МПС при нейтральном положении голеностопного сустава. В каждом положении были получены продольные ультразвуковые изображения МИМ в расслабленном (пассивном) и активном состояниях с определением длины (L_b) и угла наклона волокон (θ_b) относительно апоневроза. После АНОГ МПС увеличилась на 4.1%. До АНОГ при увеличении угла голеностопного сустава МИМ от 15 до +30° θ_b увеличивался от 23 до 27 (19.4%, $p < 0.05$) в покое и от 23 до 53 (130%; $p < 0.01$) во время МПС, а L_b уменьшалась с 32 до 27 мм (15.6%, $p < 0.05$) в покое и от 36 до 22 мм (39%; $p < 0.05$) во время МПС. Толщина МИМ существенно не различалась между покоем и МПС. После АНОГ МИМ во время развития МПС был увеличен на 22–47 (113.6%, $p < 0.01$), а L_b была уменьшена на 31–21 мм (32.2%, $p < 0.01$) по сравнению с покоем. Во время выполнения градуируемой изометрической силы из состояния покоя до 100% МПС θ_b постепенно увеличивался от 32 до 47 (44.8%, $p < 0.01$), а L_b уменьшалась от 27 до 23 мм (14.8%, $p < 0.01$). Толщина МИМ во время градуируемой изометрической силы до 80% от МПС при нейтральном положении голеностопного сустава оставалась постоянной. Различные L_b и θ_b и их изменения после АНОГ могут быть лимитирующими факторами генерации сократительных функций мышц. Результаты исследования показывают, что как угол наклона, так и длина волокон МИМ изменяются как в ответ на изменения угла голеностопного сустава в покое, так и во время изометрических сокращений при интенсивностях до 100% МПС. Изменения в строении мышц после 21-суточной разгрузки мышечного аппарата условиях АНОГ во время выполнения сокращения по сравнению с отдыхом, оцениваемое по изменению архитектуры мышцы, может быть использовано в оценке механической продукции мышцы.

Ключевые слова: ультразвуковое исследование, перистая мышца, угол наклона, длина волокон, антиортостатическая гипокинезия, медиальная икроножная мышца, произвольное сокращение, силовые и скоростно-силовые свойства.

DOI: 10.31857/S013116462370039X, **EDN:** EPNFKK

Длительное пребывание в условиях невесомости оказывает значительное влияние на физиологию человека [1–3] и включает снижение объема и силы сокращения мышц, костной массы и аэробной производительности [3–5]. Снижение мышечной силы приводит к снижению общей физической работоспособности и имеет ряд негативных последствий при возвращении членов

экипажей на Землю и при их реабилитации [3]. Наиболее подвергающимися воздействию микрогравитации являются антигравитационные мышцы-разгибатели колена и стопы [6, 7]. Среди них трехглавая мышца голени является наиболее затронутой [6, 7], что связано, по-видимому, со степенью ее загруженности, которой мышца подвергается во время нормальной ежедневной ак-

тивности в виде поддержки позы тела и отталкивания в локомоторной активности.

Трехглавая мышца голени (ТМГ), являясь основным синергистом плантарной флексии, имеет первостепенное значение при локомоции и в контроле позы [8], поскольку активация ТМГ приводит к разгибанию стопы, что предохраняет смещение центра подошвенного давления в пределах зоны опоры [8]. Следовательно, ТМГ играет важную роль не только в регулировании передне-заднего положения тела в зависимости от фактического положения центра массы, чтобы поддерживать постуральный баланс, но и предопределяет переход из положения стоя до ходьбы или бега [9]. В этом контексте, с сугубо биомеханической точки зрения, любое изменение в силе подошвенного давления внутри зоны опоры или в ее передаче может привести к неблагоприятным изменениям в постуральном балансе и увеличению риска падения [10]. Более того, медиальная икроножная мышца (МИМ), образующая ТМГ, имеет разную внутреннюю архитектуру (длину мышцы, длину и угол наклона волокон) по сравнению с другими мышцами, образующими сложную ТМГ [11], в частности, имеет большие углы наклона волокон и малую длину, что позволяет упаковать большее количество волокон, что обеспечивает большой потенциал развития силы [12–14].

Большая потеря силы мышцы по сравнению с ее размером [7, 15] указывает, что существуют другие факторы кроме атрофии, которые вносят вклад в “слабость” мышцы. В оценке размера мышц у человека, типичным “золотым стандартом”, является магнитно-резонансная и компьютерная томография [16, 17], благодаря высокому контрасту в изображении между тканями, отличающимися молекулярными свойствами. Однако эти методы крайне дорогостоящие и предъявляют большие клинические требования. В связи с этим в настоящее время из доступных и неинвазивных методов оценки архитектурных свойств мышц является метод ультразвуковой визуализации [18–20]. Ультразвук относительно недорог, имеет относительно высокое временное разрешение, обеспечивает яркое изображение мышцы и мало представляет риск для пациента. Метод ультразвуковой визуализации позволяет в условиях *in vivo* определить внутреннюю архитектуру мышцы, т.е. геометрическое расположение волокон в пределах мышцы [21, 22], которое оказывает существенное влияние на генерируемые силовые возможности мышцы [23, 24].

Известно, что многие мышцы у человека характеризуются расположением волокон в мышце под некоторым наклоном, углом, относительно точек их прикрепления и вхождения в апоневроз или сухожилие [25, 26]. Такая угловая конструкция оказывает существенное влияние в передаче

силы от волокон мышцы к сухожилию [18, 21, 25, 27]. Угол волокон мышцы относительно линии действия сухожилия важная функциональная характеристика мышцы [21, 25, 27]. Для данной мышцы увеличенный угол наклона результат, во-первых, уменьшения длины волокон мышцы, что ставит под угрозу скорость укорочения и диапазон возвратно-поступательного движения, во-вторых, позволяет большему количеству сократительного материала быть расположенным вдоль сухожилия, увеличивающему генерирующую способность мышцы производить силу (например, [21, 28, 29]). Угол волокна представляет собой компонент силы, действующий через волокна мышцы в горизонтальном и перпендикулярном направлениях к сухожилию и, таким образом, влияет на передачу кинетической силы от волокна мышцы к кости [23, 24]. Геометрическое расположение мышечных волокон в пределах мышцы — главный детерминант функциональных свойств мышцы [20, 21, 25]. Длина волокон отражает число включенных последовательно саркомеров в волокнах мышцы и поэтому пропорциональна скорости сокращения и диапазону экскурсии. Максимальная сила, продуцируемая при данной длине волокна мышцы в направлении волокон в перистой мышце, будет более высока, чем максимальная сила, произведенная в направлении волокон мышцы параллельного волокна той же самой анатомической площади и объема.

Цель настоящего исследования состояла в том, чтобы, во-первых, количественно описать взаимоотношение между суставными углами и архитектурой мышцы (длиной и углом наклона волокон) МИМ в условиях *in vivo* при пассивном и активном состояниях, как функции суставного угла голеностопного сустава, и, во-вторых, оценить изменения в архитектуре мышцы в переходе от состояния покоя до развиваемого изометрического момента, что позволило бы понять механизм механического поведения мышцы и использовать данный метод в оценке степени изменений скелетно-мышечной системы после разгрузки.

МЕТОДИКА

В исследовании принимали участие шесть здоровых молодых мужчин-добровольцев. Их физическая характеристика представлена в табл. 1.

Все участники вели рекреационную активность (умеренные физические нагрузки ≤ 3 раз в нед.), но не участвовали ни в каких силовых или мощностных тренировках. Участники эксперимента были отобраны после прохождения медицинского и психологического отбора. Были исключены из списка участники с употреблением наркотиков, алкоголя, с нарушением метаболизма кальция/костей, ортостатической непереносимости, вестибулярными расстройствами, забо-

леваниями мышц/суставов, хронической болью в спине, с хронической гипертензией и внутриглазной гипертензией, дефицитом железа, анемией, диабетом, артритом, гиперлипидемией и любым инфекционным или печеночным заболеванием, или с положительным результатом на тромбофилию. Все испытуемые были оценены клинически здоровыми, без неврологических расстройств и никто не имел ранее каких-либо субъективных клинических признаков травмы опорно-двигательного аппарата или любой ортопедической патологии, и считались в хорошем физическом состоянии. В течение всего эксперимента ни один из испытуемых не принимал медицинских препаратов.

За две недели до начала выполнения протокола эксперимента все участники были подробно проинформированы о целях и методах исследования внутренней архитектуры мышц, ознакомлены с процедурами исследования, о риске и важности настоящего исследования.

Экспериментальный дизайн. Исследование было выполнено в Институте медико-биологических проблем РАН (ИМБП РАН, г. Москва).

Все измерения выполняли на правой конечности испытуемых до и после 21-суточной экспозиции в условиях относительно жесткого постельного режима в антиортостатическом положении (-6°). Тестирование включало измерение мышечной архитектуры МИМ, составляющую сложную ТМГ, и произвольного максимального суставного момента (максимального произвольного сокращения — МПС), развиваемого мышцами-разгибателями стопы. Дополнительные ультразвуковые исследования (УЗИ) были выполнены при усилиях 80, 60, 40 и 20% МПС при нейтральном положении голеностопного сустава.

За ~ 20 –10 дней до экспозиции в антиортостатической гипокинезии (АНОГ) участники эксперимента были ознакомлены с процедурами исследования функций и архитектуры мышц. Все исходные данные испытуемых были собраны за ~ 4 –3 дня до экспозиции, а последующие измерения проводили в день подъема испытуемых.

Постельный режим. В качестве воздействия, имитирующего длительное влияние фактора невесомости, использовали модель постельного режима в антиортостатическом положении (угол наклона головы -6°) [30–32]. Наземная модель является хорошей альтернативой космическим полетам, и вызывает аналогичные модификации нервно-мышечной системы и свойств мышечных волокон [32].

Испытуемые постоянно оставались в положении АНОГ, включая прием пищи и выделительные функции. Во время экспозиции на протяжении 24 ч испытуемые постоянно находились под контролем медицинского персонала, и дополни-

Таблица 1. Характеристика участников экспериментальной группы ($n = 6$)

Возраст	Рост, см		Масса, кг		Индекс массы тела, кг/м ²	
	до	после	до	после	до	после
$30.9 \pm \pm 2.5$	$179.1 \pm \pm 2.2$	$181.6 \pm \pm 0.2$	$77.6 \pm \pm 3.8$	$75.6 \pm \pm 3.2$	$24.23 \pm \pm 1.09$	$22.96 \pm \pm 1.0$

тельно проводился мониторинг поведения испытуемых. Обслуживающий медицинский персонал присутствовал при транспортировании испытуемого, при выполнении личной гигиены, включая прием пищи, медицинском обслуживании в пределах протокола.

Продолжительность АНОГ составляла 21 день.

Тестирующая процедура и измерения

1. Изокинетическое тестирование

Измерение изометрического суставного момента. Испытуемые выполняли ряд изометрических сокращений мышцами-разгибателями стопы на изокинетическом динамометре (*Biodex System 4 PRO™*, *Biodex Medical Systems Shirley*, США). Измерение изометрической силы сокращения ТМГ у всех испытуемых было выполнено на правой, “ведущей”, конечности. Испытуемый удобно располагался в положении “стоя на коленях” на специальном кресле изокинетического динамометра с фиксацией коленного сустава с углом 135° при нейтральном положении голеностопного сустава, создавая, таким образом, изометрический режим сокращения мышцы. Туловище и бедро испытуемого были относительно жестко прикреплены к спинке сиденья с помощью поясных и плечевых ремней для обеспечения постоянного положения и минимального перемещения. Латеральная лодыжка правой стопы была совмещена с осью вращения вала изокинетического динамометра. Стопу правой конечности относительно жестко фиксировали к специальной платформе измерительного приспособления динамометра для голеностопного сустава с помощью неэластичных ремней в виде *Velcro*, которые были прочно закреплены сзади и на нижней стороне платформы для предотвращения любого заметного подъема пятки во время выполнения максимального разгибания стопы. Если происходил подъем пятки или показатель суставного момента не возвращался к исходной величине, то протокол выполнения эксперимента останавливали и повторяли только после 3–5 мин отдыха. Испытуемые выполняли три произвольных максимальных изокинетических движения стопой из четырех подходов с угловой скоростью голеностопного сустава $0^\circ/\text{с}^{-1}$, и если третья попытка не превышала

первых двух более чем на 10%, то в этом случае было проведено дополнительное испытание. Между каждой попыткой был отдых не менее 2 мин.

При тестировании изометрического суставного момента, развиваемого мышцами-разгибателями стопы, каждого испытуемого инструктировали “*прикладывать максимальное усилие*” при каждом повторении и в каждом движении выполняемого теста. Суставной момент с поправкой на гравитацию в реальном времени отображался на экране компьютера. Во время тестирования испытуемому предоставляли биологическую обратную связь развиваемого усилия на мониторе компьютера, а также обеспечивали словесное поощрение во время выполнения усилия, а также между каждой попыткой. Наибольшее изометрическое значение произвольного суставного момента (пик момента) при $0^\circ/\text{с}^{-1}$ принимали за показатель МПС. Каждого испытуемого также просили поддерживать 1–2 с усилие в 80, 60, 40 и 20% от МПС при нейтральном положении голеностопного сустава. Испытуемым визуально предоставляли обратную связь развиваемого усилия на мониторе компьютера.

После АНОГ протокол тестирования был идентичным.

Измерение отношения изокинетического суставного момент-скорость. Тестирование мышц-разгибателей стопы выполняли в положении “*стоя на коленях*” на специальном кресле изокинетического динамометра, причем угол коленного и голеностопного сустава составлял $\sim 120^\circ$ и $\sim 90^\circ$, соответственно, а ось голеностопного сустава совпадала с осью вращения регистрирующего устройства динамометра. Диапазон движения в случае максимального разгибания голеностопного сустава составлял $\sim 25^\circ$ и $\sim 15^\circ$ в случае максимального тыльного сгибания стопы.

Для каждого испытуемого регистрировали пик концентрического изокинетического суставного момента, развиваемого при угловой скорости $0^\circ/\text{с}^{-1}$. Испытуемые были тщательно инструктированы выполнять каждое движение “*как можно быстрее и сильнее*”. Испытуемые выполняли две попытки из четырех повторений максимальных разгибаний стопы с угловой скоростью $0^\circ/\text{с}^{-1}$ и с интервалом отдыха между повторениями не менее 30 с [33].

Скоростно-силовые свойства мышц оценивали по времени нарастания изометрического произвольного напряжения от начала сокращения до достижения 25, 50 и 75% от максимального произвольного напряжения (относительные градиенты силы произвольного сокращения) [34, 35].

Дополнительно в кривой *суставной момент-скорость* рассчитывали следующие параметры: *динамические* — максимум взрывного изометри-

ческого усилия F_{max} ; импульс силы Δp ; значение силы, соответствующее стандартным отрезкам времени 50, 100, 150 и 200 мс от начала развиваемого усилия; *временные* — время достижения максимума изометрического усилия t_{max} ; время достижения 50% от максимума $t_{50\%}$. На основе указанных параметров оценивали общую способность к проявлению “*взрывного*” усилия $F_{\text{max}}/t_{\text{max}}$; градиент стартовой силы в изометрических условиях $50\% F_{\text{max}}/t_{50\%}$.

2. Мышечная архитектура

2.1. Ультразвуковое сканирование

Угловая позиция сустава и измерение суставного момента. Во время ультразвукового сканирования МИМ испытуемый в положении “*стоя на коленях*” удобно располагался в том же изометрическом динамометре, с теми же углами в коленном и голеностопном суставах, которые использовали для оценки силы мышц-разгибателей стопы. Измерения проводили на правой ноге при нейтральном положении голеностопного сустава. Каждый испытуемый выполнял ряд изометрических сокращений на изокинетическом динамометре при углах голеностопного сустава -15° (подошвенное сгибание), 0° (нейтральное положение голеностопного сустава; силовая платформа динамометра располагалась перпендикулярно к продольной оси голени), $+15^\circ$ и $+30^\circ$ (подошвенное разгибание). Положение тестируемой конечности было надежно закреплено в требуемой позиции посредством ремней велькро, которые предотвращали любой заметный подъем пятки во время подошвенного/тыльного сгибания стопы. Во время выполнения УЗИ испытуемых инструктировали “*максимально расслабить мышцу*”.

Мышечная структура МИМ, составляющая сложную ТМГ, была исследована в состоянии покоя и при усилии в условиях *in vivo* с использованием ультразвукового сканера *Edge (SonoSite, Inc., США)* в *B*-режиме линейным электронным датчиком 7.5 МГц и апертурой 60 мм. Продольные ультразвуковые изображения МИМ были получены на проксимальных уровнях 30% расстояния между подколенной складкой и центром боковой лодыжки, который соответствовал максимальной анатомической площади поперечного сечения мышцы [36]. На этом уровне поверхностно на коже крепили самоклеящуюся гиперэхогенную матерчатую полоску в качестве маркера, отображенного в виде затемненного изображения. При визуализации мышцы ультразвуковой датчик помещали над маркером. Датчик располагали продольно на голени, ориентируя его вдоль средне-сагиттальной плоскости мышцы и перпендикулярно коже. Однако из-за индивидуальных различий датчик иногда устанавливали немного

по диагонали к продольной линии мышцы. Для повышения надежности при повторных измерениях было зафиксировано местоположение датчика, которое воспроизводилось во время повторных измерений. Визуализацию МИМ выполняли после предварительного 20-минутного отдыха для уравнивания жидкостной среды организма [37, 38]. Для лучшей акустической связи и чтобы не травмировать кожную поверхность мышцы, сканирующую поверхность ультразвукового датчика покрывали водорастворимым гелем и датчик ориентировали вдоль середины сагиттальной оси мышцы. Ультразвуковые изображения были зафиксированы после того, как было скорректировано усиление глубины для оптимизации качества изображения. В состоянии покоя и во время сокращения датчик прочно удерживался на поверхности кожи в месте установки маркера, который являлся ориентиром положения датчика во время исследования.

В каждой угловой позиции голеностопного сустава было получено продольное ультразвуковое изображение МИМ. Во время сканирования применяли минимальное давление датчиком на кожные покровы, чтобы избежать давления на мышцу. Кроме того, во время измерений испытуемого инструктировали *“полностью расслабить мышцы конечности”*. Во время сокращений визуализация мышцы осуществлялась, когда достигалось плато заданного усилия. Все полученные УЗИ архивировали с формированием файла для дальнейшего анализа следующих параметров: длины и угла наклона волокон мышцы.

Измерение длины, угла наклона волокон и толщины мышцы. Длина и угол наклона волокон МИМ были измерены в условиях *in vivo* при помощи ультразвукового сканирования во время отдыха (пассивное состояние) и при развитии усилия, составляющего 100% МПС, 80, 60, 40 и 20% МПС при нейтральном положении голеностопного сустава (активное состояние).

Длину волокон (L_v) мышцы определяли как линию между местом прикрепления волокна у поверхностного апоневроза до места вхождения в глубокий апоневроз мышцы [24, 39–42] (рис. 1).

Угол наклона волокон (θ_v) определяли как линию, образованную точкой прикрепления волокна у поверхностного апоневроза и местом вхождения в глубокий апоневроз мышцы [27, 39, 41–43] (рис. 1).

Толщину мышцы (T_m) определяли при нейтральной анатомической позиции голеностопного сустава как расстояние между поверхностным и глубоким слоями апоневрозов.

Физиологическую площадь поперечного сечения (ФППС) МИМ в настоящем исследовании рассчитывали по формуле [44]:

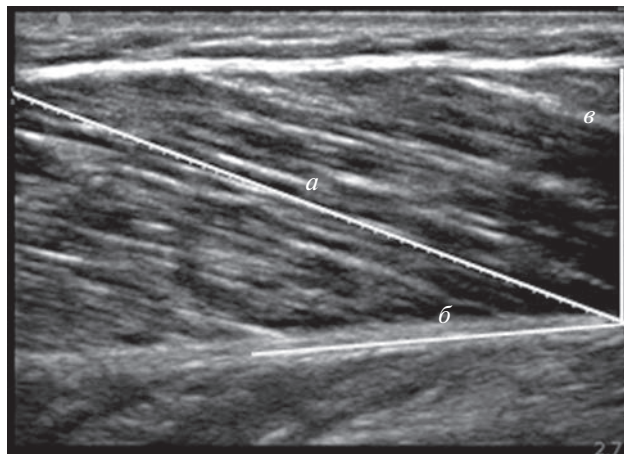


Рис. 1. Сакитальное ультразвуковое изображение медиальной головки икроножной мышцы.

Ультразвуковой датчик был помещен над мышцей на уровне расстояния 30% медиальной икроножной мышцы (МИМ) между подколенной складкой и центром боковой лодыжки. Длина волокна определялась как линия ультразвукового сигнала, проведенная параллельно волокну между глубоким и поверхностным апоневрозами. Угол наклона определялся как угол, образуемый ультразвуковым сигналом вдоль волокна между поверхностным и глубоким апоневрозами. Белые линии на ультразвуковом изображении указывают путь пучка (волокну) между поверхностными и глубокими апоневрозами: *a* — представляет длину волокна, *b* — угол наклона, *v* — толщину мышцы.

$$\text{ФППС-индекс} = T_m^2 / L_v, \quad (1)$$

где T_m — толщина мышцы, L_v — длина волокон.

Внутреннее укорочение волокон ($\Delta L_{\text{мышца}}$) при сокращении мышцы оценивали по следующей формуле [45]:

$$\Delta L_{\text{мышца}} = L_{\text{п}} \cos \theta_{\text{п}} - L_{\text{у}} \cos \theta_{\text{у}}, \quad (2)$$

где $L_{\text{п}}$ и $L_{\text{у}}$ — длина волокон в покое и активном состоянии (50% МПС); $\theta_{\text{п}}$ и $\theta_{\text{у}}$ — угол волокон в покое и активном состоянии, соответственно.

УЗИ выполнял один и тот же оператор. У каждого обследуемого измеряли параметры трех мышечных пучков, которые затем усредняли и использовали для дальнейшего анализа.

Статистика. При обработке полученных результатов исследования применяли общепринятые статистические методы. Данные представлены в виде средних значений и стандартной ошибки средней ($M \pm m$). Различия между показателями 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%.

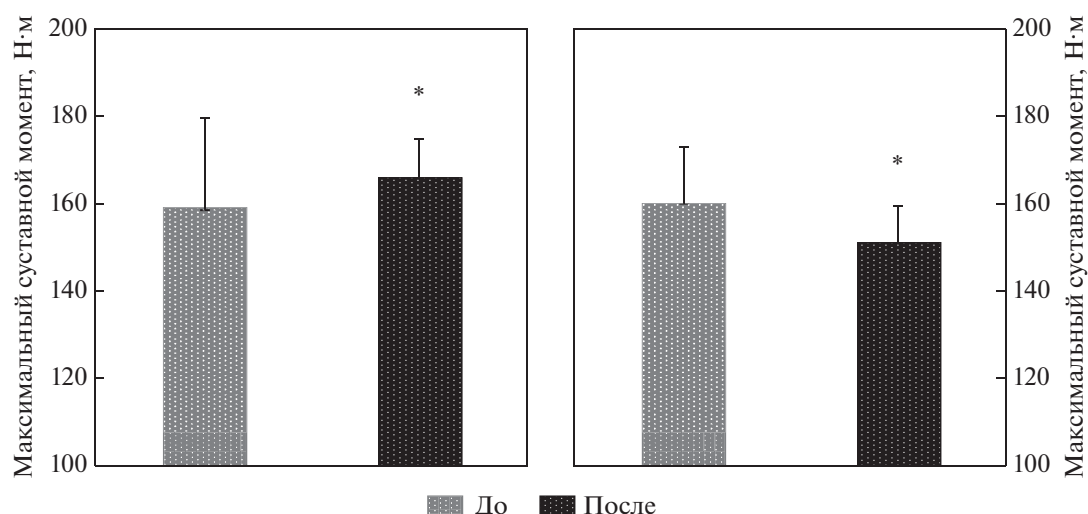


Рис. 2. Изменение максимального произвольного суставного момента (левая панель) и максимальной произвольной "взрывной" силы (правая панель) после 21-суточной антиортостатической гипокинезии (АНОГ).
* — $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изменение антропометрических показателей

Пребывание в условиях постельного режима в течение 21 сут сопровождалось изменением морфологических особенностей тела испытуемых. Так, анализ данных изменения показателей физических характеристик испытуемых обнаружил увеличение длины тела с 179.1 ± 2.2 до 181.6 ± 2.2 см, что соответствует относительному изменению 1.4%, и незначительному снижению массы тела — с 77.6 ± 3.8 до 75.6 ± 3.2 кг, что соответствует относительному изменению 2.6% (табл. 1).

Изменение мышечной функции

Изменение мышечной силы. Сила сокращения мышц-разгибателей стопы после 21-суточной АНОГ увеличилась. Так, величина максимального суставного момента (или иначе МПС) в среднем увеличилась с 159.7 ± 19.9 до 166.3 ± 8.9 Н·м ($p < 0.05$) при угловой скорости $0^\circ/\text{с}^{-1}$, что соответствует относительному изменению 4.1% (рис. 2, левая панель).

Анализ результатов изменения МПС при быстрых "взрывных" сокращениях в изометрических усилиях обнаружил незначительные различия. Так, после 21-суточной разгрузки МПС уменьшилась со 160.3 ± 12.6 до 151.3 ± 7.9 Н (рис. 2, правая панель).

Анализ результатов изменения функций *сила-скорость* после разгрузки показал, что максимальные суставные моменты, развиваемые мышцами-разгибателями стопы при произвольных изометрических усилиях, были постоянно ниже

фоновых (рис. 2). Как следует из анализа графически представленных усредненных данных, скорость нарастания произвольного изометрического сокращения мышц-разгибателей стопы, или иначе градиент произвольного сокращения, снижается с самого начала развития сокращения, что видно по времени достижения относительного уровня напряжения (рис. 3). Максимальная величина dP/dt при выполнении произвольного задания "сократить максимально быстро и сильно" была постоянно больше после разгрузки (рис. 3, правая панель). Нормализованная (% от МПС) величина dP/dt после АНОГ увеличилась на 4.5%, указывая тем самым, что различия в скорости нарастания максимального произвольного изометрического сокращения, вероятно помимо различий в собственно-сократительных свойствах, определяются характером центрального управления при произвольном сокращении мышцы.

В табл. 2 представлены динамические и временные показатели скоростно-силовых свойств мышцы. Значения F , t и F/t зависят друг от друга. В большинстве случаев показатели F после разгрузки оказались значительно сниженными, что может указывать на увеличение значения t при выполнении заданного произвольного движения. Иначе говоря, "слабым" мышцам требуется больше времени, чтобы достичь максимальных величин силы.

Отношение $F_{\max}/t_{\max}$, или иначе градиент "взрывного" изометрического усилия, существенно зависит от F . После 21-суточной АНОГ способность к "взрывному" проявлению силы, которая в решающей мере определяет результат движения,

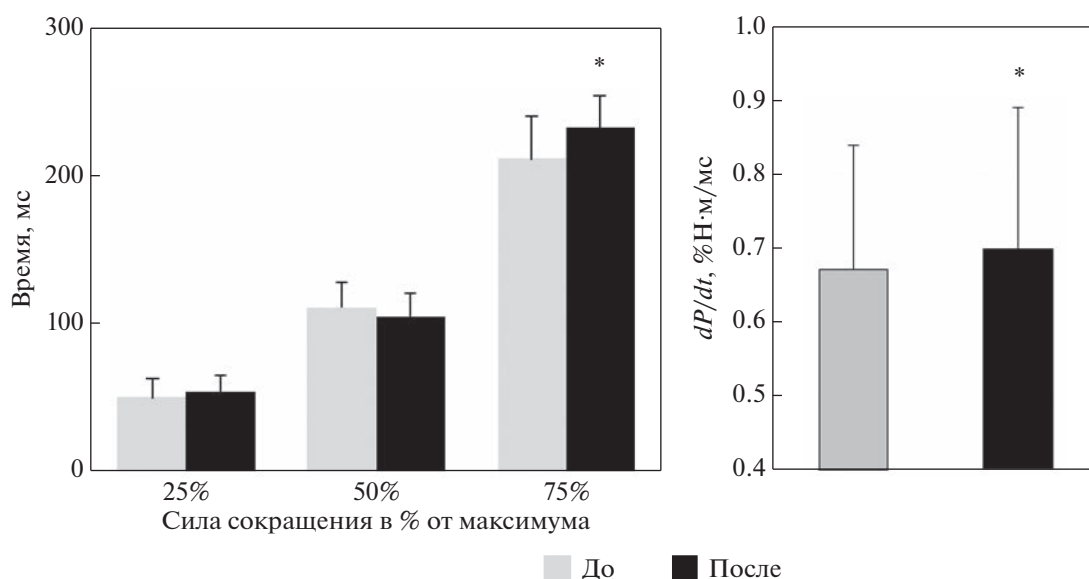


Рис. 3. Изменение отношения *сила—время*, выраженное в относительных величинах, при выполнении “взрывного” произвольного изометрического сокращения трехглавой мышцы голени (ТМГ) и максимальной скорости развития силы (левая панель) до и после 21-суточной антиортостатической гипокинезии (АНОГ).
* — $p < 0.05$.

оказывается значительно сниженной. Последнее подтверждает снижение отношения $0.5\%F_{\max}/t_{\max}$, что отражает снижение градиента стартовой силы в изометрических условиях сокращения мышцы.

Сравнивая механические параметры мышечных сокращений в обеих ситуациях эксперимента, мы тем самым определяли, в какой мере результат движения зависит от градиента силы в условиях эксперимента. На рис. 4 показано влияние градиента силы на кинетику развития механических параметров произвольных изометрических усилий, проявляемых испытуемыми до и после разгрузки мышечного аппарата. До разгрузки испытуемые характеризуются большой силой и относительно низким градиентом и, наоборот, после разгрузки отмечается увеличение градиента силы и снижение максимальной силы. Это указывает на то, что разгрузка существенно снижает степень использования силовых возможностей в кратковременных движениях. Конечный результат движения определяется в данном случае не мгновенным значением силы, а ее импульсом, т.е. площадью под кривой развития силы (заштрихованная область на рис. 4). После разгрузки при выполнении кратковременных движений градиент силы становится более важным, чем уровень максимальной силы.

Таким образом, при движениях, когда влияние гравитации устранено, показатели F и динамического градиента силы (отношение $F_{\max}/t_{\max}$), зарегистрированного в динамическом режиме оказывают влияние на результат движения лишь на на-

чальных участках траектории кривой *сила—время*. Так, время достижения первых 50% максимума ($t_{50\%}$) после разгрузки увеличилось на 2.3%.

Таблица 2. Характеристика динамических и временных показателей “взрывной” силы у мужчин до и после разгрузки мышечного аппарата

Показатель	Эксперимент			
	до		после	
	М	$\bar{x}$	М	$\bar{x}$
$F_{\max}$, Н	160.3	12.6	151.3*	7.9
$50\%F_{\max}$, Н	80.2	6.3	75.7	3.9
$F_{50\text{ мс}}$, Н	38.9	9.8	42.9*	10.1
$F_{100\text{ мс}}$, Н	77.2	10.0	79.3	10.1
$F_{150\text{ мс}}$, Н	106.0	11.7	102.2	8.5
$F_{200\text{ мс}}$, Н	124.6	13.2	116.8*	8.0
$t_{\max}$, мс	438.0	48.3	448.0*	51.2
$t_{50\%}$, мс	219.0	24.2	224.0*	25.6
$I \frac{F_{\max}}{t_{\max}}$, $\frac{\text{Н}}{\text{мс}}$	390.0	10.0	360.0*	4.0
$I_{50\%} \frac{0.5F_{\max}}{t_{50}}$, $\frac{\text{Н}}{\text{мс}}$	200.0	3.0	180.0*	2.0

Примечание: * — $p < 0.05$.

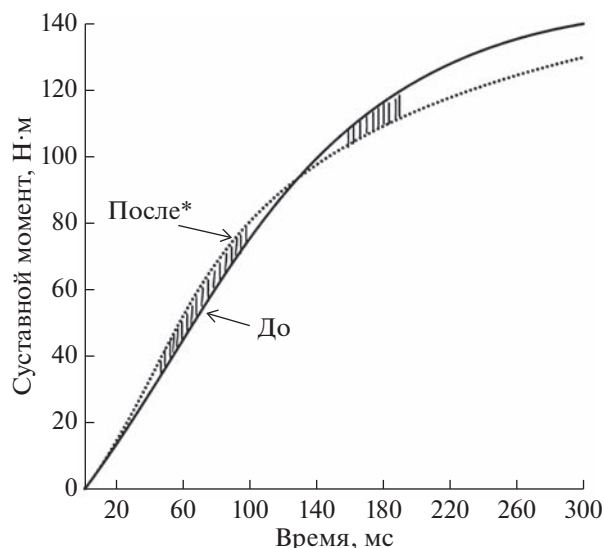


Рис. 4. Изменение отношения сила–время на ранних этапах развития ‘взрывного’ произвольного изометрического сокращения трехглавой мышцы голени (ТМГ) до и после 21-суточной антиортостатической гипокинезии (АНОГ).

Изменение архитектуры мышц

1. Архитектурный профиль вдоль мышцы

Для шести испытуемых были проанализированы Θ_v и L_v МИМ. Десять изображений L_v и T_m были получены в условиях покоя и во время МПС. У всех испытуемых была обнаружена разница между условиями покоя и во время развития МПС в Θ_v , L_v и T_m при нейтральном положении голеностопного сустава (табл. 3). Анализ результатов изменения параметров архитектуры МИМ в ответ на разгрузку в условиях покоя обнаружил уменьшение L_v (в среднем на 86.1%), тогда как Θ_v и T_m практически не изменились по сравнению с исходной величиной. Архитектурные характеристики (Θ_v и L_v) МИМ во время выполнения МПС зависели от разгрузки. Так, L_v уменьшилась в большей степени, чем Θ_v и T_m , которые значительно не изменились (табл. 3). Сравнительный анализ архитектурных характеристик МИМ после разгрузки в условиях покоя и при выполне-

Таблица 3. Архитектура медиальной икроножной мышцы (МИМ)

Характеристики		Θ_v , град	L_v , мм	T_m , мм
Покой	До	22.9 ± 3.0	36.0 ± 3.0	12.8 ± 1.0
	После	22.8 ± 2.5	$31.0 \pm 2.1^*$	12.6 ± 1.3
МПС	До	52.4 ± 1.9	22.0 ± 2.2	17.9 ± 1.2
	После	$46.9 \pm 3.3^*$	21.0 ± 2.5	13.0 ± 1.6

Примечание: МПС — максимальное произвольное сокращение.
* — $p < 0.05$.

нии МПС показал, что изменения Θ_v были постоянно меньшими по сравнению с L_v .

2. Архитектурные характеристики в состоянии покоя

Влияние суставного угла на архитектуру МИМ в покое. В условиях покоя T_m МИМ (~13 мм) существенно не менялась в ответ на изменения в длине мышцы, следующей из различного угла голеностопного сустава (рис. 5, средняя панель).

В состоянии покоя Θ_v и L_v МИМ были зависимыми от положения угла голеностопного сустава (рис. 5, левая панель). Анализ результатов показал, что когда угол голеностопного сустава увеличивался от -15° до $+30^\circ$, Θ_v увеличился от $22.7^\circ \pm 1.9^\circ$ до $27.1^\circ \pm 1.3^\circ$ (19.4%, $p < 0.05$). Увеличение Θ_v сопровождалось снижением L_v от 32.1 ± 1.2 до 27.1 ± 2.1 мм (15.6%, $p < 0.05$) и когда Θ_v нанесли на график относительно L_v , то можно заметить, что увеличение Θ_v компенсируется сопутствующим уменьшением L_v (рис. 5, правая панель).

Влияние суставного угла на архитектуру МИМ после АНОГ. В покое T_m МИМ (~13 мм) существенно не менялась в ответ на изменения в длине мышцы, следующей из различного угла голеностопного сустава (рис. 5, левая панель). В состоянии покоя Θ_v и L_v МИМ были зависимыми от угла голеностопного сустава. В мышце, поскольку угол голеностопного сустава увеличивался от -15° до $+30^\circ$, Θ_v увеличился от $22.4^\circ \pm 1.0^\circ$ до $28.5^\circ \pm 1.9^\circ$ (27.3%, $p < 0.05$), а L_v уменьшилась от 33.1 ± 1.2 до 27.1 ± 2.1 мм (18.2%, $p < 0.05$).

3. Архитектурные характеристики во время МПС

Влияние суставного угла на архитектуру МИМ в покое. Во время развития МПС при нейтральном положении угла голеностопного сустава не было значительных изменений в расстоянии между апоневрозами в исследуемой области МИМ (рис. 5, средняя панель). Средние значения Θ_v , L_v и T_m в состоянии покоя и при МПС представлены в табл. 3. Анализ внутригрупповых данных показал, что при сравнении Θ_v и L_v при МПС с периодом покоя при нейтральном положении угла голеностопного сустава, Θ_v был постоянно большим, а L_v меньшей в МИМ. При переходе от покоя до МПС Θ_v в среднем увеличивался от $23^\circ \pm 3^\circ$ до $53^\circ \pm 2^\circ$ (130%; $p < 0.01$), а L_v уменьшалась от 36.2 ± 3.1 до 22.0 ± 3.1 мм (39%; $p < 0.05$) по сравнению с покоем (рис. 5, средняя панель). Индекс ФППС незначительно уменьшился на 6.3%.

Влияние суставного угла на архитектуру МИМ после АНОГ. Во время развития МПС при нейтральном положении угла голеностопного сустава

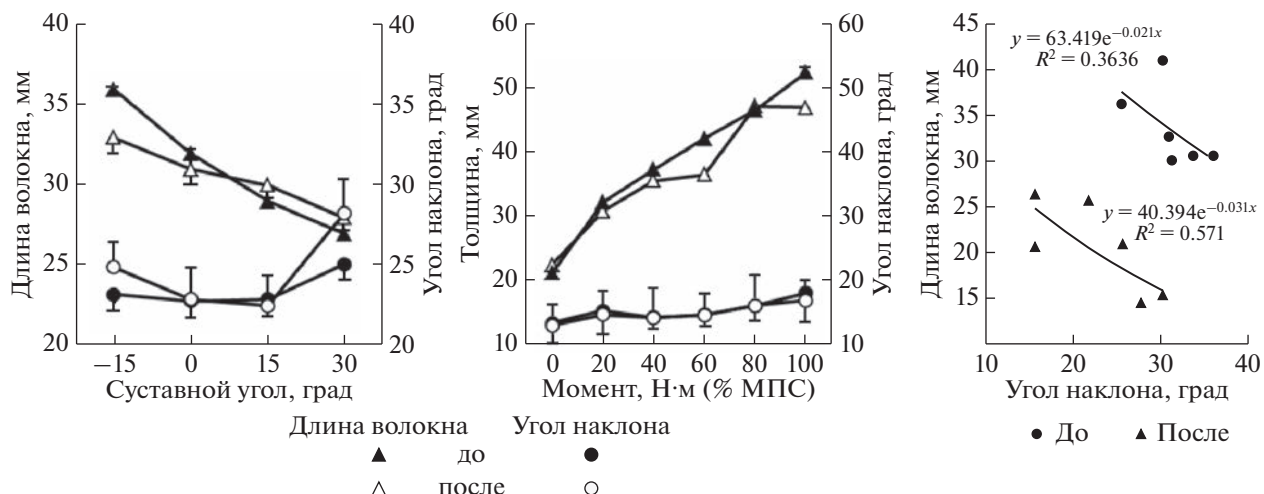


Рис. 5. Архитектура медиальной икроножной мышцы (МИМ) в зависимости от угла голеностопного сустава в покое. Изменения длины и угла наклона волокон в покое как функция угла голеностопного сустава (левая панель), во время выполнения градуированного изометрического подошвенного сгибания при нейтральном положении голеностопного сустава (средняя панель) и соотношения длина и угол наклона волокон (правая панель) после 21-суточной антиортостатической гипокинезии (АНОГ).

ва T_m МИМ (~17 мм) значительно не отличалась от величины покоя (рис. 5, средняя панель). Сравнивая МПС с периодом покоя при нейтральном положении угла голеностопного сустава в мышце Θ_v был больше и L_v меньшей. В МИМ Θ_v во время развития МПС был увеличен на 22° – 47° (113.6%; $p < 0.01$), а L_v была уменьшена от 31.3 ± 1.0 до 21.2 ± 1.1 мм (32.2%, $p < 0.01$) по сравнению с покоем. Когда был рассчитан индекс ФППС МИМ, используя L_v и T_m , то при увеличении угла голеностопного сустава с 90° до 130° , отмечается увеличение на 18% (от 0.45 до 0.53; $p < 0.05$).

4. Архитектурные характеристики при градуированной изометрической силе

Влияние суставного угла на архитектуру МИМ в покое. Во время выполнения градуируемой изометрической силы из состояния покоя до 100% МПС при нейтральном положении угла голеностопного сустава, T_m МИМ оставалась постоянной (несущественное различие) (рис. 5, правая панель). Θ_v увеличился, а L_v уменьшилась как функция интенсивности сокращения мышцы. Θ_v в МИМ постепенно увеличился от $32.1^\circ \pm 3.1^\circ$ до $46.5^\circ \pm 4.9^\circ$ (44.8%, $p < 0.01$), а L_v постепенно уменьшилась от 27.2 ± 2.1 до 23.4 ± 2.1 мм (14.8%, $p < 0.01$).

Влияние суставного угла на архитектуру МИМ после АНОГ. Во время выполнения градуируемой изометрической силы от состояния покоя до 100% МПС при нейтральном положении угла голеностопного сустава, T_m МИМ оставалась

постоянной (несущественное различие) (рис. 5, правая панель). Θ_v увеличивался, а L_v линейно уменьшалась как функция интенсивности сокращения мышцы. Θ_v в МИМ постепенно увеличивался от $30.7^\circ \pm 3.1^\circ$ до $47.1^\circ \pm 2.4^\circ$ (53.4%, $p < 0.01$), а L_v постепенно уменьшалась от 23.2 ± 2.1 до 20.3 ± 2.1 мм (13%, $p < 0.01$).

5. Степень внутреннего укорочения волокон во время сокращения

Более короткие L_v и более крутые Θ_v в активном состоянии по сравнению с пассивным состоянием показывают внутреннее укорочение (ΔL_m) волокон за счет сокращения. В мышце ΔL_m было больше, когда длина волокна была больше (табл. 4). Так, до разгрузки для МИМ при L_v 25 мм ΔL_m была 36 мм, а при L_v 41 мм ΔL_m была 40 мм. После 21-суточной АНОГ эти показатели составили 36–35 и 26–22 мм, соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Настоящее исследование планировалось как исследование степени адаптации сократительных

Таблица 4. Степень укорочения волокон

Медиальная икроножная мышца			
до		после	
L_v	ΔL_m	L_v	ΔL_m
24.7	21.7	36.1	34.7
40.6	39.6	25.5	21.9

функций мышц-разгибателей стопы (ТМГ) и внутренней архитектуры МИМ, как одной из трех головок сложной ТМГ, которая вносит вклад в генерацию МПС, к 21-суточной разгрузке (АНОГ) у группы здоровых молодых мужчин. Основные результаты показывают, что предшествующая разгрузка привела к изменению сократительных свойств мышц и архитектуры мышцы. Это первое исследование, которое описывает архитектуру МИМ у человека в условиях *in vivo* в покое и во время изометрического подошвенного сгибания до полного сократительного состояния (МПС) после 21-суточного постельного режима. Исследование показало реконструирование архитектуры одной из основных локомоторных мышц, вызванное разгрузкой. Основные результаты настоящего исследования состоят в том, что, во-первых, архитектура МИМ (длина, наклон волокон) изменяется в ответ на изменение положения голеностопного сустава и развиваемого усилия. Во-вторых, вопреки ожиданиям, изометрическая МПС мышц-разгибателей стопы после 21-суточного постельного режима не только не уменьшилась, а даже увеличилась. Хорошо известно, что длительная механическая разгрузка мышц приводит к значительной дезадаптации опорно-двигательного аппарата [46]. Однако в настоящем исследовании изменения в максимальной активации мышц-разгибателей стопы кажутся в разногласии с вышеупомянутыми парадигмами неупотребления.

Изменения в сократительных функциях. Настоящее исследование демонстрирует, что разгрузка мышечного аппарата в условиях 21-суточного постельного режима сопровождалась увеличением максимального суставного момента. Хотя в литературе часто сообщается, что во время максимального подошвенного усилия отмечается коактивация мышц-антагонистов подошвенного сгибания, что должно существенно оказывать влияние на регистрируемый произвольный суставной момент [47, 48]. Действительно, как ранее было показано, при произвольном сокращении в случае активации большего количества мышц, как в настоящем исследовании, при использовании изокинетической динамометрии, повышается активация мышц-антагонистов [49] и снижается эфферентный вклад в активацию мышц [49–51], что снижает степень использования, как силовых, так и скоростно-силовых возможностей мышечного аппарата [4, 50, 51]. Тем не менее, в настоящем исследовании мы отмечаем повышение МПС. Похоже, что увеличение МПС в нашем исследовании было в значительной степени связано с усиленной активацией мышц-агонистов движения. Последнее, по-видимому, может быть достигнуто за счет увеличения возбуждающего эфферентного входа в пул мотонейронов мышц-агонистов произвольного движения, которое

приведет к увеличению начальной частоты импัลсации и соответственно более высокой скорости рекрутирования двигательных единиц [52]. Ранее выполненные исследования показали, что при разгрузке, несмотря на снижение активации мышцы, отмечается увеличение рефлекторной возбудимости [53, 54], предполагая тем самым, что разгрузка вызывает пластические изменения нервной функции на уровне спинного мозга [55]. Увеличение возбудимости спинальных мотонейронов в условиях покоя при неупотреблении наблюдалось, как у человека, так и в моделях на животных, и ряд авторов приписывают обычно это снижению пресинаптического торможения афферентов I-а и/или увеличением возбудимости мотонейронов [56–58]. Снижение пресинаптического торможения спинальных мотонейронов и/или подавление постсинаптических тормозных путей могут предопределять в целом наблюдаемое увеличение скорости развития силы [59–61]. Повышение возбудимости спинальных мотонейронов возможно связано со снижением порогов рекрутирования двигательных единиц (ДЕ) и увеличением величины эфферентного нервного импульса к активным мышечным волокнам [62]. Более того, как было отмечено ранее, снижение нагрузки сопровождается изменением порядка рекрутирования ДЕ во время изометрических сокращений, облегчая, таким образом, рекрутирование больших ДЕ, которые демонстрируют самую высокую скорость развития силы [52, 61].

Скорость нарастания произвольной силы является важной мерой, отражающей способность быстро генерировать мышечную силу [63], и является важным фактором, определяющим нервно-мышечную активность при выполнении “взрывных” движений [14, 64, 65]. Градиент силы, оцениваемый по “относительным” показателям, согласно нашим данным, мало изменяется в результате 21-суточного постельного режима с тенденцией к замедлению. Однако, исходя из посылки, что в настоящем исследовании разгрузка сопровождается увеличением мышечной силы, то “относительным” показателям (% МПС) соответствуют большие по величине уровни изометрического произвольного напряжения и, следовательно, время достижения этого уровня напряжения должно увеличиться, особенно при достижении пика усилия.

Вместе с тем отмечается увеличение скорости нарастания мышечной силы при выполнении изометрических произвольных “взрывных” сокращений в начальной фазе сокращений (<100 мс). Это первое исследование, показывающее различия в скорости развития произвольной силы в течение первых 50 мс начала развития усилия. Нам неизвестны какие-либо предыдущие исследования, в которых бы сравнивали влияние разгрузки мышечного аппарата на скорость развития силы в

первые 50 мс начала усилия. Полученные результаты показывают, что 21-суточный постельный режим вызывает повышение МПС и различную степень адаптации сократительных свойств на ранних и поздних фазах быстрых произвольных “взрывных” мышечных сокращений.

Увеличение максимального произвольного градиента F_{50} , по-видимому, в первую очередь связано с усилением нервной активности мышц-агонистов движения, в то время как увеличение произвольного F_{100} и F_{150} , вероятно, связано с пропорциональным увеличением МПС [66]. Увеличение ранней производительности градиента силы может быть связано с нервной активностью (частотой импульсации и рекрутированием ДЕ) и сократительными свойствами ДЕ (силой сокращения) [67]. Это означает, что характеристики этих параметров ограничивают возможности мышц. Одним из этих ограничений является способность генерировать максимальную скорость развития силы, обычно характеризуемую как “взрывная” сила. Для достижения максимальной скорости развития силы необходима высокая частота импульсации моторных нейронов и быстрое рекрутирование ДЕ. Отмечалась положительная связь между повышением возбудимости спинальных мотонейронов и скоростью развития силы мышцы, измеренной во время произвольных усилий при подошвенных сгибаниях [11]. Действительно, как было показано ранее, максимальная скорость развития силы сокращения регистрируется только при применении очень высокой частоты электрической стимуляции мышц [68–72]. Различное поведение мотонейронов после разгрузки во время сокращения может быть связано с разным влиянием разгрузки на афферентные и супраспинальные входы. Например, во время быстрых изометрических сокращений мотонейроны начинают разряжаться с высокой частотой, что и предопределяет высокую скорость развития усилия [73]. Увеличение градиента силы может быть обусловлено в основном увеличением силы супраспинального входа, которая может измениться после разгрузки. Таким образом, полученные результаты настоящей работы позволяют предположить, что разгрузка мышечного аппарата в виде 21-суточного постельного режима облегчает рекрутирование ДЕ. Последнее подтверждается результатами работы [74], где авторы отмечают повышенную возбудимость пула спинальных мотонейронов до 30 сут в условиях 120-суточной АНОГ.

Более того, считается, что на производство произвольной “взрывной” силы влияют не только нервные и механические факторы, но и архитектурные параметры, такие как длина и угол наклона мышечных волокон, а также жесткость мышечно-сухожильного комплекса [63, 75, 76]. По-

казатели сократительной функции представляют собой сумму различных скелетно-мышечных факторов, включая размер мышц, архитектуру, что, таким образом, позволяет делать вывод о важности этих конкретных факторов для генерации “взрывной” силы.

Последствия разгрузки на архитектуру мышц. Архитектура мышц является основным механическим фактором, определяющим максимальную силу и скорость сокращения мышц [77, 78]. Результаты настоящего исследования, полученные в условиях *in vivo*, указывают, что архитектура МИМ резко изменяется и как функция угла голеностопного сустава в покое и как функция, развиваемой силы во время изометрических сокращений при установленном суставном угле. В покое, при изменении угла в голеностопном суставе от -15° до $+30^\circ$, Θ_v МИМ увеличился от 15.8° до 27.7° , L_v уменьшилась от 57.0 до 34.0 мм без существенного изменения в расстоянии между апоневрозами.

Уменьшение L_v и увеличение Θ_v с увеличивающейся длиной мышцы может быть приписано “слабостью” характеристик этой структуры [13]. В настоящем исследовании уменьшение L_v встречающееся при изменении угла голеностопного сустава от -15° до $+30^\circ$ при пассивном подошвенном сгибании, предполагает, что волокна МИМ стали прогрессивно “слабыми” с увеличивающимися углами в голеностопном суставе после 21-суточной разгрузки. Полученные данные настоящего исследования хорошо согласуются с ранее выполненными исследованиями [79]. Показано, с использованием ультразвуковой визуализации *m. vastus lateralis* у человека, что слабые (ненатянутые) волокна мышцы в покое являются функцией угла сустава. Эти авторы заметили, что когда колено полностью разогнуто (180°), то волокна *m. vastus lateralis* заметно расслаблены, поскольку они уменьшаются в длину примерно на 35% при сокращении 10% от МПС. Однако, когда угол коленного сустава составляет 110° от полного разгибания, то мышечные волокна растягиваются и их длина уменьшается примерно на 8% при сокращении 10% от МПС. Полученные данные настоящего исследования согласуются, во-первых, с предположениями *C. Gans* и *W.J. Bock* [25], согласно которым, “*утолщение перистости расположенных волокон компенсируется изменением угла наклона волокон во время сокращения; таким образом, точки начала и прикрепления мышцы остаются параллельными и равноудаленными*”. Во-вторых, эти результаты указывают, что L_v и Θ_v МИМ у человека не могут оставаться постоянными при изменяющейся длине мышцы, что согласуется с данными, полученными ранее [13, 29, 80, 81]. Особенно примечательно наблюдение, состоящее в том, что после разгрузки во время разви-

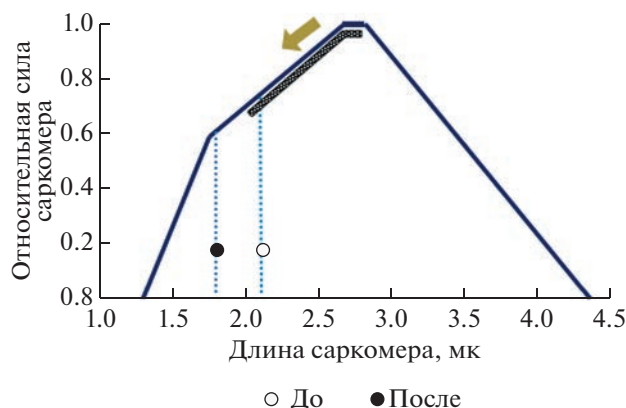


Рис. 6. Расчетные длины саркомеров медиальной икроножной мышцы (МИМ), которые были оценены путем деления длины волокна на среднее количество саркомеров в серии волокна [84] и наложены на соотношение *сила—длина* для мышц человека, полученное на основе данных [88].

Точки пересечения зависимости соотношения *сила—длина* и вертикальные линии показывают потенциал саркомера, генерирующий силу, на каждой длине. Заштрихованная линия над восходящей частью и участком плато кривой *сила—длина* представляет рабочий диапазон саркомеров МИМ в данном исследовании, предполагая, что оптимальные углы голеностопного сустава для создания силы соответствуют длине саркомера 2.6 мк.

тия МПС при нейтральном положении угла голеностопного сустава Θ_v МИМ увеличился от $23^\circ \pm 3^\circ$ до $53^\circ \pm 2^\circ$ (129%; $p < 0.01$), а L_v уменьшилась от 36 ± 3 до 22 ± 3 мм (39%; $p < 0.05$) и, как следствие, индекс ФППС увеличился на 18%. Потенциал мышцы в основном определяется ФППС [36], оцененной в настоящем исследовании соотношением между квадратом T_m и L_v МИМ [44]. Индекс ФППС является той переменной величиной, которая высоко коррелирует с пиковой мощностью мышц, что подтверждается данными и корреляциями, о которых сообщалось ранее [82].

Настоящее исследование показало, что в условиях полного (100%) сокращения, увеличение Θ_v и уменьшение L_v МИМ, принимая во внимание незначительное изменение в объеме мышцы, приводит к увеличению индекса ФППС. Изучение показало, что в покое, индекс ФППС значительно увеличивается с увеличением суставного угла.

Изменения архитектуры МИМ после разгрузки мышечного аппарата, подтверждены ранее выполненными исследованиями [40–43, 83]. После разгрузки длина и угол наклона волокон были уменьшены, что предполагает потерю не только последовательно, но и параллельно расположенных саркомеров, соответственно. Это наблюдение согласуется с предыдущими результатами [84]. Потеря последовательно расположенных сарко-

меров в цепи подразумевала бы, что рабочий диапазон каждого саркомера становится слишком большим. Когда рабочий диапазон каждого саркомера становится больше $3.65 \mu\text{м}$, то актин и миозин не могут взаимодействовать [85]. Это, вероятно, будет иметь значения и на отношениях *длина—сила* и *скорость—сила*. Уменьшение длины волокон мышцы приведет к изменению длины, при которой саркомер будет работать при любой мышечно-сухожильной длине мышцы [86]. Это может привести к тому, что саркомеры будут работать на больших длинах, чем раньше, что приведет к изменению характеристической кривой *длина—напряжение*, и сдвиг отношения от их оптимальной длины в зоне отношения *длина—напряжение*, что приведет к уменьшению активного напряжения для этих саркомеров, и таким образом, сила сокращения мышцы будет снижена. Различия в длине волокон после разгрузки может указывать о различиях в длине саркомеров, расположенных последовательно внутри волокна. Как известно, длина саркомера является основным фактором, определяющим потенциал мышцы [84], то снижение длины саркомера может указывать на снижение силового потенциала мышцы.

Для оценки длины саркомера в настоящем исследовании мы разделили длину волокна на количество саркомеров (17.600), последовательно соединенных в волокне МИМ [87] и результат наложили на соотношение *сила—длина* саркомера мышц человека [88] (рис. 6). Длины саркомеров достигали восходящей части в характеристической кривой *сила—длина*, и саркомеры в состоянии покоя имели больший силовой потенциал, чем после разгрузки.

После разгрузки толщина МИМ практически не изменилась, что возможно позволяет сохранить больший потенциал мощности этой мышцы, которая в основном определяется ФППС [36], оцениваемая в настоящем исследовании соотношением между квадратом толщины мышцы и длиной волокна [44]. Индекс ФППС является той переменной величиной, которая высоко коррелирует с пиковой мощностью мышц [82]. Насколько нам известно, это первое исследование, которое показывает низкую взаимосвязь между переменными, характеризующими внутреннюю архитектуру мышцы — индексом ФППС и углом наклона волокон (рис. 7). Связь между размером мышц и углом наклона была продемонстрирована в различных исследованиях [89–91]. Углы наклона МИМ до разгрузки увеличивались сильнее с наибольшим индексом ФППС, в то время как после разгрузки углы наклона МИМ показывали иную тенденцию: меньшее увеличение по мере возрастания индекса ФППС. Такой нелинейный подход, вероятно, можно было бы объяснить биологической значимостью для людей с экстре-

малыми значениями этих параметров в их повседневной деятельности, учитывая, тем более, тот факт, что участники настоящего исследования имели относительно высокий статус физической активности и, соответственно, высокую способность в генерировании силы и более высокую способность в проявлении “взрывной” силы. Последнее подтверждает мнение о том, что нервный драйв крайне важен для производства “взрывной” силы и, особенно, на ранней стадии развития силы. Действительно, отмечается более высокая способность к “взрывной” силе у людей, занимающихся тренировкой, требующей проявления “взрывной” силы. Отмечается большая синхронизация начала ЭМГ-активации и уровня активации мышц-агонистов в течение первых 50 мс взрывных произвольных сокращений, оцениваемой с помощью поверхностной ЭМГ [64, 92–94]. Более того, учитывая, что участники текущего исследования имели относительно высокий статус физической активности, то высокая способность к “взрывной” силе могла быть в значительной степени приобретенной в результате систематических тренировок или генетически врожденной.

Основными ограничениями настоящего исследования являются, во-первых, что измерения проводились только в одной области всей МИМ, а как недавно было продемонстрировано, что характеристики отдельной области мышцы не обязательно должны отражать архитектуру всей мышцы целиком [48]; и, во-вторых, недавние исследования показали, что механические характеристики мышечно-сухожильного комплекса также играют значительную роль в различиях в генерации силы [95–97], и эти параметры не контролировались в настоящем исследовании. Более того, если учитывать положение испытуемого на кровати “лежа на спине”, когда нога в коленном суставе 180° (полное разгибание), то такое положение создает голеностопному суставу немного подошвенно-согнутую позицию, то такое состояние можно ассоциировать с физиологическим укорочением, и можно предположить, что общее число последовательно расположенных саркомеров было снижено [98]. Это, возможно, и способствовало уменьшению толщины мышцы и длины волокон. Следует отметить, что изменение положения сегментов тела у человека при разгрузке подтверждается ранее полученными данными [99], что предполагает изменение положения и голеностопного сустава, приводящие к изменению длины мышц-разгибателей стопы. В настоящем исследовании такой вынужденный стимул физиологического укорочения мышцы, возможно, был достаточным, чтобы внести вклад в уменьшении длины мышечных волокон и толщины мышцы.

Таким образом, морфологические характеристики мышц могли бы объяснить, по крайней мере, частично, различия в сократительных свой-

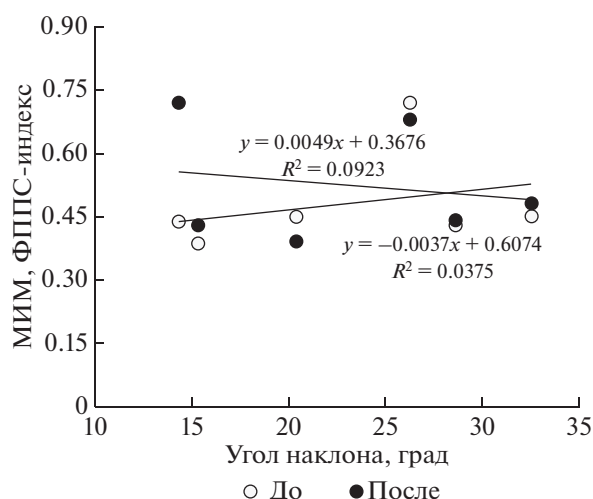


Рис. 7. Взаимосвязь между индексом физиологической площади поперечного сечения (ФППС) и углом наклона волокон медиальной икроножной мышцы (МИМ) в двух условиях исследования.

ствах, обнаруженных в настоящем исследовании, поскольку на икроножные мышцы приходится 38% общего генерируемого суставного момента голеностопного сустава во время максимального произвольного сокращения [100].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Это первое исследование, в котором описаны непрерывные изменения длины и угла наклона волокон МИМ у человека при изменении положения угла голеностопного сустава, как в покое, так и во время градуированных произвольных изометрических сокращений при интенсивностях до 100% МПС после разгрузки мышечного аппарата. Эти результаты имеют отношение к изучению механики активной мышцы, поскольку изменения угла наклона мышц должны учитываться, когда необходимо оценить отдельно мышечную силу, либо определить плечо, при котором развивается данная сила, генерируемая мышцей. Есть надежда, что эти результаты окажутся полезными для будущих исследований активной силы и изменений в механике мышц в условиях разгрузки.

Таким образом, был описан характер укорочения длины и угла наклона волокон в условиях разгрузки мышечного аппарата во время выполнения разных протоколов изометрических сокращений. Эти данные представляют большой интерес для понимания способности мышечно-сухожильного сокращения. Полученные данные настоящего исследования показывают, что разгрузка мышечного аппарата (в виде 21-суточной АНОГ) может вызвать увеличение сократительных функций мышц (МПС и максимальный ди-

намический градиент произвольной силы), сопровождающееся изменениями внутренней архитектуры (длины и угла наклона волокон) исследуемой мышцы. Изменение длины и угла наклона волокон могло бы быть связано с изменением упругих, эластических, характеристик сухожилий и апоневрозов. Эти результаты указывают, что вызванные условиями эксперимента изменения в архитектуре (длины и угла наклона волокон) мышцы в некоторых ситуациях (когда также вызываются сдвиги в кривой *сила—длина* и/или когда тестируется скорость развития силы на восходящей части кривой *сила—длина*) может существовать конфликт влияния этих факторов на скорость развития силы, измеренной *in vivo* при определенных углах суставов и, особенно в самой начальной фазе развития сокращения [74]. Это может быть связано с тем, что, во-первых, суставы человека обычно окружают несколько мышц, в связи с чем невозможно получить точное представление о длине волокон в этих сложных мышечных группах, и, во-вторых, требуется некоторая форма вмешательства для изменения длины волокна, которое одновременно не приводит к существенным изменениям других параметров, например скорость мышечной активации [74]. Таким образом, остается вопрос, действительно ли длина волокон и скорость развития силы тесно связаны между собой и, особенно на поздней фазе кривой развития *сила—время* (100–250 мс).

Этические нормы. Все исследования проведены в соответствии с принципами биомедицинской этики, сформулированными в Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующих обновлениях, и одобрены локальным биоэтическим комитетом Института медико-биологических проблем РАН (Москва).

Информированное согласие. Каждый участник исследования представил добровольное письменное информированное согласие, подписанное им после разъяснения ему потенциальных рисков и преимуществ, а также характера предстоящего исследования.

Финансирование работы. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ № 19-15-00435П.

Благодарности. Авторы выражают благодарность всем добровольцам исследования за их приверженность и активное участие в исследовании, медицинскому и инженерному персоналу за вклад в организацию исследования и многим неназванным коллегам за помощь в проведении исследования, а также приносят глубокую признательность А. Шпакову за организацию данного эксперимента.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Sibonga J.D., Cavanagh P.R., Lang Th.F. et al. Adaptation of the Skeletal System During Long-Duration Spaceflight // *Clinic. Rev. Bone Miner. Metab.* 2007. V. 5. P. 249.
2. Ploutz-Snyder L., Ryder J., English K. et al. NASA evidence report: risk of impaired performance due to reduced muscle mass, strength, and endurance. 2015. National Aeronautics and Space Administration Lyndon B. Johnson Space Center Houston, Texas, HRP 47072.
3. Petersen N., Lambrecht G., Scott J. et al. Postflight reconditioning for European Astronauts — A case report of recovery after six months in space // *Musculoskelet. Sci. Pract.* 2017. V. 27. P. S23.
4. Gopalakrishnan R., Gencenc K.O., Rice A.J. et al. Muscle volume, strength, endurance, and exercise loads during 6-month missions in space // *Aviat. Space Environ. Med.* 2010. V. 81. № 2. P. 91.
5. Koryak Yu.A. Isokinetic force and work capacity after long-duration Space Station Mir and short-term International Space Station missions // *Aerosp. Med. Hum. Perform.* 2020. V. 91. № 5. P. 422.
6. Akima H., Foley J.M., Prior B.M. et al. Vastus lateralis fatigue alters recruitment of musculus quadriceps femoris in humans // *J. Appl. Physiol.* 2002. V. 92. № 2. P. 679.
7. Alkner B.A., Tesch P.A. Knee extensor and plantar flexor muscle size and function following 90 days of bed rest with or without resistance exercise // *Eur. J. Appl. Physiol.* 2004. V. 93. № 3. P. 294.
8. Loram I.D., Maganaris C.N., Lakie M. Paradoxical muscle movement in human standing // *J. Physiol.* 2004. V. 556. Pt. 3. P. 683.
9. 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. № 2. P. 161.
10. Sarabon N., Stefan L., Jan C. et al. Strength training in elderly people improves static balance: a randomized controlled trial // *Eur. J. Transl. Myol. Basic Appl. Myol.* 2013. V. 23. № 3. P. 85.
11. Friedrich J.A., Brand R.A. Muscle fiber architecture in the human lower limb // *J. Biotech.* 1990. V. 23. № 1. P. 91.
12. 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.
13. Huijing P.A., Woittiez R.D. Length range, morphology and mechanical behaviour of rat gastrocnemius during isometric contraction at the level of the muscle tendon complex // *Netherl. J. Zoology.* 1982. V. 35. P. 505.
14. Huijing P.A. Architecture of the human gastrocnemius muscle and some functional consequences // *Acta Anat.* 1985. V. 123. № 2. P. 101.
15. LeBlanc A., Lin C., Shackelford L. et al. Muscle volume, MRI relaxation times (T2), and body composition after spaceflight // *J. Appl. Physiol.* 2000. V. 89. № 6. P. 2158.

16. Rugg S.G., Gregor R.J., Mandelbaum B.R., Chiu L. In vivo moment arm calculation at the ankle using magnetic resonance imaging (MRI) // J. Biomech. 1990. V. 23. № 5. P. 495.
17. Narici M.V., Binzoni T., Hiltbrand E. et al. In vivo human gastrocnemius architecture with changing joint angle at rest and during graded isometric contraction // J. Physiol. 1996. V. 496. Pt. 1. P. 287.
18. Kawakami Y., Abe T., Fukunaga T. Training-induced changes in muscle architecture and specific tension // Eur. J. Appl. Physiol. 1995. V. 72. № 1–2. P. 37.
19. Fukunaga T., Kawakami Y., Kuno S. et al. Muscle architecture and function in humans // J. Biomechanics. 1997. V. 30. № 5. P. 457.
20. Reeves N.D., Maganaris C.N., Narici M.V. Ultrasonographic assessment of human skeletal muscle size // Eur. J. Appl. Physiol. 2004. V. 91. № 1. P. 116.
21. Gans C. Fiber architecture and muscle function // Exerc. Sport Sci. Rev. 1982. V. 10. P. 160.
22. Gans C., Gaunt A.S. Muscle architecture in relation to function // J. Biomech. 1991. V. 24. P. 53.
23. Lieber R.L. Skeletal muscle structure and function Implications for rehabilitation and sports medicine. Williams and Wilkins, Baltimore. Md, 1992. 303 p.
24. Kawakami Y., Abe T., Fukunaga T. Muscle-fiber pennation angles are greater in hypertrophied than in normal muscles // J. Appl. Physiol. 1993. V. 74. № 6. P. 2740.
25. Gans C., Bock W.J. The functional significance of muscle architecture – a theoretical analysis // Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch. 1965. V. 38. P. 115.
26. Specimen of Elements of Myology (trans. Collins M.E., Maquet P., Kardet T.) / Kardet T. Steno on Muscles, Transactions of the Amer. Philosophical Soc., 1994. V. 84. P. 76.
27. Fukunaga T., Ichinose Y., Ito M. et al. Determination of fascicle length and pennation in a contracting human muscle in vivo // J. Appl. Physiol. 1997. V. 82. № 1. P. 354.
28. Alexander R.McN., Vernon A. The dimensions of knee and ankle muscles and the forces they exert // J. Human Movem. Studies. 1975. V. 1. P. 115.
29. Muhl Z.F. Active length-tension relation and the effect of muscle pennation on fibre lengthening // J. Morphol. 1982. V. 173. № 3. P. 285.
30. Kakurin L.I., Lobachik V.I., Mikhailov V.M., Senkevich Yu.A. Antiorthostatic hypokinesia as a method of weightlessness simulation // Aviat. Space Environ. Med. 1976. V. 47. № 10. P. 1083.
31. Катковский Б.С., Георгиевский Г.В., Мачинский В.М. и др. Некоторые физиологические эффекты, вызванные 30-дневным постельным режимом в разных положениях тела // Косм. биол. авиакосм. мед. 1980. Т. 14. № 4. С. 55.
32. Hargens A.R., Vico L. Long-duration bed rest as an analog to microgravity // J. Appl. Physiol. 2016. V. 120. № 8. P. 891.
33. Brown L.E., Weir J.P. ASEP procedures recommendation I: Accurate assessment of muscular strength and power // J. Exerc. Physiol. Online. 2001. V. 4. P. 1.
34. Häkkinen K., Keskinen K.L. Muscle cross-sectional area and voluntary force production characteristics in elite strength- and endurance-trained athletes and sprinters // Eur. J. Appl. Physiol. 1989. V. 59. № 3. P. 215.
35. Коряк Ю.А. Адаптация скелетных мышц к изменению нагрузки. Экспериментальное исследование / LAP LAMBERT Acad. Publisahid GmbH & Co. KG Germany, 2011. С. 402.
36. Fukunaga T., Roy R.R., Shellock F.G. et al. Physiological cross-sectional area of human leg muscles based on magnetic resonance imaging // J. Orthop. Res. 1992. V. 10. № 6. P. 928.
37. 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. № 4. P. 379.
38. Blaber A.P., Goswami N., Bondar R.L., Kassam M.S. Impairment of cerebral blood flow regulation in astronauts with orthostatic intolerance after flight // Stroke. 2011. V. 42. № 7. P. 1844.
39. Коряк Ю.А., Кузьмина М.М. Изучение архитектуры и функций скелетных мышц человека с помощью ультразвукового сканирования // Авиакосмич. и эколог. мед. 2008. Т. 42. № 1. С. 49.
40. Коряк Ю.А., Кузьмина М.М., Бережинский И.В., Коваленко В.М. Продолжительная электромиостимуляционная тренировка мышц у человека в условиях механической разгрузки двигательного аппарата и ее влияние на архитектуру и функцию трехглавой мышцы голени // Фундамент. исслед. 2010. № 3. С. 68.
41. Koryak Yu.A. Architectural and functional specifics of the human triceps surae muscle in vivo and its adaptation to microgravity // J. Appl. Physiol. 2019. V. 126. № 4. P. 880.
42. Koryak Yu.A. Changes in human skeletal muscle architecture and function induced by extended space-flight // J. Biomech. 2019. V. 97. P. 109408.
43. Коряк Ю.А. Функциональное и клиническое значение архитектоники скелетных мышц человека // Физиология человека. 2008. Т. 34. № 4. С. 102.
Koryak Yu.A. Functional and clinical significance of the architecture of human skeletal muscles // Human Physiology. 2008. V. 34. № 4. P. 482.
44. Blazeovich A.J., Gill N.D., Zhou S. Intra- and intermuscular variation in human quadriceps femoris architecture assessed in vivo // J. Anat. 2006. V. 209. № 3. P. 289.
45. Kawakami Y., Ichinose Y., Fukunaga T. Architectural and functional features of human triceps surae muscles during contraction // J. Appl. Physiol. 1998. V. 85. № 2. P. 398.
46. Lloyd R.S., Faigenbaum A.D., Stone M.H. et al. Position statement on youth resistance training: the 2014 International Consensus // Br. J. Sports Med. 2014. V. 48. № 7. P. 498.
47. Magnusson S.P., Aagaard P., Dyhre-Poulsen P., Kjaer M. Load-displacement properties of the human triceps surae aponeurosis in vivo // J. Physiol. 2001. V. 531. Pt. 1. P. 277.

48. Rosager S., Aagaard P., Dyhre-Poulsen P. et al. Load-displacement properties of the human triceps surae aponeurosis and tendon in runners and non-runners // *Scand. J. Med. Sci. Sports*. 2002. V. 12. № 2. P. 90.
49. Мартянов В.А. Степень использования скоростно-силовых возможностей нервно-мышечного аппарата при произвольных усилиях // *Физиол. журн. СССР им. И.М. Сеченова*. 1974. Т. 60(9). С. 1416.
50. Мартянов В.А., Копылов Ю.А., Гнутов М.И. Степень использования возможностей мышечного аппарата при максимальном произвольном усилии // *Физиол. журн. СССР им. И.М. Сеченова*. 1972. Т. 58(9). С. 1390.
51. Мартянов В.А., Коряк Ю.А. Повышение произвольной силы под действием дополнительно вызванных афферентных влияний // *Физиол. журн. СССР им. И.М. Сеченова*. 1973. Т. 59(11). С. 1756.
52. Del Vecchio A., Falla D., Felici F., Farina D. The relative strength of common synaptic input to motor neurons is not a determinant of the maximal rate of force development in humans // *J. Appl. Physiol.* 2019. V. 127. № 1. P. 205.
53. Del Vecchio A., Falla D., Felici F., Farina D. The relative strength of common synaptic input to motor neurons is not a determinant of the maximal rate of force development in humans // *J. Appl. Physiol.* 2019. V. 127. № 1. P. 205.
54. Seynnes O.R., Maganaris C.N., de Boer M.D. et al. Early structural adaptations to unloading in the human calf muscles // *Acta Physiol.* 2008. V. 193. № 3. P. 265.
55. Clark B.C., Manini T.M., Bolanowski S.J., Ploutz-Snyder L.L. Adaptations in human neuromuscular function following prolonged unweighting: II. Neurological properties and motor imagery efficacy // *J. Appl. Physiol.* 2006. V. 101. № 1. P. 264.
56. Киренская А.И., Козловская И.Б., Сирота М.Г. Влияние иммерсионной гипокинезии на характеристики ритмической активности двигательных единиц камбаловидной мышцы // *Косм. биол. и авиакосм. мед.* 1985. Т. 19. № 6. С. 27.
57. Duchateau J. Bed rest induces neural and contractile adaptations in triceps surae // *Med. Sci. Sports Exerc.* 1995. V. 27. № 12. P. 1581.
58. Sugajima Y., Mitara L., Koeda M., Moritani T. Characteristic changes of motor unit activity in hip joint flexor muscles during voluntary isometric contraction during water immersion // *J. Electromyogr. Kinesiol.* 1995. V. 6. № 2. P. 83.
59. Andersen L.L., Andersen J.L., Suetta Ch. et al. Effect of contrasting physical exercise interventions on rapid force capacity of chronically painful muscles // *J. Appl. Physiol.* 2009. V. 107. № 5. P. 1413.
60. Hamada T., Sale D.G., MacDougall J.D., Tarnopolsky M.A. Postactivation potentiation, fiber type, and twitch contraction time in human knee extensor muscles // *J. Appl. Physiol.* 2000. V. 88. № 6. P. 2131.
61. 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. № 3. P. 673.
62. Vila-Cha C., Falla D., Correia M.V., Farina D. Changes in H reflex and V wave following short-term endurance and strength training // *J. Appl. Physiol.* 2012. V. 112. № 1. P. 54.
63. Andersen L.L., Aagaard P. Influence of maximal muscle strength and intrinsic muscle contractile properties on contractile rate of force development // *Eur. J. Appl. Physiol.* 2006. V. 96. № 1. P. 46.
64. De Ruiter C.J., Kooistra R.D., Paalman M.I., de Haan A. Initial phase of maximal voluntary and electrically stimulated knee extension torque development at different knee angles // *J. Appl. Physiol.* 2004. V. 97. № 5. P. 1693.
65. Maffiuletti N.A., Aagaard P., Blazevich A.J. et al. Rate of force development: Physiological and methodological considerations // *Eur. J. Appl. Physiol.* 2016. V. 116. № 6. P. 1091.
66. Dideriksen J.L., Del Vecchio A., Farina D. Neural and muscular determinants of maximal rate of force development // *J. Neurophysiol.* 2020. V. 123. № 1. P. 149.
67. Holtermann A., Roeleveld K., Vereijken B., Etterma G. The effect of rate of force development on maximal force production: acute and training-related aspects // *Eur. J. Appl. Physiol.* 2007. V. 99. № 6. P. 605.
68. Buller A.J., Lewis D.M. The rate of tension development in isometric tetanic contractions of mammalian fast and slow skeletal muscle // *J. Physiol.* 1965. V. 176. № 3. P. 337.
69. Коц Я.М., Коряк Ю.А. Длительность “активного состояния” и скорость развития тетанического изометрического напряжения мышц-антагонистов голени // *Теория и практ. физич. культ.* 1981. № 2. С. 16.
70. De Haan A. The influence of stimulation frequency on force-velocity characteristics of in situ rat medial gastrocnemius muscle // *Exp. Physiol.* 1998. V. 83. № 1. P. 77.
71. Deutekom M., Beltman J.G., de Ruiter C.J. et al. No acute effects of short-term creatine supplementation on muscle properties and sprint performance // *Eur. J. Appl. Physiol.* 2000. V. 82. № 3. P. 223.
72. Duchateau J., Enoka R.M. Human motor unit recordings: origins and insight into the integrated motor system // *Brain Res.* 2011. V. 1409. P. 42.
73. Kozlovskaya I.B., Aslanova I.F., Kirenskaya A.V. The effect of support unloading in characteristics of motor control systems activity / 5th Inter. Symp. on Motor Control // Ed. Gidikov A. N.-Y., Pergamon Press, 1986. P. 149.
74. Blazevich A.J., Cannavan D., Horne S. et al. Changes in muscle force-length properties affect the early rise of force in vivo // *Muscle Nerve.* 2009. V. 39. № 4. P. 512.
75. Bojsen-Møller J., Magnusson S.P., Rasmussen L.R. et al. Muscle performance during maximal isometric and dynamic contractions is influenced by the stiffness of the tendinous structures // *J. Appl. Physiol.* 2005. V. 99. № 3. P. 986.
76. Blazevich A.J. Effects of physical training and detraining, immobilisation, growth and aging on human fascicle geometry // *Sport. Med.* 2006. V. 36. № 12. P. 1003.

77. *Lieber R.L., Fridén J.* Functional and clinical significance of skeletal muscle architecture // *Muscle Nerve*. 2000. V. 23. № 11. P. 1647.
78. *Ichinose Y., Kawakami Y., Fukunaga T.* In vivo measurement of fascicle arrangement in human vastus lateralis muscle using ultrasound / XVth Congress of the International Society of Biomechanics // Eds. Häkkinen K., Keskinen K.L., Komi P.V., Mero A. Gummerus, Jyväskylä, 1995. P. 412.
79. *Maganaris C.N., Vasilios Baltzopoulos V., Sargeant A.J.* In vivo measurements of the triceps surae complex architecture in man: implications for muscle function // *J. Physiol.* 1998. V. 512. Pt. 2. P. 603.
80. *Héroux M.E., Stubbs P.W., Herbert R.D.* Behavior of human gastrocnemius muscle fascicles during ramped submaximal isometric contractions // *Physiol. Rep.* 2016. V. 4. № 17. P. e12947.
81. *Pandy M.G., Zajac F.E.* Optimal muscular coordination strategies for jumping // *J. Biomech.* 1991. V. 24. № 1. P. 1.
82. *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. V. 84. № 1–2. P. 7.
83. *Narici M., Cerretelli P.* Changes in human muscle architecture in disuse-atrophy evaluated by ultrasound imaging // *J. Gravit. Physiol.* 1998. V. 5. № 1. P. P73.
84. *Gordon A.M., Huxley A.F., Jullian F.J.* The variation in isometric tension with sarcomere length in vertebrate muscle fibres // *J. Physiol.* 1966. V. 184. № 1. P. 170.
85. *Narici M.V., Maganaris C.N.* Plasticity of the muscle-tendon complex with disuse and aging // *Exerc. Sport Sci. Rev.* 2007. V. 35. № 3. P. 126.
86. *Kawakami Y., Abe T., Kaneshisa H., Fukunaga T.* Human skeletal muscle size: variability and interdependence // *Am. J. Hum. Biol.* 2006. V. 18. № 6. P. 845.
87. *Huijing P.A.* Architecture of the human gastrocnemius muscle and some functional consequences // *Acta Anat.* 1985. V. 123. № 2. P. 101.
88. *Walker S.M., Schrodt G.R.* I-segment lengths and thin filament periods in skeletal muscle fibers of the Rhesus monkey and the human // *Anat. Rec.* 1974. V. 178. № 1. P. 63.
89. *Kawakami Y., Abe T., Kuno S.Y., Fukunaga T.* Training-induced changes in muscle architecture and specific tension // *Eur. J. Appl. Physiol.* 1995. V. 72. № 1–2. P. 37.
90. *Blazevich A.J., Giorgi A.* Effect of testosterone administration and weight training on muscle architecture // *Med. Sci. Sports Exerc.* 2001. V. 33. № 10. P. 1688.
91. *Rupl B.A., Mesquita P.H.C., Godwin J.S. et al.* Changes in vastus lateralis fibre cross-sectional area, pennation angle and fascicle length do not predict changes in muscle cross-sectional area // *Exp. Physiol.* 2022. V. 107. № 11. P. 1216.
92. *de Ruiter C.J., Van Leeuwen D., Heijblom A. et al.* Fast unilateral isometric knee extension torque development and bilateral jump height // *Med. Sci. Sports Exerc.* 2006. V. 38. № 10. P. 1843.
93. *de Ruiter C.J., Vermeulen G., Toussaint H.M., de Haan A.* Isometric knee-extensor torque development and jump height in volleyball players // *Med. Sci. Sports Exerc.* 2007. V. 39. № 8. P. 1336.
94. *Tillin N.A., Jimenez-Reyes P., Pain M.T.G., Folland J.P.* Neuromuscular performance of explosive power athletes versus untrained Individuals // *Med. Sci. Sports Exerc.* 2010. V. 42. № 4. P. 781.
95. *Koryak Yu.* 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. № 5. P. 1025.
96. *Koryak Yu.* 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 contractile properties and musculo-tendinous stiffness in young women // *Central Eur. J. Sport Sci. and Med.* 2015. V. 11. № 3. P. 125.
97. *Stafilidis S., Arampatzis A.* Muscle – tendon unit mechanical and morphological properties and sprint performance // *J. Sports Sci.* 2007. V. 25. № 9. P. 1035.
98. *Farkas G.A., Roussos C.* Diaphragm in emphysematous hamsters: sarcomer adaptability // *J. Appl. Physiol.* 1983. V. 54. № 6. P. 1635.
99. *Clément G., Gurfinkel V.S., Lestienne F. et al.* Changes of posture transient perturbations in microgravity // *Aviat. Space Environ. Med.* 1985. V. 56. № 7. P. 666.
100. *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. № 1. P. 122.

Effect of 3 Weeks of Strict Head-Down Tilt Bed Rest on Human Muscle Function and Architecture

Yu. A. Koryak^{a,*}, R. R. Prochiy^a, N. S. Knutova^a

^aInstitute of Biomedical Problems of the RAS, Moscow, Russia

*E-mail: yurikoryak@mail.ru

The aim of this study was to first, experimentally measure in vivo changes in the length, fiber angle and thickness of the medial gastrocnemius muscle (MG) in young men in response to changes in foot position and joint moment during isometric plantar flexion and, in secondly, to compare the changes in the above characteristics of the muscular architecture that occur during the transition from a state of rest to a given isometric

intensity during plantar flexion. The internal architecture of the MG was determined after 21-day of strict head-down tilt bed rest (HDT). MG scanning was performed using ultrasound at rest at ankle joint angles of -15° (dorsiflexion), 0° (neutral), $+15^\circ$ and $+30^\circ$ (plantar flexion). Additional ultrasounds were performed during maximal voluntary contraction (MVC) and additionally at 80, 60, 40, and 20% of the MVC with the ankle in neutral position. In each position, longitudinal ultrasound images of the MG were obtained in a relaxed (passive) state with the determination of the length (L_f) and angles of fascicles (Θ_f) relative to the aponeurosis. After HDT, the thickness of the MG during graduated isometric force up to 80% of the MVC in the neutral position of the ankle joint remained constant. Various L_f and Θ_f and their changes after HDT can be a limiting factor in the generation of muscle contractile functions. The results of the study show that the change in muscle structure during contraction compared to rest, as measured by changes in muscle architecture, can be used to assess muscle mechanical output.

Keywords: ultrasonography, pennate muscle, lengths and, head-down tilt bed rest, medial gastrocnemius muscle, voluntary contraction, force and force-velocity properties.